

**МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ**  
федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение  
высшего профессионального образования  
«КРАСНОЯРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ им. В.П. АСТАФЬЕВА»

Н.Н. Тупицына

# **РАЗМНОЖЕНИЕ И ЦИКЛЫ ВОСПРОИЗВЕДЕНИЯ СПОРОВЫХ И ГОЛОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ**

Учебное пособие

Допущено Учебно-методическим объединением  
по направлениям педагогического образования  
Министерства образования и науки РФ  
в качестве учебного пособия для студентов  
высших учебных заведений,  
обучающихся по направлению  
050100 «Естественнонаучное образование»

*Электронное издание*

КРАСНОЯРСК  
2010

ББК 28.5я73

Т 851

Печатается по решению редакционно-издательского совета  
КГПУ им. В.П. Астафьева

**Рецензенты:**

доктор биологических наук, профессор

*А.Н. Васильев*

кандидат биологических наук, доцент

*Н.В. Степанов*

**Тупицына Н.Н.**

- Т 851** **Размножение и циклы воспроизведения споровых и голосеменных растений:**  
учебное пособие [Электронный ресурс] / Краснояр. гос. пед. ун-т им. В.П. Астафьева.  
– Красноярск, 2010. – Систем. требования: PC не ниже класса Pentium I ADM, Intel от  
600 MHz, 100 Мб HDD, 128 Мб RAM; Windows, Linux; Adobe Acrobat Reader. – Загл.  
с экрана.

ISBN 978-5-85981-393-3

Приведены данные о размножении и жизненных циклах характерных таксонов из разделов курса «Ботаника с основами фитоценологии: Систематика растений» (3 семестр) соответственно модулям 1, 2. Ботанические объекты изложены в соответствии с классификацией, снабжены кратким морфологическим описанием и информацией по распространению и обитанию. Теоретический материал пособия и словарь терминов будут способствовать подготовке к занятиям и выполнению самостоятельной работы студентами, вопросы и задания по анализу циклов воспроизведения – закреплению и углублению знаний.

ББК 28.5я73

ISBN 978-5-85981-393-3

© Красноярский  
государственный  
педагогический  
университет  
им. В.П. Астафьева, 2010  
© Тупицына Н.Н., 2010

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Цикл воспроизведения, или жизненный цикл, – неотъемлемая часть характеристики любого таксона. Знакомство с ним необходимо для понимания особенностей этого таксона и положения его в системе. Иногда только строение органов полового размножения и их развитие после оплодотворения дает возможность отнесения объекта к определенной таксономической группе.

Описание жизненных циклов имеется в учебниках, предназначенных для студентов биологических факультетов вузов, в том числе и педагогических: Н.А. Комарницкого и др. (1975), Л.А. Великанова и др. (1981), Е.В. Сергиевской (1991), А.Г. Еленевского и др. (2001), А.И. Шмакова (2007). Из указанных только в работе Н.А. Комарницкого и др. (1975) охвачены все разделы программы от низших споровых до цветковых растений. К сожалению, этот основательный, но устаревший с точки зрения классификации учебник не переиздается и почти исчез с библиотечных полок. В других пособиях освещаются либо низшие, либо высшие растения. Информация, сосредоточенная в справочных изданиях (Жизнь растений, 1977, 1978; Водоросли, 1989 и др.), имеется только в читальных залах библиотек.

Существует проблема методического характера. Описание циклов воспроизведения бывает трудно вычленишь из огромного фактического материала по описанию таксонов. Кроме того, необходимо отметить недостаточную четкость некоторых формулировок, иногда отрывистость изложения, почти полное отсутствие терминологических и обобщающих работ по этому разделу. В то же время ма-

териал по циклам воспроизведения растений считается труднейшим в курсе систематики растений.

В связи с переходом на новые стандарты обучения по дисциплине «Ботаника» (бакалавриат) студентам необходимо дать глубокую теоретическую подготовку по систематике растений, научить их осмысливать и обобщать фактический материал. Поэтому представляется целесообразным издание данного пособия, в котором даются как общие понятия, связанные с размножением и жизненными циклами растений, так и конкретные данные по определенным таксонам. Отбор таксонов определяется программой (Антипова, Тупицына, 2009). Не включены вымершие организмы, о жизненных циклах которых можно судить только по косвенным данным.

Пособие состоит из двух частей соответственно модулям: 1. Низшие споровые растения. 2. Высшие споровые и голосеменные растения. В каждой части приводится характеристика особенностей размножения и жизненных циклов этой группы таксонов, описание основных типов жизненных циклов и их классификация. Дается характеристика отделов, расположенных согласно классификации (Тахтаджян, 1974; Великанов и др., 1981), освещается вегетативное, бесполое и половое размножение конкретных таксонов. Этот материал студентам предлагается использовать для анализа и определения типа жизненных циклов.

Для более эффективного и глубокого освоения курса в пособие включен словарь терминов и понятий по соответствующим разделам. Закрепить материал помогут задания, проверить знания – работа над вопросами. Библиографический список содержит указание на основную и дополнительную литературу и ссылки на модуль, при изучении которого она потребуется.



## ВВЕДЕНИЕ

Важной особенностью растений является их способность к фотосинтезу – биоконсервации солнечной энергии и углекислого газа атмосферы в виде органических соединений и выделению кислорода. Вещества, образующиеся в ходе этого процесса, необходимы для питания и дыхания всех аэробных организмов. Трудно переоценить значение растений для жизни на Земле. Кроме способности к фотосинтезу, растения обладают своеобразными чертами, отличающими их от других эукариотных организмов, – это плотная клеточная оболочка, состоящая обычно из целлюлозы, и запасное вещество в виде крахмала.

Существует около 500 000 видов растений. Познание этого многообразия было и остается одной из существенных задач. Систематика растений выявляет, описывает, идентифицирует, классифицирует растительные организмы, определяя тем самым место каждого таксона в системе. Морфология генеративных органов, способ размножения и цикл воспроизведения, в силу их консервативности по отношению к среде обитания, являются важнейшими диагностическими признаками для установления этого положения.

Согласно имеющимся системам либо все растения принадлежат к одному царству – Растения (*Plantae*), либо организмы без стадии зародыша, с телом, недифференцированным на вегетативные органы и ткани, выделяют в царство Протоктисты (*Protoctista*), куда также относят организмы подобного строения, ранее причислявшиеся к животным и грибам.

В любой системе выделяются автотрофные организмы, расселяющиеся спорами или семенами. Споровые расте-

ния издавна делятся на нетаксономические категории: низшие и высшие. К низшим споровым растениям, согласно принятой классификации (Тахтаджян, 1974), относятся два подцарства – Настоящие водоросли (*Phycobionta*) и Багрянки (*Rhodobionta*), объединяемые в нетаксономическую категорию – водоросли; к высшим споровым – часть подцарства Высшие растения (*Embryobionta*), ранее включаемая в нетаксономическую категорию – архегониальные растения.

**Размножение и воспроизведение.** Размножение – процесс, при котором происходит увеличение численности особей данного вида. С помощью размножения вид поддерживает свое существование и расселяется, захватывая новые территории. Результат размножения – существование видов в пространстве и времени. В учебной литературе часто выделяют вегетативное, бесполое, половое размножение растений.

Необходимо различать понятия «размножение» и «воспроизведение». Размножения не будет, если число дочерних особей равно числу родительских или меньше его, как, например, при образовании единственного спорофита на заростке папоротника или при слиянии одноклеточных водорослей. В данном случае происходит воспроизведение – образование одной новой особи.

**Вегетативное размножение** – размножение посредством соматических клеток, при котором не происходит каких-либо изменений в их протопласте, или жизнеспособными частями вегетативного тела растения. Оно осуществляется при благоприятных условиях среды. Вегетативное потомство повторяет генотип материнского организма, играет большую роль в освоении территории. При вегетативном размножении устойчиво сохраняются гетерозисные формы, возникающие вследствие гибридизации. В ряде случаев вегетативное размножение заменяет половое, когда образование и прорастание семян затруднены или подавлены.

**Бесполое размножение** – размножение при помощи специализированных клеток – спор, в формировании которых принимает участие протопласт клетки. Как и при вегетативном размножении, потомство при бесполом размножении повторяет генотип материнского организма. Оно еще более эффективно для расселения вида. При бесполом размножении в большинстве случаев из спор развиваются особи, отличающиеся от материнских (цитологически, морфологически), что обуславливает смену поколений. В ряде случаев споры не образуются (*Chlorophyta*\* – *Conjugatophyceae*, *Charophyta*), и не все структуры, называемые спорами, относятся к бесполому размножению.

**Половое размножение** – размножение, при котором происходит половой процесс. Под половым процессом понимается гаметогенез, перемещение гамет или заменяющих их клеток и оплодотворение, в результате чего образуется зигота, вырастающая в новую особь или дающая споры. В половой процесс включается и мейоз (Серебрякова и др., 2006), что учтено в данном пособии, поэтому для высших споровых, голосеменных растений и некоторых водорослей не указывается бесполое размножение. При размножении половым путем генотип дочерних особей изменяется и обогащается за счет различных рекомбинаций индивидуальных признаков родительских особей. Половой процесс обусловил возникновение организмов с двойственной наследственностью, а затем и смену поколений, которые обеспечивают изменчивость, большую жизнеспособность и приспособленность организмов. Он за редким исключением осуществляется у всех растительных организмов, но не всегда приводит к размножению.

Сливающиеся при половом процессе гаметы или замещающие их клетки могут развиваться на одной или на разных особях.

---

\* Приводятся характерные примеры.

Для водорослей с изогамным половым процессом, когда гаметы морфологически неотличимы, приняты понятия «гомоталличные» и «гетероталличные» особи: у гомоталличных зигота образуется при слиянии гамет, происходящих от одной особи (*Chlorophyta* – *Chlamydomonas*), у гетероталличных – при слиянии гамет, происходящих от разных особей (*Chlorophyta* – *Chlamydomonas*). Гаметы обозначают знаками «плюс» и «минус»: плюс-гаметы, минус-гаметы.

Для организмов, у которых мужские и женские гаметы хорошо различимы, приняты понятия «однодомные» и «двудомные» формы. У однодомных гаметы развиваются на одной особи или в колонии, у двудомных – на разных особях или в колониях.

**Цикл воспроизведения, или жизненный цикл**, – совокупность всех этапов (фаз, стадий) развития индивида, в результате прохождения которых из определенных особей или их зачатков возникают новые, сходные с ними особи и зачатки. Цикл воспроизведения складывается из последовательных этапов, отмечающих важнейшие состояния организма – зарождение, развитие, размножение.

У одних растений одна и та же особь производит и гаметы, и споры – гаметоспорофит. При этом дочерние особи, развивающиеся из спор и зигот, совершенно одинаковы по своей морфологии и биологии, то есть способны и к бесполому, и к половому размножению. Развитие гамет или спор у гаметоспорофита определяется температурными условиями, интенсивностью света, продолжительностью дня, химическим составом воды и др. У многих водорослей гаметы развиваются при более низкой температуре, чем споры.

Растения могут воспроизводить себя также только в одной и той же фазе жизненного цикла: спорофит от спорофита (*Chlorophyta* – *Chlorella*), гаметофит от гаметофита (*Chlorophyta* – *Caulerpa*) – гомофазный тип воспроизведения (Приложение, рис. 1, 1, 2). В этих случаях не происходит смены форм развития или смены поколений.

**Смена форм развития и смена поколений.** В других случаях в пределах одного вида возникает дифференциация особей по способам размножения: особи, производящие споры, – спорофиты; особи, производящие гаметы, – гаметофиты. При этом ни те ни другие не воспроизводят себе подобных. Половая особь, образующая гаметы, развивается из споры; бесполоая, формирующая споры, – из зиготы. То есть спорофит и гаметофит чередуются без воспроизведения себе подобных – гетерофазный тип воспроизведения (Приложение, рис. 1, 3).

Если спорофит и гаметофит могут воспроизводить себя в течение нескольких поколений, то говорят о смене форм развития – бесполого и полового, что характерно для большинства водорослей. Если происходит строгое последовательное чередование спорофита и гаметофита, то говорят о смене поколений, что происходит у некоторых низших и всех высших споровых и голосеменных растений.

Гаметофит и спорофит могут внешне не отличаться друг от друга, или иметь хорошо выраженные морфологические отличия. В первом случае наблюдается изоморфная, во втором – гетероморфная смена поколений.

Гаметофит и спорофит могут быть самостоятельными растениями, либо развиваться один на другом. Такое явление наблюдается у низших и у высших растений. Так, у некоторых багрянок спорофиты растут на гаметофитах, а у некоторых бурых – гаметофиты развиваются внутри слоевища спорофитов. Спорофит растет за счет гаметофита у моховидных, а женский гаметофит полностью развивается за счет спорофита у голосеменных растений.

**Смена ядерных фаз.** При половом процессе в результате слияния гамет происходит удвоение числа хромосом в ядре (диплофаза). Организм, клетки которого имеют диплоидный набор хромосом, – диплонт. На определенном этапе цикла развития, при мейозе, происходит редукция числа хромосом, в результате которой образу-

ющиеся ядра получают одинарный набор хромосом (гаплофаза). Организм, клетки которого имеют гаплоидный набор хромосом, – гаплонт. Таким образом, переход от гаплоидного состояния к диплоидному совершается при оплодотворении, а от диплоидного к гаплоидному – в результате мейоза.

**Типы редукции.** Мейоз происходит в разные моменты жизни организма, соответственно этому различают следующие типы редукции (Приложение, рис. 1):

- соматическая – мейоз в вегетативных клетках диплоидного гаметофита или спорофита;
- зиготическая – мейоз в зиготе;
- спорическая – мейоз при образовании спор;
- гаметическая – мейоз при образовании гамет.

# Модуль 1. НИЗШИЕ СПОРОВЫЕ РАСТЕНИЯ

Низшие споровые растения (водоросли) – без стадии зародыша, с телом, не дифференцированным на вегетативные органы и ткани. Органы бесполого (спорангии) и полового (гаметангии) размножения одноклеточные. Размножение и расселение осуществляется спорами.

В данном модуле будут рассмотрены представители следующих отделов:

Зеленые водоросли – *Chlorophyta*

Харовые водоросли – *Charophyta*

Желто-зеленые водоросли – *Xanthophyta*

Золотистые водоросли – *Chrysoophyta*

Диатомовые водоросли – *Bacillariophyta*

Бурые водоросли – *Phaeophyta*

Красные водоросли – *Rhodophyta*

## РАЗМНОЖЕНИЕ

**Вегетативное размножение** осуществляется: делением клетки (*Bacillariophyta*); фрагментацией таллома (*Chlorophyta* – *Cladophora*); образованием придаточных талломов на ризоидах (*Phaeophyta* – *Fucus*), столонами (*Phaeophyta* – *Laminaria*), акинетами (*Chlorophyta* – *Ulotrichales*); клубеньками (*Charophyta* – *Chara*); почкованием (*Chrysoophyta* – *Palmatina*); выводковыми почками (*Phaeophyta* – *Sphacelaria*); формированием колоний (*Bacillariophyta* – *Diatoma*).

**Бесполое размножение.** Необходимо учитывать происхождение спор. Так, к спорам бесполого размножения

нельзя причислить производные полового процесса – ооспору (*Charophyta* – *Chara*), ауксоспору (*Bacillariophyta*), зигоспору (*Chlorophyta* – *Conjugatophyceae*), а также споры, возникающие из зиготы, например карпоспоры (*Rhodophyta*). Т.И. Серебрякова и др. (2006) не относят к спорам бесполого размножения все мейоспоры, поскольку они образовались в результате мейоза, который включается в половой процесс. Мейоспоры образует часть водорослей (*Phaeophyta* – *Laminariaceae*, *Rhodophyta* – *Florideophyceae*).

К бесполому размножению следует отнести формирование ценобиев из зооспор (*Chlorophyta* – *Hydrodictyon*) и автоспор (*Chlorophyta* – *Scenedesmus*), при образовании в клетке они не расходятся, а соединяются в новую особь.

Споры обычно образуются в особых клетках – спорангиях, отличающихся от вегетативных клеток размерами и формой, а также происхождением. Они возникают как выросты обычных клеток и выполняют только функцию образования спор (рис. 1, 1–3). Реже споры образуются в

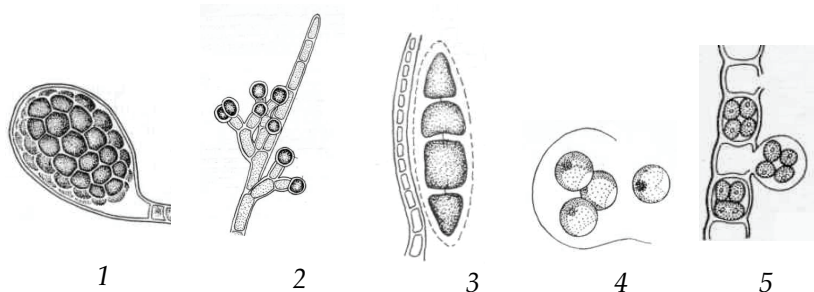


Рис. 1. Спорангии:

- 1 – зооспорангий *Derbesia*; 2 – моноспорангии *Chantransia*;  
3 – тетраспорангий *Cruoria*; 4 – клетка с автоспорами *Chlorella*; 5 – клетки, образующие зооспоры *Ulothrix*

клетках, не отличающихся от вегетативных (рис. 1, 4, 5). Количество спор в спорангии колеблется от одной (*Chlo-*



*rophyta* – *Vaucheria*) до нескольких сотен (*Chlorophyta* – *Cladophora*).

Споры бывают разной формы – шаровидные, эллипсоидные, яйцевидные, тетраэдрические, с оболочкой или без нее (покрытые мембраной). Они могут быть подвижными, тогда снабжены псевдоподиями, или жгутиками. Жгутики в разном количестве (2–4, много), равные (рис. 2, 1–3) или разные по величине и форме (рис. 2, 4–5). Так, у зооспор *Xanthophyta* помимо различий в длине жгутики различаются морфологически: главный жгутик состоит из оси и перисто расположенных на ней мерцательных волосков (мастигонем), боковой – бичевидный (рис. 2, 4). Жгутики *Chlorophyta* имеют волоски и чешуйки.

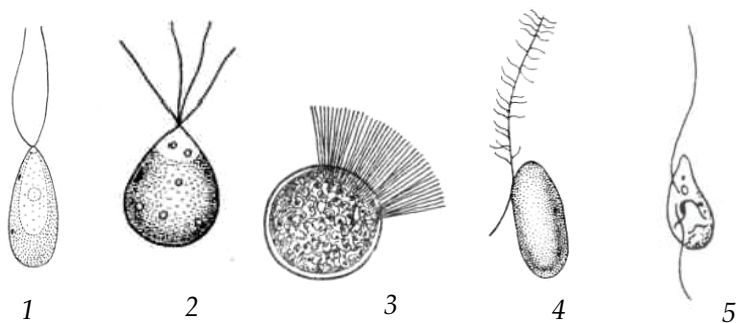


Рис. 2. Зооспоры:  
1 – *Chlorococcum*; 2 – *Ulothrix*; 3 – *Derbesia*;  
4 – *Botrydium*; 5 – *Pleurocladia*

Споры обычно гаплоидны, однако некоторые водоросли (виды *Cladophora*, *Ectocarpus*) наряду с гаплоидными спорами, дающими гаплоидные гаметофиты и гаметоспорофиты, образуют диплоидные споры, которые развиваются в диплоидные спорофиты.

В зависимости от способа образования, стадии развития, на которой споры выходят из оболочки материнской

клетки, способности к движению, количества формирования в спорангии, различают следующие типы спор.

Подвижные:

- зооспоры (*Chlorophyta* – *Ulothrix*) (рис. 2);
- гемизооспоры (*Chlorophyta* – *Protococcales*).

Неподвижные – апланоспоры:

- автоспоры (*Chlorophyta* – *Chlorella*) (рис. 1, 4);
- гипноспоры (*Chlorophyta*, *Xanthophyta*).

По количеству образования в спорангии (неподвижные или способные к амебоидному движению):

- моноспоры (*Phaeophyta*, *Rhodophyta*) (рис. 1, 2);
- биспоры (*Rhodophyta*);
- тетраспоры (*Phaeophyta*, *Rhodophyta*) (рис. 1, 3);
- полиспоры (*Rhodophyta*).

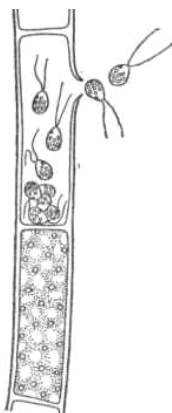


Рис. 3. Гаметы  
*Cladophora*

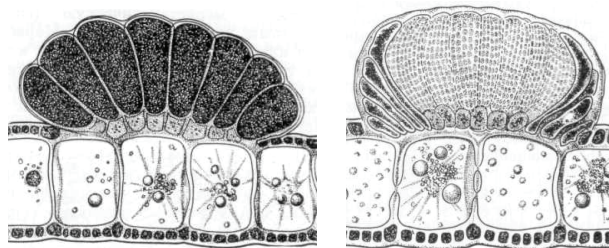
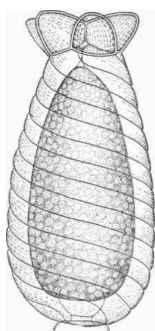


Рис. 4. Гаметангии *Dictyota*:  
1 – женские; 2 – мужские

**Половое размножение.** У просто устроенных водорослей гаметы образуются в вегетативных клетках (рис. 3), у высокоорганизованных – в особых клетках – гаметангиях, отличающихся от вегетативных клеток. Мужской гаме-

тангий формирует мужские гаметы: антеридий – подвижные антерозоиды, или сперматозоиды, сперматангий – неподвижные сперматии; женский гаметангий – оогоний – формирует женскую неподвижную гамету – яйцеклетку. Гаметангии одноклеточные, иногда многокамерные (*Phaeophyta*) (рис. 4). Гаметангии многоклеточные у *Charophyta* (рис. 5). Своеобразно устроен оогоний у *Rhodophyta*, он получил название карпогона (рис. 6). Нижняя часть карпогона расширенная, содержит ядро яйцеклетки – брюшко, верхняя – суженная (разной формы и длины) – трихогина. Число гамет в клетке или гаметангии колеблется от одной до нескольких сотен.



1



2

Рис. 5. Гаметангии *Chara*:  
1 – оогоний; 2 – антеридий

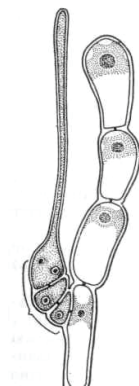


Рис. 6. Ветвь  
с карпогоном  
*Helminthora*

У всех водорослей, кроме *Rhodophyta*, мужские гаметы имеют жгутики, женские гаметы имеют их не всегда. В ряде случаев формирования гамет не происходит.

Таким образом, все многообразие типов полового процесса водорослей можно свести к двум основным способам: агаметогамии и гаметогамии, каждый из которых имеет свои подразделения.

Агаметогамия – без образования гамет (специализированных клеток):

- гологамия (хологамия) – слияние двух одноклеточных особей (*Chrysophyta*) (рис. 7);
- конъюгация – слияние протопластов как одноклеточных, так и многоклеточных особей через конъюгационный канал (*Chlorophyta* – *Conjugatophyceae*) (рис. 8).

Гаметогамия – с образованием гамет (специализированных клеток):

- изогамия – слияние подвижных мужской и женской гамет, одинаковых по размеру (*Chlorophyta* – *Chlamydomonas*) (рис. 9, 1);
- гетерогамия – слияние подвижных мужской и женской гамет, различающихся по размеру (*Chlorophyta* – *Chlamydomonas*) (рис. 9, 2);
- оогамия – слияние различающихся по размеру и подвижности гамет: мелкой подвижной мужской и крупной неподвижной женской (*Chlorophyta* – *Chlamydomonas*) (рис. 9, 3);
- автогамия – слияние сестринских ядер – самооплодотворение (*Bacillariophyta*).



Рис. 7. Гологамия  
*Dinobryon*



Рис. 8. Конъюгация  
*Closterium*

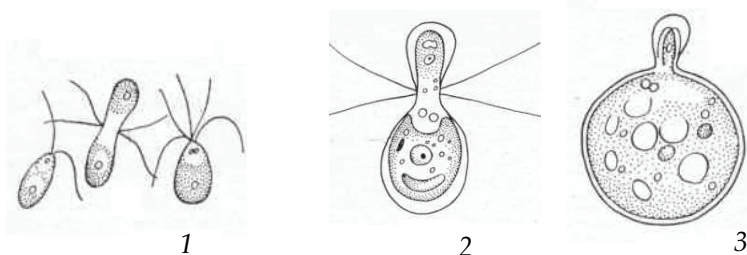


Рис. 9. Половой процесс *Chlamydomonas*:  
1 – изогамия; 2 – гетерогамия; 3 – оогамия

Зигота, образуемая в результате слияния гамет, обычно покрывается одно- или многослойной оболочкой и превращается в планозиготу или гипнозиготу (зигоспору, ооспору). У одних водорослей зигота может до нескольких месяцев находиться в состоянии покоя, у других, минуя покоящееся состояние, прорастает без периода покоя (многие *Bryopsidales*). Зигота или непосредственно прорастает в новую диплоидную особь или претерпевает мейотическое деление и образует гаплоидные зооспоры. Такие зооспоры предварительно растут, и из них, в зависимости от размеров, выходит 4 или 32 зооспоры, прорастающие в гаплоидные особи.

У *Rhodophyta* зигота претерпевает сложное развитие, в результате которого образуются особые споры – карпоспоры. У разных групп превращение зиготы в карпоспоры происходит по-разному. У *Bangiophyceae* содержимое зиготы (оплодотворенный карпогон) непосредственно делится с образованием 4–32 карпоспор (рис. 10). У *Floridophyceae* развитие зиготы – сложный и многообразный процесс, в котором кроме карпогона принимают участие специальные клетки. После оплодотворения из карпогона развиваются особые ветвящиеся спорогенные нити –

нити гонимобласта, клетки которых превращаются в карпоспорангии, производящие по одной карпоспоре. При этом возникает особое поколение – карпоспорофит, морфологически редуцированное, ведущее паразитический образ жизни на женском гаметофите.

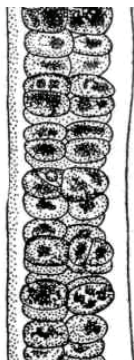


Рис. 10. *Porphyra*: карпогоны, превратившиеся в карпоспоры

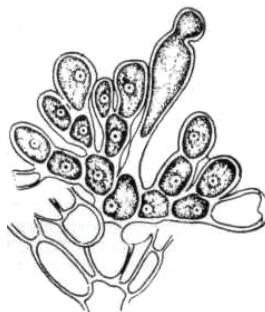


Рис. 11. *Batrachospermum*: нити гонимобласта, развившиеся из карпогона

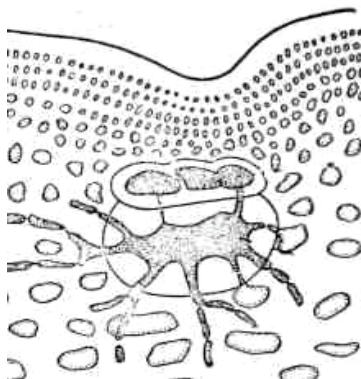


Рис. 12. *Gigartinaeae*: нити гонимобласта, развившиеся из ауксиллярной клетки

В некоторых случаях гонимобласты образуются непосредственно из брюшка оплодотворенного карпогона (рис. 11), который обычно развивается из конечной клетки короткой карпогонной ветви. У большинства гонимобласты развиваются из особых вспомогательных – ауксилярных клеток (рис. 12), чему предшествует слияние с ними карпогона. Ауксилярные клетки характеризуются богатым содержанием питательных веществ и крупными размерами (кроме ауксилярных, для питания могут существовать еще специальные питающие клетки). Место и время их возникновения различны. Они могут развиваться на нитях корового слоя и из внутренних клеток таллома, в удалении или вблизи от карпогона, до оплодотворения или после него.

Если ауксилярные клетки развиваются в непосредственной близости от карпогона (прокарпий), тогда они просто сливаются с брюшком оплодотворенного карпогона, после чего из него развиваются нити гонимобласта с карпоспорами. Если ауксилярные клетки значительно удалены от карпогона, тогда из его брюшка после оплодотворения вырастают соединительные, или ообластемные, нити. Их возникновению предшествуют митотические деления копуляционного ядра, и клетки ообластемных нитей содержат диплоидные ядра. Ообластемные нити подрастают к ауксилярным клеткам. По ним ядро оплодотворенного карпогона передвигается и переходит в ауксилярную клетку. В точке контакта оболочки растворяются, и между клеткой ообластемной нити и ауксилярной клеткой устанавливается сообщение. Слияния ядер (диплоидного ядра клетки ообластемной нити и гаплоидного ядра ауксилярной клетки) не происходит, но ауксилярная клетка стимулирует деление диплоидного ядра клетки ообластемной нити и развитие нитей гонимобласта, клетки которых содержат диплоидные ядра и продуцируют диплоидные карпоспоры.

## КЛАССИФИКАЦИЯ ЦИКЛОВ ВОСПРОИЗВЕДЕНИЯ\*

Жизненные циклы низших споровых растений многообразны, отличаются большой пластичностью и часто определяются экологическими факторами. Иногда они проходят без смены ядерных фаз, часто без смены поколений.

Не характерно строгое чередование поколений, иногда происходит смена форм развития.

Растение здесь представлено тремя поколениями (формами развития) – гаметофитом, спорофитом, гаметоспорофитом. У багрянок в дополнение к указанным существует еще одно поколение – карпоспорофит.

Смена поколений, если имеется, изоморфная или гетероморфная.

Имеют место разные типы редукции: соматическая (*Chlorophyta – Prasiola, Coleochaete*); зиготическая (*Charophyta, Chlorophyta – Conjugatophyceae*); спорическая (*Phaeophyta – Laminariaceae, Rhodophyta – Florideophyceae*); гаметическая (*Bacillariophyta, Phaeophyta – Cyclosporophyceae*). Следует отметить, что *Bacillariophyta* преобладают по количеству видов над другими водорослями и встречаются во всех местообитаниях, где только способны расти водоросли, а *Cyclosporophyceae* относятся к наиболее массовым морским водорослям. Очевидно, развитие с гаметической редукцией дает указанным водорослям определенные преимущества по сравнению с другими.

Гаметофит может быть гаплоидным и диплоидным. В первом случае он берет начало от гаплоидной споры (*Chlorophyta – Ulothrix*), во втором – от зиготы (*Chlorophyta – Caulerpa*). Спорофит также может быть гаплоидным, когда он возникает из гаплоидной споры (*Chlorophyta – Ulothrix*), или диплоидным – из зиготы (*Chlorophyta – Ulva*).

---

\* Приводятся основные типы.



Цикл воспроизведения без полового процесса

1. Смены ядерных фаз и поколений нет.

Цикл воспроизведения с половым процессом

2. **Гомофазный** (смены форм развития или поколений нет).

*2.1. Гаплофазный.*

*2.2. Диплофазный.*

3. **Гетерофазный** (смена форм развития или поколений есть).

*3.1. Смена двух форм развития или поколений:* гаметофит, спорофит.

*3.1.1. Изоморфная.*

*3.1.2. Гетероморфная.*

3.1.2.1. Гаметофит преобладает.

3.1.2.1.1. Гаметофит и спорофит развиваются самостоятельно.

3.1.2.2. Спорофит преобладает.

3.1.2.2.1. Спорофит и гаметофит развиваются самостоятельно.

3.1.2.2.2. Спорофит и гаметофит развиваются сопряженно.

*3.2. Смена трех форм развития или поколений:* гаметофит, (тетра)спорофит, карпоспорофит.

*3.2.1. Изоморфная.*

*3.2.2. Гетероморфная.*

3.2.2.1. Гаметофит преобладает.

3.2.2.1.1. Гаметофит и спорофит развиваются самостоятельно (или отчасти самостоятельно).

3.2.2.1.2. Гаметофит и спорофит развиваются сопряженно.

## ХАРАКТЕРИСТИКА ЦИКЛОВ ВОСПРОИЗВЕДЕНИЯ

Цикл воспроизведения без полового процесса

1. Смены ядерных фаз и поколений нет.

Формируются только споры.

Такой тип жизненного цикла свойственен хлорелла (*Chlorophyta – Chlorella*). Содержимое клетки распадается на четыре или более частей – автоспор. Автоспоры освобождаются и вырастают до размеров взрослой особи.

Цикл воспроизведения с половым процессом

2. **Гомофазный** (смены форм развития или поколений нет).

Гаметы и споры формируются на одной и той же особи, либо формируются только гаметы.

2.1. **Гаплофазный**. Цикл воспроизведения проходит в гаплоидной фазе (рис. 13, 1).

Все особи вида – гаметоспорофиты – производят гаметы или зооспоры в зависимости от условий. Такой тип жизненного цикла наблюдается у хламидомонада (*Chlorophyta – Chlamydomonas*).

В клетке одноклеточного микроскопического таллома в результате митоза возникают гаметы. Половой процесс – изо-, гетеро-, оогамия. Гаметы, сливаясь, образуют зиготу, которая обычно после периода покоя формирует 4 зооспоры, дающие начало гаплоидным особям. Мейоз происходит при прорастании зиготы (редукция зиготическая).

Все особи вида – гаметофиты, хотя не производят гамет. Такой тип жизненного цикла наблюдается у конъюгат (*Chlorophyta – Conjugatophyceae*).

Благодаря половому процессу конъюгации соединяются целые протопласты клеток. Зигоспора после периода покоя приступает к мейозу, из четырех гаплоидных ядер остаются

ся жизнеспособными 1, 2, 4 ядра, развивающиеся во взрослые особи.

**2.2. Диплофазный.** Цикл воспроизведения проходит в диплоидной фазе (рис. 13, 2). Такой тип жизненного цикла свойственен гомфонема (*Bacillariophyta – Gomphonema*).

Одноклеточная микроскопическая особь – диплоидный гаметофит – в результате мейоза формирует гаметы (редукция гаметическая). Половой процесс – оогамия. Гаметы выходят в воду и, сливаясь, образуют зиготу. Зигота без периода покоя превращается в ауксоспору, которая одевается оболочкой и становится клеткой.

**3. Гетерофазный** (смена форм развития или поколений есть).

Гаметы и споры формируются на разных особях (рис. 14, 1, 2).

**3.1. Смена двух форм развития или поколений:** гаметофит, спорофит.

**3.1.1. Изоморфная.** Такой тип жизненного цикла свойственен энтероморфа (*Chlorophyta – Enteromorpha*).

Диплоидный спорофит и гаплоидный гаметофит имеют вид более или менее разветвленной трубки 20–45 см в длину, состоящей из одного слоя клеток и прикрепляющейся к субстрату ризоидами. Зооспоры образуются на спорофитах, которые имеют в ядрах диплоидный набор хромосом. При образовании зооспор происходит мейоз (редукция спорическая), и зооспоры, содержащие гаплоидные ядра, прорастают в гаплоидные растения – гаметофиты. Гаметы образуются на гаметофитах, которые имеют в ядрах гаплоидный набор хромосом. Получившаяся в результате полового процесса зигота содержит диплоидное ядро и прорастает без периода покоя в диплоидное поколение – спорофит.

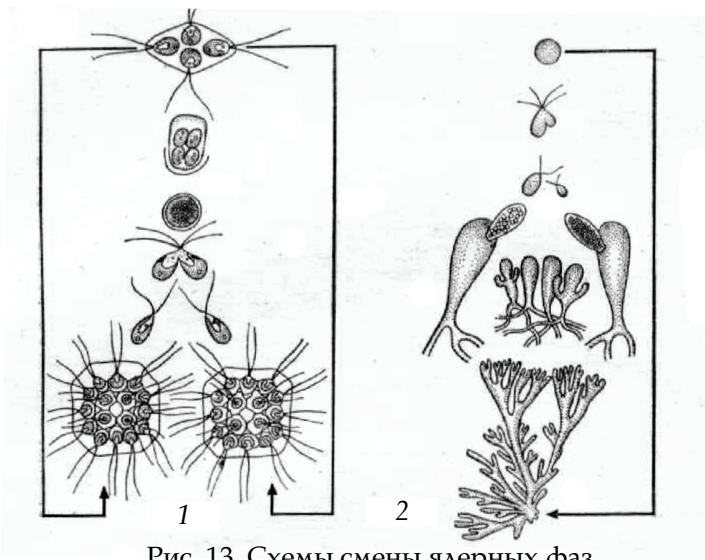


Рис. 13. Схемы смены ядерных фаз в циклах воспроизведения *Chlorophyta*:  
 1 – гаплофазный (*Gonium*); 2 – диплофазный (*Codium*)

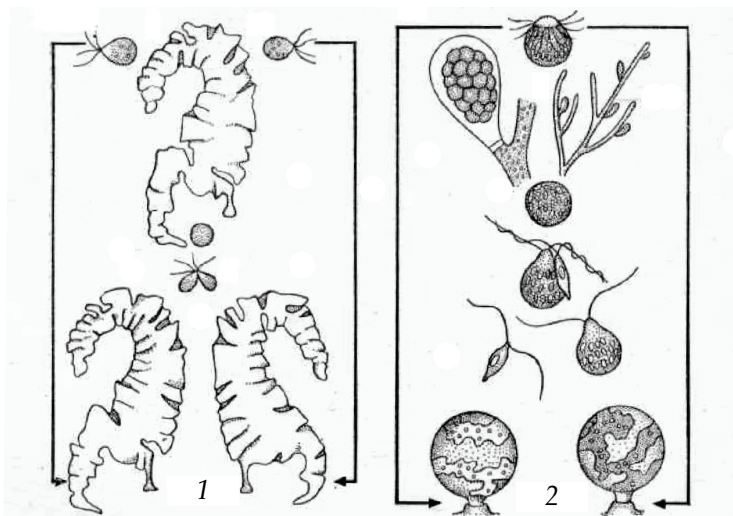


Рис. 14. Схемы смены поколений *Chlorophyta*:  
 1 – изоморфная (*Ulva*); 2 – гетероморфная (*Derbesia*)

### 3.1.2. Гетероморфная.

#### 3.1.2.1. Гаметофит преобладает.

3.1.2.1.1. Гаметофит и спорофит развиваются самостоятельно. Такой тип жизненного цикла характерен для кутлерия (*Phaeophyta – Cutleria*).

Гаплоидный гаметофит представлен лентовидным, дихотомически ветвящимся талломом с тканевой структурой, до 20 см в длину, прикрепленным к субстрату ризоидами. На поверхности таллома возникают многогнездные спорангии, или гаметангии (двудомная форма). Половой процесс – гетерогамия. Макрогаметы выделяют соединение, вызывающее положительный хемотаксис у микрогамет. Зигота без периода покоя прорастает в корковидный таллом до 15 см – диплоидный спорофит, на поверхности которого образуются сорусы одногнездных спорангиев. В них после мейоза формируется 4–32 зооспоры (редукция спорическая). Поплавав некоторое время, зооспоры прорастают в гаметофиты.

#### 3.1.2.2. Спорофит преобладает.

3.1.2.2.1. Спорофит и гаметофит развиваются самостоятельно. Такой тип жизненного цикла обнаружен у филлария (*Phaeophyta – Phyllaria*).

Диплоидный спорофит имеет таллом в виде цельной или рассеченной на вертикальные лопасти пластины, переходящей в ствол и прикрепляющейся к субстрату ризоидами. На талломе в одноклеточных одногнездных зооспорангиях, располагающихся в сорусах на поверхности слоевища среди одноклеточных булавовидных парафиз, развиваются зооспоры. Перед образованием зооспор происходит мейоз (редукция спорическая). Зооспоры, находя место прикрепления, прорастают в микроскопически мелкие, гаплоидные, обычно раздельнополые гаметофиты – однорядные, разветвленные, стелющиеся нити, образующие гаметангии. Половой процесс – оогамия. Мужские гаметофиты образуют в некоторых клетках антери-

дии, в каждом из которых формируется по одному антерозоиду. В оогонии формируется по одной яйцеклетке. По созревании яйцеклетка выходит из оогония, но не отделяется от него. Оплодотворенная яйцеклетка вырабатывает оболочку и без периода покоя прорастает, формируя спорофит.

3.1.2.2.2. Спорофит и гаметофит развиваются сопряженно. Такой тип жизненного цикла отмечается у пельвеция (*Phaeophyta – Pelvetia*).

Диплоидный спорофит имеет ветвистый таллом до 90 см в длину. Ко времени размножения на концах таллома образуются вздутия – рецептакулы, на которых развиваются споры, дающие диплоидные гаметофиты, не покидающие спорофита. Гаметофиты имеют вид разветвленных и простых нитей, часть из которых несет гаметангии, остальные служат парафизами. Гаметофиты с гаметангиями находятся в концептакулах (скафидиях) – углублениях в талломе спорофита, сообщающихся с внешней средой узким отверстием. Концептакулы возникают в результате обрастания гаметофитов тканями спорофита. Половой процесс – оогамия. Мейоз происходит перед образованием гамет (редукция гаметическая). Зигота без периода покоя прорастает в спорофит.

**3.2. Смена трех форм развития или поколений:** гаметофит, (тетра)спорофит, карпоспорофит.

3.2.1. *Изоморфная.* Такой тип жизненного цикла характерен для грателупия (*Rhodophyta – Grataeloupia*).

Диплоидный спорофит и гаплоидный гаметофит имеют вид кожистого или хрящеватого разветвленного или простого таллома до 75 см в длину, прикрепляющегося к субстрату ризоидами.

Тетраспоры образуются в крестообразно разделенных тетраспорангиях, разбросанных по всему слоевищу. Тетраспора прорастает в талломы гаметофита. Женская репродуктивная сфера располагается на клетках внутренней коры. Карпогонная и ауксиллярная системы отделены

друг от друга. Прокарп не обнаружен. После оплодотворения от карпогона тянутся ообластемные нити, которые сливаются с ауксилярной клеткой, развивающейся до оплодотворения карпогона. После слияния из ауксилярной клетки формируются разветвленные нити гонимобласта, собранные густым пучком. При созревании многие клетки этих нитей превращаются в карпоспоры, которые развиваются в тетраспорофиты. Специальной обертки вокруг гонимобласта не образуется. Мейоз происходит при образовании тетраспор (редукция спорическая).

### 3.2.2. Гетероморфная.

#### 3.2.2.1. Гаметофит преобладает.

3.2.2.1.1. Гаметофит и спорофит развиваются самостоятельно (или отчасти самостоятельно). Такой тип жизненного цикла характерен для батрахоспермум (*Rhodophyta – Batrachospermum*).

Гаплоидный гаметофит имеет вид сильно разветвленного кустика оливково-зеленого или стального цвета, слизистого на ощупь. Гаметангии формируются на боковых ветвях ограниченного роста (ассимиляторах). После оплодотворения из брюшка карпогона вскоре развиваются ветвящиеся нити гонимобласта, конечные клетки которых дают карпоспоры, собранные в цистокарпий. Из карпоспоры развивается спорофит – ползучие нити, от которых вертикально отходят разветвленные нити иного, чем гаметофит, вида. На спорофите образуются моноспоры, однако при определенных условиях из верхушечных клеток спорофита могут вырастать типичные талломы гаметофита. Мейоз происходит перед образованием моноспор (редукция спорическая) или в вегетативных клетках спорофита (редукция соматическая).

3.2.2.1.2. Гаметофит и спорофит развиваются сопряженно. Такой тип жизненного цикла отмечается у филлофора (*Rhodophyta – Phyllophora*).

Гаплоидный гаметофит имеет небольшой дихотомически ветвящийся таллом разной формы. Органы поло-

вого размножения располагаются на специальных участках таллома (есть двудомные формы). На женских гаметофитах после оплодотворения образуется зигота (редуцированный карпоспорофит), которая непосредственно превращается в карпоспору. Карпоспора дает начало редуцированному тетраспорофиту – шаровидным нематемиям, в которых образуются тетраспоры (редукция спорическая). Редукция спорофита достигает крайнего выражения: он теряет свою самостоятельность, развиваясь на гаметофите как паразит. Фактически спорофит в данном случае полностью утратил вегетативные функции и превратился в генеративный орган, производящий споры. Тетраспоры прорастают в гаметофит.

## ЦИКЛЫ ВОСПРОИЗВЕДЕНИЯ

### ПОДЦАРСТВО НАСТОЯЩИЕ ВОДОРОСЛИ - *PHYCOBIONTA*

#### Отдел ЗЕЛЁНЫЕ ВОДОРОСЛИ - *CHLOROPHYTA*

Свыше 20 000 видов. Микро- и макроскопические, одноклеточные, многоклеточные, неклеточные, колониальные и ценобиальные водоросли зеленой окраски. Морфологическая организация охватывает все типы структур, исключая амебодный. Оболочка обычно из целлюлозы и пектина, иногда содержит кремнезем или инкрустирована солями железа, кальция, реже отсутствует. Протопласт содержит 1–много ядер. Хроматофоры разнообразны по количеству, форме, размерам. Пигменты: хлорофиллы *a*, *b*;  $\alpha$ -,  $\beta$ -,  $\gamma$ -,  $\epsilon$ -каротины; ксантофиллы (лютеин, неоксантин, виолаксантин, антраксантин). Продукт ассимиляции – крахмал, у ряда видов – масло.

Вегетативное размножение делением клетки (одноклеточные), фрагментацией таллома, формированием колоний. Бесполое размножение зооспорами, апланоспорами



(автоспоры, гипноспоры). Половой процесс – изо-, гетеро-, оогамия, гологамия, конъюгация.

Обитают в планктоне, перифитоне, бентосе водоемов разных типов (разной степени солености, трофности, с различным содержанием органических веществ и ионов, при разной температуре), в почве, в наземных местообитаниях. Распространены во всех морях и на всех континентах. Поселяются на и в других организмах (бактериях, грибах, высших растениях) в качестве эпи- и эндобионтов (эпифитов, эпизоитов, эндофитов, эндозоитов). Многие входят в состав лишайников, вступая в симбиоз с грибами. Известны случаи симбиоза с простейшими, губками, гидрами, а также редкие случаи паразитизма на органах тропических и субтропических растений. Могут служить хозяевами для поселяющихся на или внутри них эпи- и эндобионтов.

## Класс ВОЛЬВОКСОВЫЕ – *VOLVOCOPHYCEAE*

### Порядок Полиблефаридовые – *Polyblepharidales*

#### Род Дюналиелла – *Dunaliella*

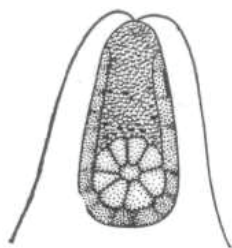


Рис. 15. Дюналиелла –  
*Dunaliella*

Дюналиелла – микроскопическая одноклеточная водоросль монадного типа структуры (рис. 15). Клетка покрыта перипластом, что позволяет ей изменять форму, которая обычно удлинненно-яйцевидная. Протопласт содержит 1 ядро, красный глазок, чашевидный хроматофор, в нижней части которого находится пиреноид. В передней части клетки имеется два равных жгутика. В процессе жизнедеятельности накапливаются каротиноиды, придающие клетке розово-желтую или кирпично-красную окраску.

Обитает в планктоне соленых озер.

*Вегетативное размножение.* Продольным делением клетки в подвижном состоянии.

*Половое размножение.* Половой процесс – гологамия. Образовавшаяся зигота обычно окрашена в зеленоватый цвет. Прорастая после периода покоя и претерпев мейоз, она дает начало вегетативным клеткам.

Характерны пальмеллоидное состояние и цисты.

### Порядок Хламидомонадовые – *Chlamydomonadales*

#### Род Хламидомонада – *Chlamydomonas*

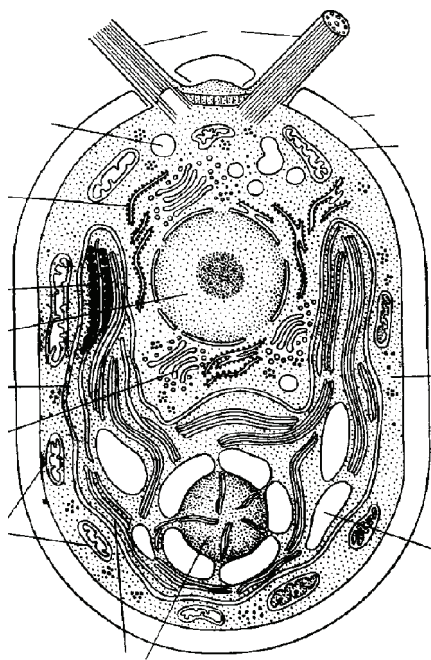


Рис. 16. Хламидомонада – *Chlamydomonas*

Хламидомонада – микроскопическая одноклеточная водоросль монадного типа структуры (рис. 16). Клетки сферические или эллипсоидальные. Протопласт содержит 1 ядро, в передней части клетки – две сократительные вакуоли и красный глазок, в задней – чашевидный хроматофор, в который погружен пиреноид. Впереди клетки имеется два равных жгутика.

Среди видов рода известны такие, которые потеряли собственную подвижность. Они прикрепляются к телу водных животных, преимущественно коловраток, и передвигаются за их счет.

Обитает в нейстоне и планктоне мелких пресных, хорошо прогреваемых и сильно загрязненных водоемов – луж, канав и др. Наряду с автотрофным способом питания клетки способны всасывать через оболочку растворенные в воде органические вещества, что способствует очищению загрязненных вод.

*Бесполое размножение.* Клетка останавливается, протопласт делится продольно на 2, 4 или 8 частей. Дочерние клетки вырабатывают жгутики и выходят наружу после ослизнения оболочки материнской клетки в виде зооспор, одетых оболочкой и отличающихся от материнской клетки только меньшими размерами. После непродолжительного роста они приступают к размножению.

*Половое размножение.* Половой процесс – изо-, гетеро-, оогамия (гетероталлизм, гомоталлизм). Гаметы образуются внутри материнской клетки так же, как зооспоры, но обычно в большем количестве (32–64) и меньших размеров. При изогамии половой процессе начинается с образования скопления гамет противоположных знаков. Затем гаметы склеиваются попарно своими жгутиками, после чего их оболочки растворяются и происходит слияние. При гетерогамии образуется 4 крупных и 8 мелких, а при оогамии – 1 крупная неподвижная яйцеклетка и большое число мелких двужгутиковых гамет – сперматозоидов. У некоторых видов (*Chlamydononas reinhardtii*) гаметы соединяются посредством оплодотворяющей трубки, вырастающей от переднего конца между жгутиками одной из гамет.

Зигота одевается толстой целлюлозной оболочкой, наполняется запасными веществами, приобретает красную окраску (от гематохрома, растворенного в масле). После периода покоя зигота прорастает, образуя в результате мейоза четыре зооспоры, каждая из которых формирует дочернюю особь.

*Схема цикла воспроизведения\** (Приложение, рис. 2).

---

\* Схемы циклов воспроизведения заимствованы из работы П. Рейвн, Р. Эверт, С.Айкхорн (1990).

## Порядок Вольвоксовые – *Volvocales*

### Род Вольвокс – *Volvox*

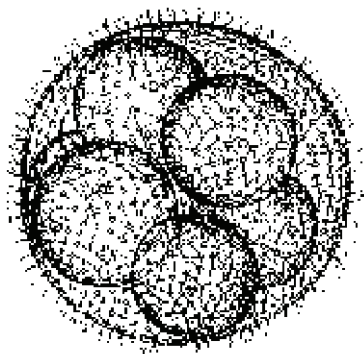


Рис. 17. Вольвокс – *Volvox*:  
дочерние колонии  
внутри материнской

Вольвокс – микроскопическая колониальная водоросль из клеток монадного типа структуры (рис. 17), представляет собой шар, достигающий в диаметре 2–3 мм. По периферии шара в один слой располагаются клетки в числе от 500 до 60 000, имеющие строение, подобное хламидомонаде, конической формы или округлые. Внутренняя часть колонии занята слизью. Протопласты соседних клеток соединяются друг с другом посредством плазмодесм.

Происходит сложная дифференциация клеток на вегетативные и генеративные.

Обитает в планктоне стоячих и текущих водоемов – прудов, рек и др.

*Вегетативное размножение.* Образование колоний. Протопласт некоторых клеток (гонидий) претерпевает продольные деления, образуется плоская табличка, которая сначала вдавливается внутрь, затем выворачивается наружу, после чего края ее смыкаются, формируя шар. Формирующиеся дочерние колонии погружаются во внутреннюю часть материнской колонии. При ослизнении оболочек материнских клеток дочерние колонии освобождаются. Они отличаются от материнской колонии только меньшими размерами.

*Половое размножение.* Половой процесс – оогамия (однородная и двудомная формы). От 5 до 100 клеток колонии формируют антеридии, содержимое которых делит-

ся на 64 двужгутиковых сперматозоида. От 5 до 15 клеток формируют шаровидные оогонии, в каждом из которых находится по одной яйцеклетке. Зигота после периода покоя прорастает, при этом происходит мейоз. Из образовавшихся четырех зооспор лишь одна формирует новую колонию.

Род Гониум – *Gonium*

Род Пандорина – *Pandorina*

Гониум – микроскопическая ценобиальная водоросль из клеток монадного типа структуры, состоит обычно из 16 клеток, имеющих строение хламидомонады и расположенных в один слой (рис. 18).

Пандорина – микроскопическая ценобиальная водоросль из клеток монадного типа структуры, состоит обычно из 16 клеток, имеющих строение хламидомонады и расположенных в виде многогранного эллипса (рис. 19).

Обитают в планктоне мелких пресных стоячих и малопроточных водоемов, особенно, загрязненных органическими веществами, – лужах, канавах и др.

Вегетативное размножение. Подобно *Volvox*.

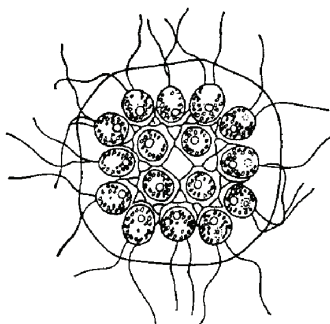


Рис. 18. Гониум – *Gonium*

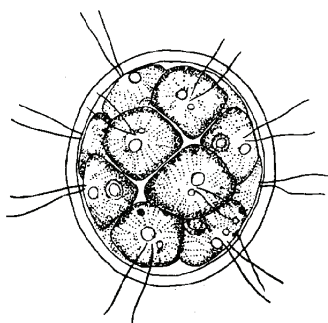


Рис. 19. Пандорина – *Pandorina*

*Половое размножение.* Половой процесс у *Gonium* – изогамия (гетероталлизм), у *Pandorina* – гетерогамия. В каждой клетке образуется по 16 гамет, которые выходят в воду, где копулируют. После периода покоя зигота прорастает, при этом происходит мейоз. Образуется 4 зооспоры, в каждой из которых формируется дочерний ценобий.

## Класс ПРОТОКОККОВЫЕ – *PROTOCOCCOPHYCEAE*

### Порядок Хлорококковые – *Chlorococcales*

#### Род Хлорелла – *Chlorella*

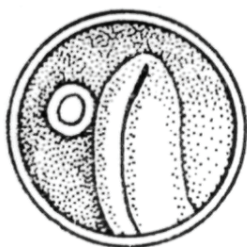


Рис. 20. Хлорелла – *Chlorella*

Хлорелла – микроскопическая одноклеточная водоросль коккоидного типа структуры (рис. 20). Клетка шаровидная. Протопласт содержит 1 ядро, колоколообразный хроматофор, 1 пиреноид.

Обитает в пресных водах, на сырой земле, коре деревьев и т. д.

*Бесполое размножение.* Содержимое клетки распадается на 4 или 8 частей, которые превращаются в автоспоры. Они освобождаются и вырастают до размеров взрослых особей.

#### Род Сценедесмус – *Scenedesmus*

Сценедесмус – микроскопическая ценобиальная водоросль из клеток коккоидного типа структуры, эллипсоидальных или веретеновидных, соединенных в простые или двойные ряды (4–8 (16) клеток) (рис. 21). Протопласт содержит 1 ядро.

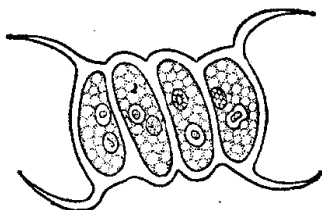


Рис. 21. Сценедесмус – *Scenedesmus*

Обитает в планктоне самых различных водоемов, на стеблях высших водных растений.

*Бесполое размножение.* Автоспоры образуются в каждой клетке ценобия по 4 и тут же срастаются друг с другом характерным для вида образом в молодые ценобии, которые выходят из оболочки материнской клетки.

### Род Педиаструм – *Pediastrum*

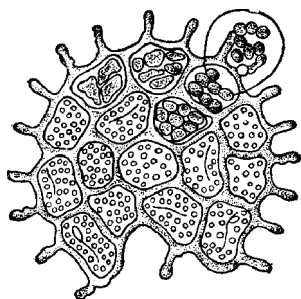


Рис. 22. Педиаструм – *Pediastrum*

Педиаструм – микроскопическая ценобиальная водоросль из клеток коккоидного типа структуры разного числа (от 4 до 128), кратного двум (рис. 22). Клетки располагаются концентрическими кругами, краевые несут выросты оболочки. Протопласт содержит много ядер.

Обитает в планктоне самых различных пресных водоемов – рек, озер, прудов, в зарослях высших водных растений.

*Бесполое размножение.* Двужгутиковые зооспоры освобождаются через щель в материнской клетке. Они окружены слизистым пузырем, внутри которого сначала движутся, потом располагаются в одной плоскости и слагаются в молодые ценобии, позднее освобождающиеся.

*Половое размножение.* Подобно *Hydrodictyon*.

### Род Гидродикцион – *Hydrodictyon*

Гидродикцион, или водяная сеточка, – макроскопическая ценобиальная водоросль из клеток коккоидного типа структуры. У *H. reticulatum* таллом в виде замкнутого сетчатого мешка до 30 см в длину, состоит из цилиндрических заостренных клеток, соединяющихся концами, большей ча-

стью по три (рис. 23). Протопласт содержит много ядер, сетчатый хроматофор с многочисленными пиреноидами.

Обитает в планктоне пресных водоемов со стоячей или медленно текущей водой – реках, прудах, ямах, богатых азотистыми солями.

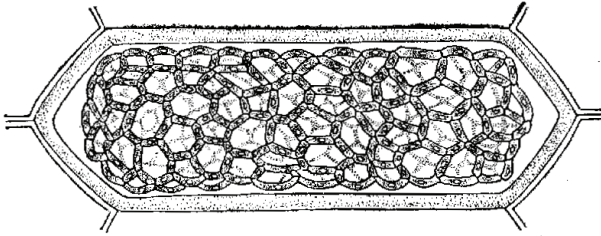


Рис. 23. Гидродикцион – *Hydrodictyon*: молодой ценобий внутри материнской клетки

*Бесполое размножение.* Протопласт распадается на много тысяч одноядерных двужгутиковых зооспор. Они движутся некоторое время, затем втягивают жгутики, выделяют собственную оболочку и соединяются, образуя маленькую дочернюю сеточку, которая освобождается после разрыва стенки материнской клетки. Молодые сеточки растут благодаря росту слагающих их клеток, причем число ядер в них увеличивается.

*Половое размножение.* Половой процесс – изогамия (гомоталлизм). Двужгутиковые гаметы образуются так же, как зооспоры, но в большем числе и меньших размеров. После копуляции зигота одевается оболочкой, в ней накапливается масло, окрашенное гематохромом в кирпично-красный цвет. Она увеличивается в размерах и переходит в состояние покоя, затем прорастает, претерпевая мейоз и образуя 4 крупные двужгутиковые зооспоры. Зооспоры, поплавав некоторое время, останавливаются, каждая развивается в многоугольную клетку – полиэдр. Полиэдр разрастается, становится многоядерным, его содержимое распадается на двужгутиковые зооспоры, которые



слагаются в молодую зародышевую плоскую сеточку, освобождающуюся через разрыв оболочки полиэдра.

## Класс УЛОТРИКСОВЫЕ – *ULOTRHRICHOPHYCEAE*

### Порядок Улотриксовые – *Ulothrichales*

#### Род Улотрикс – *Ulothrix*

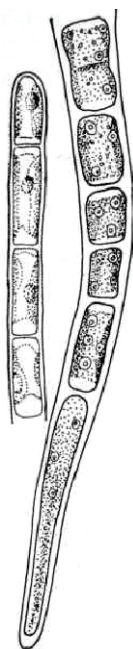


Рис. 24. Улотрикс – *Ulothrix*

Улотрикс – микроскопическая водоросль трихального типа структуры (рис. 24). Таллом не ветвистый, из одного ряда клеток, базальной клеткой, которая вытягивается в короткий ризоид, прикрепляется к субстрату. Клетки коротко цилиндрические или слегка бочонковидные, с более или менее толстой оболочкой. Протопласт содержит 1 ядро, 1 пластинчатый хроматофор, опоясывающий протопласт в виде замкнутого или незамкнутого пояска, с несколькими пиреноидами.

Обитает преимущественно в пресных быстротекущих водоемах, образуя ватообразные изумрудно-зеленые дерновинки на камнях, сваях и других подводных предметах, а также на влажных поверхностях, периодически смачиваемых брызгами прибоя или водопадов.

*Вегетативное размножение.* Фрагментацией нитей.

*Бесполое размножение.* Четырехжгутиковые зооспоры развиваются в клетках от 2 до 16 (32). Зооспоры освобождаются через боковое отверстие в клеточной оболочке. После периода движения (положительный фототаксис) зооспора останавливается, сбрасывая жгутики, прикрепляется боком к субстрату и прорастает в нить.

*Половое размножение.* Половой процесс – изогамия (у некоторых гетероталлизм). В клетках образуются двужгутиковые гаметы в числе (4–8–32 (64)). Гаметы выходят из клетки, заключенные в слизистый пузырь, в котором они двигаются, пока не освободятся. В результате копуляции образуется подвижная четырехжгутиковая зигота (планозигота), обнаруживающая отрицательный фототаксис. После некоторого периода движения она прикрепляется к субстрату, округляется, втягивает жгутики и прорастает в одноклеточный грушевидный или дубинковидный спорофит, содержимое которого при созревании распадается после мейоза на 4–16 (большей частью 8) четырехжгутиковых зооспор. Зооспоры оседают на субстрат и прорастают в нитчатые талломы.

### Порядок Ульвовые – *Ulvales*

#### Род Ульва – *Ulva*

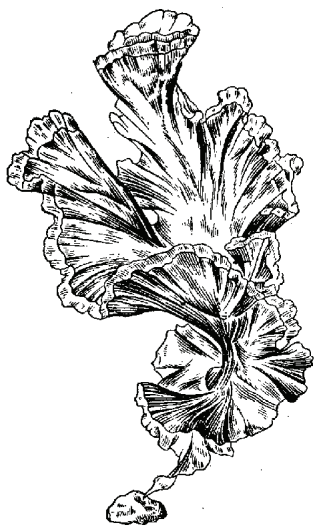


Рис. 25. Ульва – *Ulva*

Ульва – макроскопическая водоросль пластинчатого типа структуры (рис. 25). Таллом спорофита и гаметофита достигает 25–30 см в длину, состоит из пластинки, образованной двумя плотно сомкнутыми слоями клеток, имеющей гофрированные края, прикрепляется к субстрату суженным в короткий черешок основанием, крупные клетки которого снабжены ризоидными отростками. На начальных стадиях развития таллома образуется однорядная нить, которая переходит в трубчатую стадию. Затем

стенки трубки смыкаются, и дальше она растет как двухслойная пластина, которая может быть как простой, так и сложно рассеченной и разветвленной. Протопласт содержит 1 ядро и хроматофор с пиреноидами как у *Ulothrix*.

Обитает в морях всех климатических зон, но предпочитает теплые, в прибрежной (литоральной) зоне, редко достигает глубины 20–30 м. Растет преимущественно в бухтах. Многие виды выносят заметное опреснение воды и часто поднимаются в устья рек.

*Вегетативное размножение.* Фрагментацией таллома. Прорастанием клеток подошвы с образованием дополнительных особей.

*Половое размножение.* Половой процесс – изо-, гетерогамия (гетероталлизм). Двужгутиковые гаметы образуются в каждой клетке по 16–64 на гаметофитах, которые имеют в ядрах гаплоидный набор хромосом. Гаметофиты различны в половом отношении: одни продуцируют гаметы со знаком +, другие – со знаком –. Талломы разного знака можно различить невооруженным глазом по окраске плодущих участков: желтоватой у мужских и темно-зеленой у женских. Получившаяся в результате копуляции зигота содержит 1 диплоидное ядро и прорастает без периода покоя в диплоидное поколение – спорофит.

Четырехжгутиковые зооспоры (реже апланоспоры) образуются путем последовательного деления протопласта любой клетки спорофита, имеющей диплоидный набор хромосом в ядрах, на 4–16 частей, формирующих зооспоры. При образовании зооспор ядро делится мейозом, и зооспоры, содержащие гаплоидные ядра, прорастают в гаплоидные растения – гаметофиты.

Зооспоры и зиготы способны, попадая в неблагоприятные условия, сохранять жизнеспособность в течение долгого времени, но в обычных условиях они вскоре прорастают.

*Схема цикла воспроизведения* (Приложение, рис. 3).

Порядок Хетофоровые – *Chaetophorales*  
Род Трентеполия – *Trentepohlia*



Рис. 26. Трентеполия –  
*Trentepohlia*

Трентеполия – микроскопическая водоросль обычно гетеротрихального типа структуры (рис. 26). Таллом обильно ветвистый, нити стелющиеся и вертикальные. Клетки цилиндрические или бочонковидные, толстостенные. Протопласт содержит 1 ядро (более старые клетки обычно многоядерные), много дисковидных или лентовидных хроматофоров, зеленая окраска которых, как правило, маскируется желтым

или кирпично-красным пигментом – гематохромом из группы каротиноидов, растворенным в каплях масла. Когда клетки растут и делятся, масло и гематохром значительно потребляются, и обнажается зеленая окраска хроматофоров.

Обитает на камнях, скалах, стволах деревьев, листьях, деревянных постройках. Некоторые виды являются компонентом лишайников.

*Вегетативное размножение.* Фрагментацией нитей на отдельные участки или клетки, которые переносятся ветром на новый субстрат.

*Бесполое размножение.* Четырехжгутиковые зооспоры образуются в специальных, отличающихся по форме от вегетативных клеток, крючковидных зооспорангиях, сидящих на клетках-ножках, которые легко отделяются и разносятся ветром. При созревании зооспорангии становятся многоядерными. При попадании в воду уже через несколько (3–5) минут содержимое их распадается на одноядерные участки, которые превращаются в зооспоры, прорастающие в гаплоидные нитчатые особи.

*Половое размножение.* Половой процесс – изогамия. Двужгутиковые гаметы образуются в присутствии воды в шаровидных сидячих шаровидных гаметангиях, которые также разносятся ветром. Однако копуляция гамет наблюдается очень редко. Гаметы большей частью развиваются партеногенетически, прорастая, как зооспоры, на влажной коре в новые нити, или дают апланоспоры.

Класс СИФОНОВЫЕ – *SIPHONOPHYCEAE*

Порядок Сифонокладиевые – *Siphonocladales*

Род Кладофора – *Cladophora*

Кладофора – микроскопическая водоросль трихального типа структуры (рис. 27). Таллом спорофита и гаметофита ветвистый, состоит из цилиндрических сегментов с толстой не ослизняющейся оболочкой, прикрепляется к субстрату ризоидами в молодом состоянии, позднее может отрываться. Ризоиды образуются в результате разрастания нижней части базальной клетки, позднее таллом может отрываться. Протопласт содержит много ядер, 1 сетчатый хроматофор со многими пиреноидами.

Обитает в морях, пресных текущих и стоячих водоемах – прудах, озерах, где, отрываясь от субстрата, образует на поверхности ватообразные скопления тины.

*Вегетативное размножение.* Фрагментацией нитей.

У ряда морских видов гаметы и зооспоры всегда развиваются на разных растениях: первые на гаплоидных – гаметофитах, вторые на диплоидных – спорофитах.

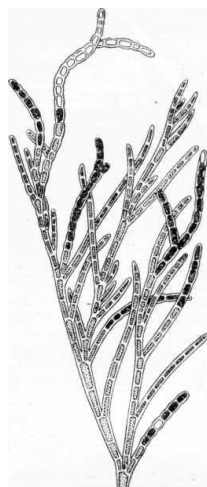


Рис. 27. Кладофора – *Cladophora*

*Половое размножение.* Дву- или четырехжгутиковые зооспоры образуются при митотическом делении. Зооспоры развиваются в гаплоидные гаметофиты, внешне неотличимые от спорофитов, но размножающиеся только половым путем.

Половой процесс – изогамия, гаметы двухжгутиковые, мельче зооспор. Зигота сразу прорастает в диплоидный спорофит.

У *Cladophora glomerata*, встречающейся в пресных водах, взрослое растение является диплонтом, мейоз предшествует образованию гамет. Бесполое размножение осуществляется посредством зооспор, перед формированием которых редукционное деление отсутствует, так что зооспоры содержат диплоидное ядро и развиваются в диплоидные талломы.

### Порядок Сифоновые – *Siphonales*

#### Род Каулерпа – *Caulerpa*

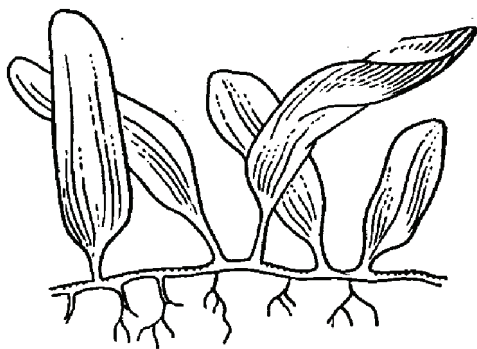


Рис. 28. Каулерпа – *Caulerpa*

Каулерпа – макроскопическая водоросль сифонального типа структуры (рис. 28). Таллом формально представляет одну клетку, морфологически дифференцирован. Горизонтально стелющееся, более или менее разветвленное цилиндрическое «корневище», которое может достигать 1 м в

длину, снизу несет обильные разветвленные ризоиды, прикрепляющие растение к субстрату, на верхней стороне – ряд вертикально стоящих ассимилирующих «побегов» – ассимиляторов. Во всех частях таллома развиты бо-

лее или менее цилиндрические скелетные тяжи – целлюлозные балки, пересекающие центральную полость. Тяжи связаны со стенкой клетки или свободны с обоих концов, одеты цитоплазмой. Они увеличивают механическую прочность клетки и поверхность, высланную цитоплазмой. Протопласт содержит много ядер и дисковидных хроматофоров без пиреноидов, лейкопласты (амилопласты), в которых образуется крахмал.

Обитает в тропических морях на литорали, до глубины 70 м.

*Вегетативное размножение.* Фрагментацией «корневища».

*Половое размножение.* Половой процесс – гетерогамия. Цитоплазма, содержащая многочисленные ядра и хроматофоры, скопившаяся в плодущих участках ассимиляторов, не отделенных от остальных частей таллома перегородкой, распадается на одноядерные участки, превращающиеся в гаметы. Перед образованием гамет ядра делятся мейотически. Зигота сразу прорастает в диплоидный таллом.

## Класс КОНЬЮГАТЫ, или СЦЕПЛЯНКИ – *CONJUGATORPHYCEAE*

Порядок Зигнемовые – *Zygnematales*

Род Зигнема – *Zygnema*

Род Спирогира – *Spirogyra*

Зигнема, спирогира – микроскопические водоросли трихального типа структуры (рис. 29, 30). Таллом не ветвистый, из одного ряда клеток, прикрепляющийся к субстрату ризоидами у видов, живущих в проточной воде. Клетки цилиндрические. Оболочка покрыта слизистым чехлом. Протопласт содержит 1 ядро, хроматофоры постенные: у зигнемы – 2 звездчатых, у спирогиры – 1–много лентовидных. По средней линии хроматофоров расположены пиреноиды.

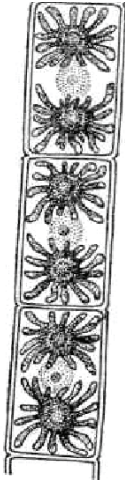


Рис. 29. Зигнема –  
*Zygnema*

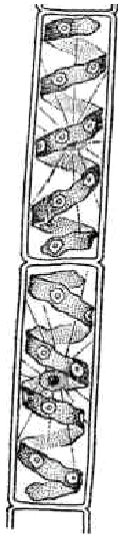


Рис. 30. Спирогира –  
*Spirogyra*

Обитают в пресных стоячих – прудах, озерах, тихих заводях рек, канавах – и текущих водоемах в виде ярко-зеленых слизистых дерновин-подушек, плавающих на поверхности воды.

*Вегетативное размножение.* Фрагментацией нитей на отдельные клетки или участки в результате отмирания промежуточных клеток. Покоящимися стадиями вегетативных клеток – апланоспорами, акинетами.

*Половое размножение.* Половой процесс – конъюгация. Поскольку поведение конъюгирующих клеток несколько различно (воспринимающие клетки более пассивные, отдающие клетки более активные), половой процесс в этих случаях можно определить как физиологически гетерогамный, хотя морфологически он изогамен: конъюгирующие клетки морфологически одинаковы.

Лестничная конъюгация происходит между клетками двух нитей. Нити располагаются параллельно друг другу и вначале склеиваются слизью. Затем противоположащие клетки образуют навстречу друг другу выросты, которые соприкасаются и срастаются. Удлиняясь, выросты постепенно раздвигают нити, так что возникает фигура в виде лестницы. Стенки на соприкасающихся концах отростков растворяются, и возникает канал, соединяющий полости конъюгиру-



ющих клеток. Протопласт одной из конъюгирующих клеток (отдающей) сокращается, отстает от стенок и постепенно проталкивается через канал в другую (воспринимающую) клетку, где и сливается с ее содержимым, образуя зиготу.

Боковая конъюгация протекает между клетками одной и той же нити, при этом конъюгируют соседние клетки с частичным растворением оболочки и образованием конъюгационного канала.

Образовавшаяся зигота округляется, выделяет толстую трехслойную оболочку, заполняется запасными питательными веществами, превращается в зигоспору и переходит в состояние покоя. При ее прорастании происходит мейоз, причем из четырех гаплоидных ядер остается жизнеспособным только одно, соответственно развивается только одна особь.

#### Порядок Десмидиевые – *Desmidiiales*

Род Клостериум – *Closterium*

Род Космариум – *Cosmarium*

Космариум, клостериум – микроскопические одноклеточные водоросли коккоидного типа структуры. У клостериума клетка веретеновидная, прямая или более или менее изогнутая (рис. 31), у космариума – овальная с глубокой перетяжкой (рис. 32). Клетки состоят из двух симметричных половинок – полуклеток. Протопласт содержит 1 ядро, 1–2 осевых хроматофора с пиреноидами в центральной части.

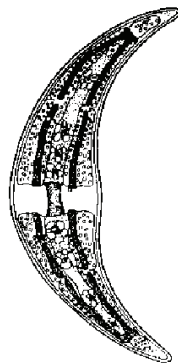


Рис. 31. Клостериум – *Closterium*

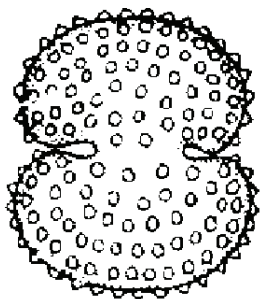


Рис. 32. Космариум –  
*Cosmarium*

Обитают в планктоне пресных стоячих водоемов – прудов, озер, в зарослях высших водных растений, а также рек, на торфяных болотах.

*Вегетативное размножение.* Делением клетки. Дочерние особи получают одну полуклетку от материнской клетки и достраивают недостающую.

*Половое размножение.* Половой процесс – конъюгация. При конъюгации две клетки с разными половыми знаками сближаются, располагаясь перпендикулярно одна к другой, и одеваются общей слизью. От клеток развиваются отростки и, соединяясь, образуют конъюгационный канал, внутри которого сливаются протопласты конъюгирующих клеток (апланогаметы). Возможно, одна из двух апланогамет – «мужская» – переходит через канал в другую – «женскую».

У *Closterium lineatum* протопласт каждой конъюгирующей клетки предварительно делится, формируя две апланогаметы, которые освобождаются и попарно сливаются. Таким образом, возникают двойные зиготы.

Зрелые зиготы обычно одеты трехслойной оболочкой (зигоспоры). При прорастании их ядро делится мейотически и из четырех гаплоидных ядер, как правило, два остаются жизнеспособными, образуя две особи.

## Отдел ХАРОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ – СНАРОПНУТА

Около 300 видов. Макроскопические многоклеточные водоросли зеленой окраски. Морфологический тип структуры – харофитный. Оболочка целлюлозная, в наружных слоях отлагается карбонат кальция. Протопласт содержит 1–много ядер. Хроматофоры дисковидные, мно-

гочисленные. Пигменты: хлорофиллы *a*, *b*; каротины и ксантофиллы почти полностью как у зеленых. Продукт ассимиляции – крахмал.

Вегетативное размножение укоренением боковых «веток» и с помощью клубеньков, образующихся на ризоидах и в нижних узлах таллома. Половой процесс – оогамия.

Обитают в бентосе преимущественно пресных, некоторые виды – солоноватых водоемов. Предпочитают чистые водоемы, где нет сильных движений воды и имеется песчаный или илистый грунт. Поселяются на глубине 1–5 м, иногда до 40 м. Распространены по всему земному шару, кроме Антарктиды.

## Класс ХАРОВЫЕ – CHAROPHYCEAE

### Порядок Харовые – Charales

#### Род Хара – Chara

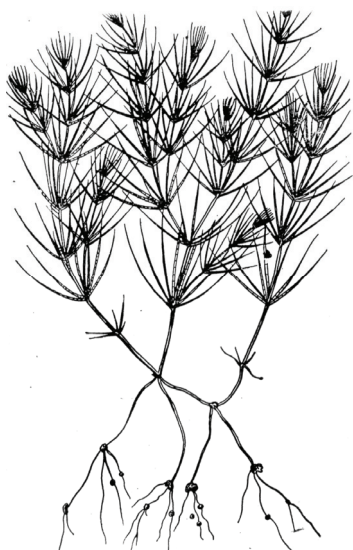


Рис. 33. Хара – Chara

Хара – макроскопическая водоросль харофитного типа структуры (рис. 33). Таллом мутовчато-ветвистый, достигает высоты около 20–30 (100) см в длину, прикрепляется к субстрату посредством многоклеточных разветвленных ризоидов. Протопласт содержит вначале 1, затем много ядер, много мелких дисковидных хромофоров без пиреноидов.

Обитает преимущественно в пресных водах.

*Вегетативное размножение.* Клубеньками, возникающими из нижних узлов таллома или на ризоидах, и укореняющимися «ветками».

*Половое размножение.* Половой процесс – оогамия (двудомная и однодомная формы). Оогонии и антеридии формируются на вторичных боковых «ветках», вырастающих из верхних узлов «листьев».

В оогонии формируется одна удлинённая яйцеклетка, она окружена спирально обвивающими ее нитевидными клетками, отчленивающимися на вершине 5 клеток коронки. Антеридии – шаровидные оранжевые тельца, стенка которых образована восемью плоскими клетками-щитками. Внутри от щитков отходят подставки, на которых развиваются длинные, свернутые в клубок сперматогенные нити. Каждая нить состоит из 100–300 плоских клеток, в которых развивается по одному сперматозоиду. Щитки антеридия при созревании расходятся, сперматозоиды выходят и производят оплодотворение, проникая к яйцеклетке через щель в коронке.

Оплодотворённая яйцеклетка разрастается и превращается в ооспору, покрывается плотной оболочкой, состоящей из целлюлозы, кремнезёма, извести. После периода покоя ядро ооспоры претерпевает мейоз. Только одно из образовавшихся ядер прорастает. Получившиеся от первого деления две клетки растут в противоположных направлениях, образуя первый ризоид и вертикальную нить – проросток, или протонему, на которой затем развивается взрослая особь.

## Отдел ЖЕЛТО-ЗЕЛЁНЫЕ ВОДОРОСЛИ - ХАНТНОРНУТА

Около 600 видов. Микроскопические одноклеточные и многоклеточные, колониальные водоросли светло- или темно-желтой, желто-зеленой, реже голубой окраски или бесцветные. Морфологические типы структуры: монадный, амебодный, пальмеллоидный, нитчатый, пластинчатый, сифональный (рис. 34–39). Оболочка отсутствует, пектиновая, иногда с примесью целлюлозы, нередко на-

сыщена соединениями железа, может быть инкрустирована известью, кремнеземом. Протопласт содержит 1–много ядер. Хроматофоры разнообразны по форме. Пигменты: хлорофиллы *a*, *c*;  $\beta$ ,  $\epsilon$ -каротины; ксантофиллы (лютеин, виолаксантин и неоксантин). Продукты ассимиляции – хризоламинарин, масла.

Вегетативное размножение делением клетки (одноклеточные), фрагментацией и регенерацией таллома, образованием колоний, выводковыми почками (*Vaucheria*), отчленением конечных клеток таллома (*Heteropedia*) и боковых одно- или многоклеточных отростков, которые, отделяясь от материнского растения, дают начало новым особям (*Heterococcus*). Бесполое размножение зооспорами, апланоспорами, амебоидами. Половой процесс – оогамия (*Vaucheria*). Характерно наличие покоящихся стадий (акинеты, гипноспоры, цисты).

Обитают в основном в планктоне и перифитоне пресных, реже солоноватых вод, в морях, почве, наземных местообитаниях. Предпочитают теплые сезоны года, но есть виды, развивающиеся при низких температурах. Распространены в разных географических широтах, на всех континентах.

Класс КСАНТОСИФОНОВЫЕ –  
*XANTHOSIPHONOPHYCEAE*

Порядок Вошериевые – *Vaucheriales*

Род Вошерия – *Vaucheria*

Вошерия – микроскопическая водоросль сифонального типа структуры (рис. 34). Таллом слабо ветвится, достигает иногда нескольких сантиметров в длину, прикрепляется к субстрату бесцветными лапчатыми ризоидами. Протопласт содержит много ядер и зернистых или веретеновидных хроматофоров без пиреноидов.

Обитает в пресных водоемах и морях или на влажной почве, среди протонемы мхов, часто образует зеленые бархатистые дерновники.

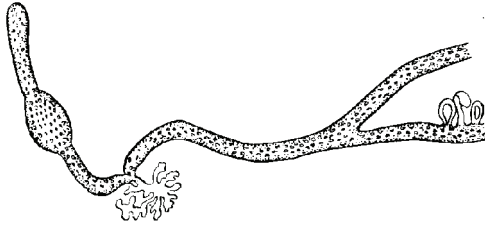


Рис. 34. Вошерия – *Vaucheria*

*Вегетативное размножение.* Фрагментацией таллома.

*Бесполое размножение.* Крупные многоядерные синзооспоры формируются по одной в зооспорангии, отделяющемся перегородкой на конце нити. Через отверстие в спорангии синзооспора выскальзывает и быстро плавает при помощи многочисленных жгутиков, затем оседает и прорастает в новый таллом. У наземных форм часто образуются неподвижные апланоспоры и акинеты.

*Половое размножение.* Половой процесс – оогамия. Пресноводные виды большей частью однодомные, некоторые морские – двудомные. У пресноводной *Vaucheria dichotoma* существуют как однодомная, так и двудомная формы.

В антеридии формируется множество сперматозоидов. Оогоний – округлый или овальный крупный вырост на поверхности таллома. Он отделяется от таллома перегородкой и содержит одну яйцеклетку. У однодомных форм рядом с оогонием (или по обе стороны от него) образуются антеридиальные выросты, загибающиеся наподобие бараньего рога. Антеридий представляет собой верхнюю часть выроста, отделяющуюся перегородкой в месте перегиба. В антеридии формируется множество сперматозоидов, каждый с двумя жгутиками неравной длины. Созревание половых продуктов, находящихся рядом на талломе, происходит не одновременно, поэтому яйцеклетка оогония оплодотворяется сперматозоидом, образовавшимся в удаленном от нее антеридии.

При созревании яйцеклетки из носика оогония выступает капелька бесцветного содержимого, привлекающего сперматозоиды. Один из них внедряется в оогоний через образовавшееся отверстие и оплодотворяет яйцеклетку. После оплодотворения развивается зигота (ооспора), наполненная маслом и гематохромом, она покрывается толстой многослойной оболочкой. После периода покоя, претерпев мейоз, зигота прорастает в новую гаплоидную особь.

Класс  
КСАНТОМОНАДОВЫЕ –  
*XANTHOMONA DORPHYSEAE*

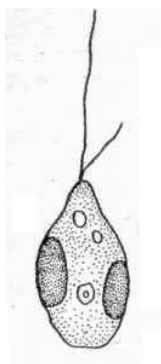


Рис. 35. Гетерохлорис –  
*Heterochloris*

Класс  
КСАНТОПОДОВЫЕ –  
*XANTHOPODORPHYSEAE*



Рис. 36. Ризохлорис –  
*Rhizochloris*

Класс  
КСАНТОТРИХОВЫЕ –  
*XANTHOTRICHORPHYSEAE*



Рис. 37. Трибонема – *Tribonema*

Класс  
КСАНТОКАПСОВЫЕ –  
*XANTHOCAPSORPHYCEAE*

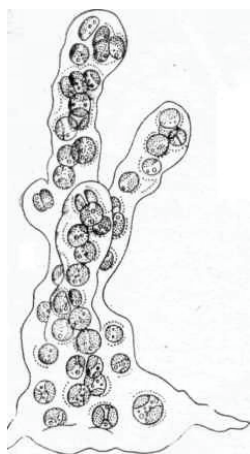


Рис. 38. Гельминтоглея –  
*Helminthogloea*

Класс  
КСАНТОКОККОВЫЕ –  
*XANTHOCAPSORPHYCEAE*

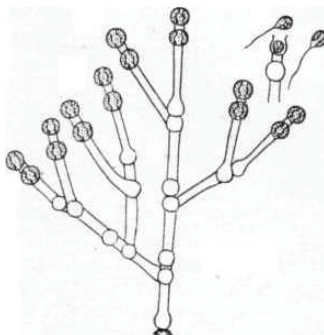


Рис. 39. Мишококкус –  
*Mischococcus*

### Отдел ЗОЛОТИСТЫЕ ВОДОРОСЛИ – *CHRYSORPHYTA*

Около 800 видов. Микроскопические одноклеточные и многоклеточные, колониальные водоросли золотисто-желтой, золотисто-бурой, буровато-зеленой окраски. Морфологические типы структуры разнообразны, хорошо выражены монадный, амебоидный, пальмеллоидный, нитчатый и пластинчатый (рис. 40–44). Оболочка отсутствует, либо с известковыми образованиями – кокколитами, либо в виде панциря, состоящего из кремневых чешуек, несущих иногда кремневые шипы, либо в виде домиков, редко целлюлозная. Протопласт содержит 1 ядро, 1 или несколько хроматофоров, у некоторых глазок и пиреноид. Пигменты: хлорофиллы *a* и *c*;  $\beta$ -каротин; ксантофиллы (фукоксантин, ксантин). Продукты ассимиляции – хризоламинарин, масла.



Вегетативное размножение делением клетки (одноклеточные), фрагментацией таллома, формированием колоний, почкованием (*Palatinella*). Бесполое размножение одноклеточными или двухклеточными зооспорами, автоспорами, гипноспорами, реже амебоидами, которые образуются по 4 и более, выползают из домика и вырабатывают собственный домик. Половой процесс – изогамия, характерны гологамия и автогамия. При изогамии после копуляции из зиготы, претерпевшей мейоз, образуется 4 особи. В результате гологамии и автогамии образуются кремнистые цисты, которые после периода покоя прорастают в одну или несколько клеток.

Обитают в планктоне, бентосе, нейстоне, перифитоне водоемов разных типов, преимущественно пресных, редко – морей. Предпочитают чистые воды. Типичным местообитанием являются сфагновые болота с кислой реакцией воды. Известны обитатели вод, богатых известью. Это в основном холодолюбивые организмы, развиваются весной, осенью, зимой (подо льдом). Распространены по всему земному шару.

Класс ХРИЗОМОНАДОВЫЕ –  
*CHRYSOMONADOPHYCEAE*

Порядок Хризомонадовые – *Chryomonadales*

Род Динобрион – *Dinobryon*

Динобрион – микроскопическая колониальная водоросль (рис. 40) из клеток монадного типа структуры. Таллом в виде свободноплавающих кустиков, напоминающих канделябры, состоит из клеток, прикрепленных внутри бокаловидных прозрачных целлюлозных домиков при помощи сократительных стебельков. Клетки снабжены двумя жгутиками неравной длины, которые выставляются из широкого устья домика.

Обитает в планктоне стоячих и текучих водоемов с чистой водой.

*Вегетативное размножение.* Делением клеток и образованием колоний. Дочерние клетки выползают из домика, прикрепляются к его поверхности и вырабатывают новый домик. Старые колонии, распадаясь, дают начало другим. Отдельные клетки, покидая колонию, также могут образовывать новую колонию.

*Половое размножение.* Половой процесс – гологамия. Две одинаковые клетки сливаются в двухядерную зиготу, превращающуюся в кремнистую цисту, которая после периода покоя прорастает в одну или несколько клеток. Мейоз происходит в зиготе.

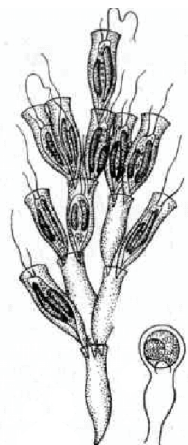


Рис 40. Динобрион – *Dinobryon*

Класс  
ХРИЗОПОДОВЫЕ –  
*CHRYSOPODOPHYCEAE*

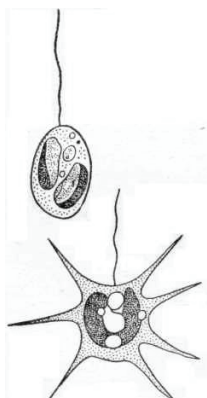


Рис. 41. Хризамеба – *Chrysamoeba*

Класс  
ХРИЗОКАПСОВЫЕ –  
*CHRYSOCAPSOPHYCEAE*



Рис. 42. Гидрурус – *Hydrurus*

Класс  
ХРИЗОСФЕРОВЫЕ –  
*CHRYSOSPHERACEAE*



Рис. 43. Хризосфера –  
*Chrysosphaera*

Класс  
ХРИЗОТРИХОВЫЕ –  
*CHRYSOTRICHOPHYCEAE*

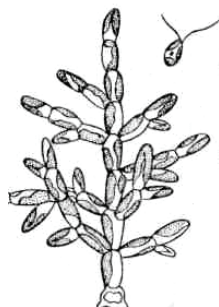


Рис. 44. Феотамнион –  
*Phaeothamnion*

**Отдел ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ –  
*DIATOMEAE*, или *BACILLARIOPHYTA***

Примерно 12 000–25 000 видов. Микроскопические одноклеточные и колониальные водоросли желтой, желто-бурой окраски или бесцветные. Морфологический тип структуры панцирный. Оболочка из прозрачного кремнеземного панциря, который состоит из двух половинок, надевающихся друг на друга, как крышка на коробку. Большая створка – эпитека, меньшая – гипотека. Каждая половинка, в свою очередь, состоит из створки и спаянного с ней пояскового кольца. Протопласт содержит 1 ядро, 1–много хроматофоров. Пигменты: хлорофиллы *a* и *c*;  $\beta$ -,  $\epsilon$ -каротины; ксантофиллы (диадино-ксантин, фукоксантин и др.). Продукты ассимиляции – хризоламинарин, масла, волютин.

Вегетативное размножение делением клетки, формированием колоний. Половой процесс – изо-, гетеро-, оогамия, автогамия, конъюгация.

Обитают в планктоне, бентосе, перифитоне и других обрастаниях в водоемах всех типов, на влажных скалах, в

почве (до глубины 1 м) и даже пахотных землях. Выносят температуры от 0° до 70°С. Есть случаи комменсализма, эндо- и экзосимбиоза. Могут служить хозяевами грибов-паразитов. Выявлены облигатные гетеротрофы с бесцветными хромопластами или без них. Распространены по всему земному шару.

## Класс ПЕННАТНЫЕ – *PENNATORPHYCEA*

### Порядок Двухшовные – *Diraphales*

#### Род Навикула – *Navicula*

Навикула – микроскопическая одноклеточная водоросль панцирного типа структуры (рис. 45).

*Вегетативное размножение.* Делением клетки, особенно интенсивным весной и в начале лета. Масса протопласта увеличивается, вследствие чего половинки панциря отодвигаются друг от друга. Ядро митотически делится, протопласт разделяется пополам в плоскости, параллельной створкам. Каждый новый протопласт наследует половину панциря, вторая образуется заново, причем у обеих дочерних клеток она будет меньшей – гипотекой. После этого дочерние клетки расходятся. Так как окремневшие створки панциря не способны растягиваться, то при каждом делении одна из дочерних клеток становится меньше (та, у которой эпитекой служит гипотека материнской клетки).

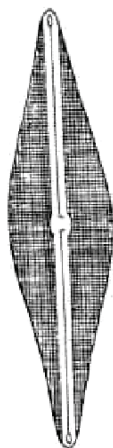


Рис. 45. Навикула – *Navicula*

*Половое размножение.* Половой процесс – изо-, гетерогамия, автогамия. Половому процессу предшествует сближение двух особей и выделение обволакивающей слизи. В каждой клетке створки раздвигаются, ядро де-

лится мейозом на четыре, из которых у одних видов 3, а у других 2 дегенерируют, образуется соответственно 1 или 2 гаметы. Гамета одной из клеток, двигаясь амебообразно, переходит к гамете другой клетки, остающейся на месте. В случае формирования каждой клеткой двух гамет одна из них переходит в копулирующую клетку, а другая остается на месте и сливается с гаметой, переползающей из другой клетки. В результате полового процесса развиваются одна или две зиготы, которые без стадии покоя увеличиваются в размерах и превращаются в ауксоспоры. Зрелые ауксоспоры одеваются оболочкой, постепенно приобретающей структуру, характерную для данного вида, превращаясь в вегетативные клетки.

У некоторых конъюгирующие клетки, лежащие далеко друг от друга, могут образовать слизистые каналы для прохождения гамет (конъюгация). Подвижные гаметы можно рассматривать как мужские, а остающиеся на месте – как женские. Таким образом, при половом процессе этого типа можно говорить о физиологической анизогамии.

У некоторых материнская клетка образует две гаметы, копулирующие друг с другом, или в ее неподелившемся протопласте сливаются два ядра (автогамия).

У некоторых имеет место диплоидный партеногенез, т. е. без слияния клеток или ядер из вегетативной клетки формируется азиатота, превращающаяся в ауккоспору.

Класс ЦЕНТРИЧЕСКИЕ – *CENTRICAЕ*  
Порядок Косцинодисковые – *Coscinodiscales*  
Род Мелозира – *Melosira*

Мелозира – микроскопическая колониальная водоросль панцирного типа структуры (рис. 46).

*Вегетативное размножение.* Как у *Navicula*, только после деления дочерние клетки остаются соединенными своими створками.



Рис. 46. Мелозира – *Melosira*

*Половое размножение.* Половой процесс – оогамия. В результате мейоза в одних клетках образуются 4 сперматозоида с одним или двумя жгутиками, в других из четырех ядер остается жизнеспособным только одно ядро. Эта клетка соответствует оогонию с одной яйцеклеткой. Свободноплавающие сперматозоиды проникают в оогоний и оплодотворяют яйцеклетку. Зигота одевается пектиновой оболочкой и превращается в аукоспору, которая постепенно приобретает структуру, характерную для вегетативной клетки.

### Отдел БУРЫЕ ВОДОРОСЛИ – РНАЕОРНУТА

Около 1 500 видов. Преимущественно макроскопические многоклеточные водоросли бурой окраски. Морфологические типы структуры: гетеротрихальный, псевдопаренхиматозный, паренхиматозный. Оболочка из двух слоев: внутренний – целлюлозный, внешний – пектиновый, сильно ослизняется. Протопласт содержит 1 ядро, 1–много хроматофоров с пиреноидами. Пигменты: хлорофиллы *a* и *c*;  $\beta$ ,  $\epsilon$ -каротины; ксантофиллы (особенно фукоксантин). Продукты ассимиляции – ламинарин, маннит, масло.

Вегетативное размножение фрагментацией таллома, однако оторванные от грунта талломы никогда не образуют органов бесполого и полового размножения; некоторые – специализированными почками, которые легко отламываются и вырастают в новые талломы (*Sphacelaria*).

Бесполое размножение зооспорами, апланоспорами. Половой процесс – изо-, гетеро-, оогамия.

Обитают в бентосе преимущественно морей умеренных и приполярных широт, от литоральной зоны, где они во время отлива часами находятся вне воды, до глубины 40–100 (200) м; оптимальная глубина – 6–15 м. Предпочитают скалистые или каменистые грунты, раковины крупных моллюсков, гравий. Активно развиваются при низких температурах, даже при 0°C. Распространены во всех морях земного шара. Только 5 видов обнаружены в пресных водах умеренных широт.

### Класс ИЗОГЕНЕРАТНЫЕ – *ISOGENERATORPHYCEAE*

#### Порядок Эктокарповые – *Ectocarpales*

#### Род Эктокарпус – *Ectocarpus*

Эктокарпус – макроскопическая водоросль гетеротрихального типа структуры (рис. 47). Таллом спорофита и гаметофита в виде желтовато-бурых кустиков из однорядных нитей достигает 30(60) см в длину, состоит из стелющихся по субстрату нитей, от которых отходят обильно ветвящиеся вертикальные нити из одного ряда клеток, прикрепляется к субстрату ризоидами (гаметофит и спорофит могут отличаться).

Обитает в морях, особенно холодных на литорали и сублиторали на грунте, крупных водорослях, участвует в обрастании судов.

*Вегетативное размножение.*  
Фрагментацией таллома.

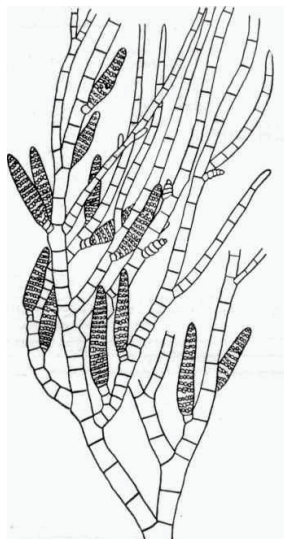


Рис. 47. Эктокарпус – *Ectocarpus*

*Половое размножение.* Половой процесс – изогамия. Гаметы формируются (весной) на гаплоидных растениях в многогнездных спорангиях (гаметангиях). Одни гаметы быстро теряют подвижность (можно считать женскими), другие могут оставаться подвижными до 24 часов (можно считать мужскими). Женская гамета выделяет пахучее вещество (углеводород эктокарпен), привлекающее мужские гаметы, которые окружают ее и каждая прочно прикрепляется к мембране с помощью акрономы. Затем одна из мужских гамет сокращает свой передний жгутик, приближаясь к женской гамете, с которой сливается. Остальные мужские гаметы уплывают. Зигота без периода покоя прорастает в диплоидное бесполое растение.

Зооспоры развиваются (летом) на диплоидных растениях в одногнездных спорангиях (зооспорангиях), представляющих собой конечные клетки коротких боковых ветвей. Перед формированием зооспор происходит мейоз и еще ряд делений ядра. Зооспоры вырастают в гаплоидные раздельнополые гаметофиты.

У некоторых *Ectocarpales* смена форм развития носит нестойкий характер. Из зооспор, производимых спорофитом, могут развиваться слоевища гаметофитов или гаметоспорофитов, или же слоевища спорофитов.

Возникновение той или иной формы развития в значительной степени определяется экологическими условиями. Образование разных органов размножения и изменение циклов развития в зависимости от района произрастания наблюдаются у *Ectocarpus siliculosus*. В Белом море и у берегов Норвегии встречаются почти исключительно растения с многогнездными вместилищами – это спорофиты. В Тирренском море зимой растут диплоидные растения с одногнездными вместилищами, производящими в результате мейоза гаплоидные зооспоры. Весной из них развиваются гаплоидные растения с многогнездными вместилищами. Образующиеся в них зооиды функционируют или как гаметы, или как зооспоры. Летом гаплоидные растения



сменяются на диплоидные с одногнездными и многогнездными вместилищами. Из зооспор многогнездных вместилищ вырастают слоевища, растущие зимой и несущие одногнездные спорангии. Из зооспор одногнездных вместилищ вырастают гаметофиты, которых сменяют растущие зимой диплоидные спорофиты.

В Атлантическом океане у побережья Америки *Ectocarpus siliculosus* весной представлен не гаплоидными, как описано выше, а диплоидными растениями с одногнездными и многогнездными вместилищами, которые сменяются летом гаметофитами, а осенью и зимой растут диплоидные спорофиты с многогнездными спорангиями.

Класс ГЕТЕРОГЕНЕРАТНЫЕ –  
*HETEROGENERATORPHYCEAE*

Порядок Ламинариевые – *Laminariales*

Род Ламинария – *Laminaria*

Ламинария – макроскопическая водоросль паренхиматозного типа структуры (рис. 48). Таллом спорофита бурый, достигает нескольких (2–6 (20)) метров в длину, расчленен на однолетнюю пластинку, многолетние ствол и ризоиды, прикрепляется к субстрату диском, ризоидами или ризомом (стелющимся «побегом» с ризоидами).

Обитает в северных, реже южных морях на литорали, на глубине до 30(80) м.

*Вегетативное размножение.*  
Фрагментацией таллома.



Рис. 48. Ламинария –  
*Laminaria*

*Половое размножение.* Половой процесс – оогамия. Мужские гаметофиты образуют в некоторых клетках антеридии, в каждом из которых формируется по одному антерозоиду. У женских гаметофитов в оогонии превращаются конечные клетки. В оогонии формируется по одной яйцеклетке, по созревании она выходит из оогония, но не отделяется от него. Женские гаметофиты не предоставляют питательных веществ для развивающихся спорофитов, а обеспечивают им прикрепление на грунте. Оплодотворенная яйцеклетка вырабатывает оболочку и без периода покоя трогается в рост, формируя спорофит.

Зооспоры развиваются на диплоидных растениях – спорофитах – в одногнездных зооспорангиях, располагающихся в сорусах на поверхности слоевища среди одноклеточных булавовидных парафиз, содержащих в верхнем конце хроматофоры и физоды. Перед образованием зооспор в них происходит мейоз и еще ряд делений ядра. Число зооспор в зооспорангии в зависимости от внешних условий колеблется от 16 до 128. На одном экземпляре водоросли образуются миллиарды зооспор. После недолгого периода движения (около двух суток) зооспоры находят место, прикрепляются, одеваются оболочкой и превращаются в эмбриоспоры, которые прорастают без периода покоя в микроскопически мелкие, обычно раздельно-полюе гаметофиты – однорядные, разветвленные, стелющиеся нити.

*Схема цикла воспроизведения (Приложение, рис. 4).*

## Класс ЦИКЛОСПОРОВЫЕ – *CYCLOSPOROPHYCEAE*

### Порядок Фукусовые – *Fucales*

#### Род Фукус – *Fucus*

Фукус – макроскопическая водоросль паренхиматозного типа структуры (рис. 49). Таллом спорофита темно-бурый, достигает 1 м в длину, дихотомически ветвистый, ремневидный, прикрепляется к субстрату диском.

Обитает в морях холодных и умеренных широт на литорали, на глубине до 22 м.

*Вегетативное размножение.* Фрагментацией таллома.

*Половое размножение.*

Половой процесс – оогамия (однодомная и двудомная формы). Ко времени размножения на концах таллома образуются желто-оранжевые вздутия – рецептакулы, на которых развиваются проспории. Гаметофиты с гаметангиями, возникающие из проспории, находятся в углублениях в талломе спорофита – концептакулах (скафидиях), сообщающихся с внешней средой узким отверстием. Концептакулы формируются в результате обрастания гаметофитов тканями спорофита. Таким образом, гаметофиты не покидают диплоидное растение. Антеридии и оогонии развиваются в одном или в разных концептакулах. Мейоз происходит перед образованием гамет. В антеридии формируется 64 антерозоида, которые выходят наружу в виде пакета, окруженного внутренней оболочкой. В оогонии образуется 8 яйцеклеток, которые также выходят в воду, окруженные двухслойной оболочкой. Яйцеклетки выделяют пахучее вещество, привлекающее антерозоиды. Оплодотворение осуществляется, когда гаметы полностью освобождаются от оболочек. Зигота без периода покоя прорастает в диплоидный таллом.

Концептакулы формируются в результате обрастания гаметофитов тканями спорофита. Таким образом, гаметофиты не покидают диплоидное растение. Антеридии и оогонии развиваются в одном или в разных концептакулах. Мейоз происходит перед образованием гамет. В антеридии формируется 64 антерозоида, которые выходят наружу в виде пакета, окруженного внутренней оболочкой. В оогонии образуется 8 яйцеклеток, которые также выходят в воду, окруженные двухслойной оболочкой. Яйцеклетки выделяют пахучее вещество, привлекающее антерозоиды. Оплодотворение осуществляется, когда гаметы полностью освобождаются от оболочек. Зигота без периода покоя прорастает в диплоидный таллом.

*Схема цикла воспроизведения* (Приложение, рис. 5).



Рис. 49. Фукус – *Fucus*

**ПОДЦАРСТВО БАГРЯНКИ - RHODOBIONTA**  
**Отдел КРАСНЫЕ ВОДОРОСЛИ - RHODOPHYTA**

Около 4 000 видов. Преимущественно макроскопические многоклеточные водоросли от малиново-красной (преобладание фикоэритрина) до голубовато-стальной (избыток фикоцианина) окраски. Морфологические типы структуры: коккоидный, трихальный, гетеротрихальный, пластинчатый, псевдопаренхиматозный и паренхиматозный. Оболочка из целлюлозы и пектина с фикоколлоидами. Протопласт содержит 1 ядро, хроматофоры разнообразны по форме и величине. Пигменты: хлорофиллы *a* и *d*;  $\alpha$ -,  $\beta$ -каротины; ксантофиллы (зеаксантин, антераксантин, криптоксантин, лютеин, неоксантин); фикобилины (фикоцианин, фикоэритрин). Продукт ассимиляции – багрянковый крахмал.

Вегетативное размножение делением клетки (одноклеточные), образованием дополнительных талломов, которые берут начало от места прикрепления, регенерацией и пролиферацией, когда, например, отмирает вертикальная часть таллома, оставшаяся горизонтальная (базальная) часть через некоторое время прорастает в новые особи. Бесполое размножение апланоспорами (моноспоры, биспоры, тетраспоры). Половой процесс – оогамия.

Обитают в бентосе морей преимущественно низких широт обычно на каменистом субстрате – скалах, рифах, валунах, на живых и отмерших организмах как животного, так и растительного происхождения на глубине до 100–200 м. Обычная граница массового обитания – 40–60 м. Часто развиваются в верхних горизонтах моря, встречаются на открытых скалистых участках в зоне брызг. Много эпифитов и эндофитов, немало паразитов и полупаразитов. Распространены во всех морях земного шара. В пресных и солоноватых континентальных водоемах встречаются немногие виды. Аэрофитные формы обитают на влажной затененной почве, камнях, старых стенах оранжерей.

## Класс БАНГИЕВЫЕ – *BANGIOPHYCEAE*

### Порядок Бангиевые – *Bangiales*

#### Род Порфира – *Porphyra*

Порфира – макроскопическая водоросль пластинчатого типа структуры (рис. 50). Таллом гаметофита пурпурный, достигает 50 см (редко до 2 м) в длину, пластинчатый, одно-, двухслойный, прикрепляется к субстрату ризоидами, образующими подошву.

Обитает в северных и южных морях на литорали, на глубине 2–40 м.

*Вегетативное размножение.* Образование дополнительных талломов, которые берут начало от места прикрепления.

*Половое размножение.* Половой процесс – оогамия (однодомная и двудомная формы). Половые органы образуются из вегетативных клеток таллома. В сперматангии образуется 1 спермаций. Карпогон незначительно отличается от вегетативных клеток, типичная трихогина отсутствует, имеется лишь короткий отросток. После оплодотворения в зиготе происходит несколько клеточных делений и образуются 4–64 карпоспоры. Карпоспоры сначала голые, способны к амебоидному движению. Через несколько дней они покрываются оболочкой и развиваются: при оптимальных условиях в пластинчатые талломы гаметофитов; при смене сезонов года – в карликовые, в клетках которых формируются моноспоры. Моноспоры

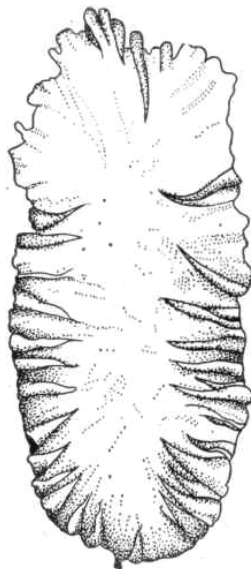


Рис. 50. Порфира – *Porphyra*

развиваются в пластинчатые талломы гаметофитов. Часто карпоспоры образуют нитчатые разветвленные талломы (моно)спорофитов. Эта стадия обитает на известковых раковинах моллюсков, образуя красные пятна. Время и место мейоза в жизненном цикле нуждается в уточнении.

### Класс ФЛОРИДЕЕВЫЕ – *FLORIDEOPHYCEAE*

#### Порядок Немалиевые – *Nemaliales*

#### Род Леманея – *Lemanea*



Рис. 51. Леманея –  
*Lemanea*

Леманея – макроскопическая водоросль псевдопаренхиматозного типа структуры (рис. 51). Таллом гаметофита темно-фиолетовый или оливково-бурый, достигает 10–15 см в длину, имеет вид ветвящейся или неветвящейся щетинки с узловатыми вздутиями, прикрепляется к субстрату при помощи подошвы из стелющихся нитей.

Обитает в быстро текущих реках с холодной водой.

*Вегетативное размножение.* Образование дополнительных талломов, регенерацией и пролиферацией талломов.

*Половое размножение.* Половой процесс – оогамия (однодомная форма). Сперматангии образуются группами из поверхностных клеток коры гаметофита. Карпогонные ветви, несущие карпогоны, развиваются из внутренних клеток коры. Брюшко карпогона находится около внутренней по-

верхности коры, а трихогина прорывает кору и высовывается наружу. После оплодотворения из брюшной части карпогона формируются пучки нитей гонимобласта, растающие в полость таллома. Нити гонимобласта выделяются в особое поколение – карпоспорофит. Клетки нитей превращаются в карпоспорангии, образующиеся цепочками, в каждом формируется по одной карпоспоре. Карпоспоры скапливаются внутри полости таллома и освобождаются после разрушения коры. Карпоспоры прорастают с образованием диплоидного нитчатого, состоящего приблизительно из 20 клеток тетраспорофита. В верхушечной клетке тетраспорофита происходит мейоз, но до образования тетраспор процесс не доходит. Из апикальной клетки развивается гаплоидный гаметофит, базальная часть таллома диплоидна.

### Порядок Церамиевые – *Ceramiales*

#### Род Полисифония – *Polysiphonia*

Полисифония – макроскопическая водоросль псевдопаренхиматозного типа структуры (рис. 52). Таллом тетраспорофита и гаметофита темно-малиновый, имеет вид разветвленного кустика, прикрепляющегося к субстрату, до 30 см в длину.

Обитает преимущественно в теплых морях на литорали, до глубины 30 м.

*Вегетативное размножение.* Образование дополнительных талломов.

*Половое размножение.* Половой процесс – оогамия (двудом-

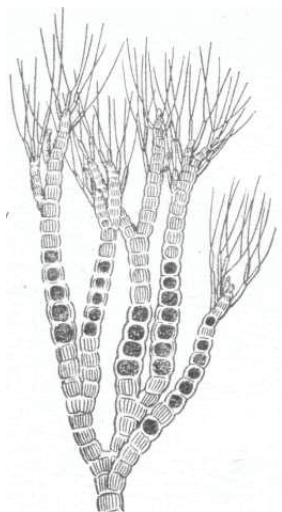


Рис. 52. Полисифония – *Polysiphonia*

ная форма). Половые органы возникают на особых веточках – трихобластах. Характерен прокарпий. После оплодотворения развивается ауксилярная клетка, которая располагается вблизи карпогона и сливается с ним посредством маленькой ообластемной клетки. Затем развивается гонимобласт с карпоспорами, он окружен нитями, превращающимися в обертку (цистокарпий). Выходя из цистокарпия, карпоспоры образуют тетраспорифиты. Тетраспоры, развивающиеся в тетраспорангиях, формируют кустистые талломы гаметофитов. Мейоз происходит при образовании тетраспор.

Схема цикла воспроизведения (Приложение, рис. 6).

### Порядок Криптонемиевые – *Creptonemiales*

#### Род Дюмонтия – *Dumontia*

Дюмонтия – макроскопическая водоросль псевдопаренхиматозного типа структуры (рис. 53). Таллом тетраспорифита и гаметофита достигает 20–60 см в длину, име-

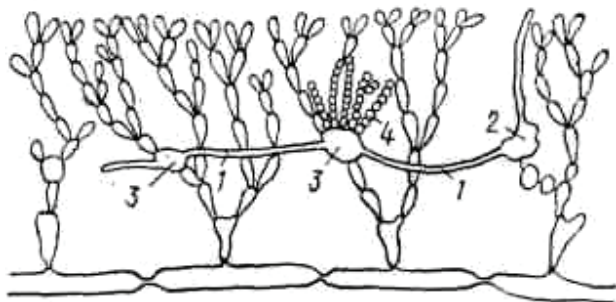


Рис. 53. Дюмонтия – *Dumontia*: 1 – ообластемная нить; 2 – карпогон; 3 – ауксилярная клетка; 4 – нити гонимобласта



ет вид пластинки, прикрепляющейся к субстрату базальной частью в виде корки.

Обитает в морях на литорали, на камнях, других водорослях, в опресненных водоемах.

*Вегетативное размножение.* Образование дополнительных талломов от стелющихся «ветвей».

*Половое размножение.* Половой процесс – оогамия (двудомная форма). Сперматангии образуются на мужских растениях из поверхностных коровых клеток. Карпогонная и ауксилярная ветви развиваются во внутренней части таллома отдельно друг от друга. После оплодотворения карпогон сливается со срединной клеткой карпогонной ветви и образуются две или три ообластемные нити, достигающие ауксилярных ветвей, которые развиваются до оплодотворения карпогона и рассеяны на известном расстоянии от него. После слияния с ообластемными нитями из ауксилярной клетки формируются несколько коротких нитей гонимобласта. При созревании все клетки этих нитей превращаются в карпоспоры, которые развиваются в тетраспорофиты. Тетраспоры возникают из поверхностных клеток коры, они прорастают в талломы гаметофитов. Мейоз происходит при образовании тетраспор.

## Модуль 2. ВЫСШИЕ СПОРОВЫЕ И ГОЛОСЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ

Высшие споровые и голосеменные растения – растения обычно с зародышем и телом, дифференцированным на вегетативные органы и ткани. Органы бесполого (спорангии) и полового (гаметангии) размножения многоклеточные или редуцированы. Размножение и расселение осуществляется спорами или семенами, развивающимися после оплодотворения из семязачатков, которые лежат на мегаспорофиллах или семенных чешуях открыто.

В данном модуле будут рассмотрены представители следующих отделов:

Моховидные – *Bryophyta*

Плауновидные – *Lycopodiophyta*

Хвощевидные – *Equisetophyta*

Папоротниковидные – *Polypodiophyta*

Голосеменные – *Pinophyta*

### РАЗМНОЖЕНИЕ

**Вегетативное размножение** осуществляется: фрагментацией протонемы (*Bryophyta*); фрагментацией тела растения (*Bryophyta*, *Lycopodiophyta*); фрагментацией корневища (*Equisetophyta*, *Polypodiophyta*); выводковыми почками (*Bryophyta*); почками, образующимися на разных частях растения (*Lycopodiophyta*, *Polypodiophyta*); луковичками (*Lycopodiophyta*); клубнями (*Pinophyta* – *Cycas*, *Serotozamia*); отводками (*Pinophyta* – *Abies*); искусственно – черенками (*Pinophyta* – *Pinus*).

**Половое размножение** является основным способом размножения у высших споровых и голосеменных растений. Оно разобщено по времени на стадии (спорогенез, гаметогенез, оплодотворение). Спорогенез и последующее развитие заростка обеспечивает воспроизведение гаметофита, половой процесс – спорофита. Половой процесс способствует генетическому разнообразию потомства, у голосеменных растений предшествует образованию семян, приспособленных к переживанию неблагоприятных условий и расселению.

*Спорогенез.* Споры образуются в многоклеточных органах бесполого размножения – спорангиях – на диплоидных спорофитах. Снаружи спорангий покрыт стенкой из одного или нескольких слоев клеток. Внутри спорангия находится спорогенная ткань – археспорий. Его окружает выстилающий слой – тапетум, который обычно полностью разрушается, содержимое его клеток используется при развитии спор. При делении археспориальных клеток образуются материнские клетки спор, каждая из которых в результате редукционного деления образует тетраду спор.

У разноспоровых растений спорангии двух видов: микроспорангии и мегаспорангии, в них формируются гетероспоры: в микроспорангиях – микроспоры, в мегаспорангиях – мегаспоры.

В спорангии может образовываться самое различное число спор. У равноспоровых растений в каждом спорангии обычно образуется не менее 312 спор и лишь очень редко только 8 спор. У многих из них в спорангии содержится 64 или 128 спор, нередко вдвое или вчетверо больше. У представителей порядка *Ophioglossales* бывает от 1500 до 15 000 спор. У разноспоровых растений число микроспор в каждом микроспорангии обычно 32, в мегаспорангии содержится только одна мегаспора.

Спора обычно одета двумя оболочками – экзиной (экзоспорий) и интиной (эндоспорий). Экзина, как правило, толстая, имеет более или менее сложный рисунок (сетча-

тый, ямчатый и т. д.), строго постоянный для каждого рода (вида) растений, интина – тонкая и гладкая. Для многих спор папоротников, хвоей характерна третья, самая наружная оболочка – перина (периспорий). Покровы споры выполняют разнообразные функции – поступления веществ из полости спорангия в спору на ранних этапах ее развития, затем защиты содержимого споры от высыхания и повреждений и др. Они содержат гормоны, стимулирующие прорастание пыльцевой трубки.

После созревания спорангий вскрывается обычно продольной трещиной, реже при помощи специального приспособления.

Споры у высших споровых и голосеменных растений всегда образуются в результате мейоза – мейоспоры, они гаплоидны, дают начало гаплоидным гаметофитам (заросткам), у равноспоровых растений – обоеполым, у разноспоровых – раздельнополым (мужскому и женскому).

*Гаметогенез.* Гаметы развиваются в многоклеточных органах полового размножения – гаметангиях – на гаплоидных гаметофитах. Мужской орган – антеридий – небольшое овальное или шаровидное тельце, одетое снаружи стенкой антеридия – бесплодными клетками, расположенными в один или несколько рядов (рис. 54). Внутри антеридия находятся сперматогенные клетки, из которых образуется разное количество мужских гамет – сперматозоидов. При созревании антеридий вскрывается (стенка лопается), и сперматозоиды выходят наружу. Активно двигаясь в капельно-жидкой среде, они находят яйцеклетки. В случае отсутствия антеридия у голосеменных растений половые клетки – спермии – возникают в числе двух из одной сперматогенной клетки. Они доставляются к яйцеклетке по пыльцевой трубке.

Женский орган – архегоний – небольшое бутылковидное или колбовидное тельце, одетое снаружи стенкой архегония (рис. 55). Архегоний состоит из нижней, расширенной части – брюшка – и верхней, суженной – шейки. В брюшке помещается одна женская гамета – яйцеклетка,

над ней расположена брюшная канальцевая клетка. Внутри шейки находятся шейковые канальцевые клетки. К моменту созревания яйцеклетки все канальцевые клетки ослизняются, архегоний вскрывается. По слизи, заполняющей шейку, сперматозоиды проникают в брюшко архегония, где сливаются с яйцеклеткой, производя оплодотворение.

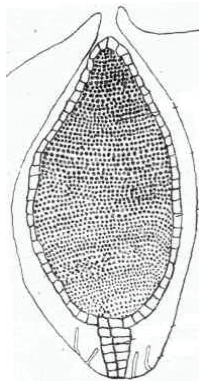


Рис. 54. Антеридий



Рис. 55. Зрелый архегоний

Половой процесс – оогамия. Оплодотворение приводит к образованию зиготы, а затем зародыша, развивающегося постепенно в зрелый спорофит, формирующий спорангии.

## КЛАССИФИКАЦИЯ ЦИКЛОВ ВОСПРОИЗВЕДЕНИЯ

Циклы воспроизведения высших споровых и голосеменных растений всегда проходят со сменой поколений.

Характерно строгое чередование поколений.

Растение здесь представлено двумя поколениями, сменяющимися друг друга, – гаметофитом и спорофитом.

Смена поколений всегда гетероморфная.

Редукция всегда спорическая.

Гаметофит всегда гаплоиден, берет начало от гаплоидной споры. Спорофит всегда диплоиден, возникает из диплоидной зиготы.

**1. Гетерофазный** (смена поколений есть).

**1.1. Гетероморфная.**

1.1.1. *Гаметофит преобладает* (обоеполюй или раздельнополюй).

1.1.1.1. Гаметофит и спорофит развиваются сопряженно.

1.1.1.1.1. Гаметофит обоеполюй.

1.1.1.1.2. Гаметофит раздельнополюй.

1.1.2. *Спорофит преобладает*.

1.1.2.1. Спорофит и гаметофит развиваются самостоятельно.

1.1.2.1.1. Гаметофит обоеполюй

1.1.2.1.2. Гаметофит раздельнополюй.

1.1.2.2. Спорофит и гаметофит развиваются сопряженно.

1.1.2.2.1. Гаметофит раздельнополюй.

## ХАРАКТЕРИСТИКА ЦИКЛОВ ВОСПРОИЗВЕДЕНИЯ

**1. Гетерофазный** (смена поколений есть).

**1.1. Гетероморфная.**

1.1.1. *Гаметофит преобладает* (обоеполюй или раздельнополюй), небольшое, слабо дифференцированное на ткани и обычно не дифференцированное на органы талломного или «листочкельного» строения растение. Спорофит – коробочка (спорогон) – имеет небольшие размеры, всегда связан с гаметофитом, к которому прикрепляется при помощи гаустории и питается за его счет. Такой тип жизненного цикла свойственен *Bryophyta*.

1.1.1.1. Гаметофит и спорофит развиваются сопряженно.

Равноспоровые растения.

Спорангии одиночные, развивают многочисленные, одинаковые споры. Споры прорастают в протонему (предросток) – нитчатое или пластинчатое образование. Протонема непосредственно дает начало обоеполому или раздельнополому гаметофиту или образует почки, из которых он развивается.

Половые органы хорошо развиты. В антеридии образуется большое число сперматогенных клеток. Архегоний

имеет длинную шейку с большим числом шейковых канальцевых клеток.

Гаметофит развивается в достаточно увлажненных местообитаниях, так как оплодотворение возможно лишь при наличии капельно-жидкой или водной среды.

Оплодотворение осуществляется подвижными мужскими гаметами – двужгутиковыми сперматозоидами.

После оплодотворения из зиготы развивается спорогон.

1.1.1.1.1. Гаметофит обоеполый. Такой тип жизненного цикла характерен для *Bryophyta – Sphagnales*.

1.1.1.1.2. Гаметофит раздельнополый. Такой тип жизненного цикла характерен для *Bryophyta – Polytrichales, Marchantiales*.

1.1.2. Спорофит преобладает, обычно крупное, дифференцированное на органы и ткани растение.

1.1.2.1. Спорофит и гаметофит развиваются самостоятельно. Гаметофиты (заростки) имеют небольшие размеры, не дифференцированы на органы и ткани, недолговечны (живут несколько недель, только у *Lycopodium* и *Marattiales* – от двух до нескольких лет).

1.1.2.1.1. Гаметофит обоеполый. Такой тип жизненного цикла характерен для *Lycopodiophyta – Lycopodiopsida, Equisetophyta, Polypodiophyta – Ophioglossopsida, Marattiopsida, Polypodiidae*.

Равноспоровые растения.

Спорангии обычно собраны в спороносные колоски, сорусы, синангии.

В спорангии образуются многочисленные, одинаковые споры. Споры прорастают в обоеполые заростки с мужскими и женскими половыми органами. Обоеполый заросток представлен талломом (пластинчатым или нитевидным). Как правило, заросток зеленый, питается автотрофно, если лишен хлорофилла, то питается за счет симбиоза с грибами (многие *Lycopodiales, Ophioglossales*).

Половые органы хорошо развиты. В антеридии образуется большое число сперматогенных клеток. Архегоний

имеет длинную шейку обычно с большим числом шейковых канальцевых клеток.

Гаметофиты развиваются в достаточно увлажненных местообитаниях, так как оплодотворение возможно лишь при наличии капельно-жидкой среды.

Оплодотворение осуществляется подвижными мужскими гаметами – двужгутиковыми или многожгутиковыми сперматозоидами.

После оплодотворения из зиготы формируется зародыш, постепенно развивающийся в зрелый спорофит.

1.1.2.1.2. Гаметофит раздельнополюй. Такой тип жизненного цикла характерен для *Lycopodiophyta* – *Isoëtopsida*, *Equisetophyta*, *Polypodiophyta* – *Salviniidae*.

Разноспоровые растения.

Спорангии собраны в спороносные колоски, сорусы, спорокарпии.

В микроспорангии развивается большое количество мелких микроспор, в мегаспорангии – небольшое определенное число крупных мегаспор. Сокращается число мегаспор (у *Isoëtales* мегаспор много, у *Selaginella* – обычно 4, у водных папоротников – 1), они начинают развитие внутри мегаспорангия. Окончательное созревание у наземных форм может происходить на земле, куда выпадает частично проросшая мегаспора.

Споры прорастают в раздельнополюе гаметофиты: из микроспоры формируется мужской с антеридиями, из мегаспоры – женский с архегониями. Гаметофиты сильно редуцированы, особенно мужской, он состоит из 1–2 проталлиальных клеток (вегетативных клеток заростка) и 1–2 антеридиев; женский – многоклеточный, зеленый более крупный, чем мужской, что обеспечивает питание зародышу спорофита на первых этапах развития.

Наблюдается редукция половых органов: в антеридии небольшое число сперматогенных клеток и образующихся из них сперматозоидов, в архегонии уменьшается шейка и число шейковых клеток до 1–3.



Гаметофиты развиваются в достаточно увлажненных местообитаниях, так как оплодотворение возможно лишь при наличии капельно-жидкой среды, у водных форм – в воде.

Оплодотворение осуществляется подвижными мужскими гаметами – двужгутиковыми или многожгутиковыми сперматозоидами.

После оплодотворения из зиготы формируется зародыш, постепенно развивающийся в зрелый спорофит.

1.1.2.2. Спорофит и гаметофит развиваются сопряженно. Гаметофиты (заростки) – микроскопически мелкие, не дифференцированы на органы и ткани, недолговечны. Мужской гаметофит начинает свое развитие внутри микроспорангия (первые деления ядра микроспоры); женский полностью развивается в мегаспорангии. Гаметофит развивается, не покидая оболочки микро- или мегаспоры.

1.1.2.2.1. Гаметофит раздельнополюй. Такой тип жизненного цикла характерен для *Pinophyta*.

Разноспоровые, семенные растения.

Спорангии обычно находятся в стробилах.

В микроспорангии развивается большое количество мелких микроспор, в мегаспорангии – одна крупная мегаспора.

Споры прорастают в раздельнополюе гаметофиты: из микроспоры формируется мужской гаметофит с антеридиальной клеткой, из мегаспоры – женский с архегониями.

Гаметофиты очень сильно редуцированы: мужской состоит из одной или нескольких проталлиальных клеток (вегетативных клеток заростка); женский – многоклеточный или многоядерный, более крупный, чем мужской, что обеспечивает питание зародышу спорофита на первых этапах развития. Гаметофиты лишены хлорофилла.

Наблюдается редукция половых органов: антеридий утрачен, образуется генеративная клетка, формирующая впоследствии сперматогенную клетку, дающую две мужских гаметы, либо образуются только ядра. В архегонии уменьшается число шейковых канальцевых клеток, либо архегоний отсутствует. У некоторых групп до ядер редуцируются гаметы.

Гаметофиты развиваются независимо от условий внешней среды. Мужской гаметофит переносится на семязачаток ветром или насекомыми (опыление), у большинства он снабжен воздушными мешками.

Оплодотворение осуществляется без участия атмосферной или почвенной влаги, неподвижными мужскими гаметами – спермиями, которые доставляются к архегонию по пыльцевой трубке, реже многожгутиковыми сперматозоидами, добирающимися до архегония в жидкости, образовавшейся из мужского гаметофита.

После оплодотворения из зиготы формируется зародыш. Семязачаток превращается в семя. После периода покоя из семени развивается зрелый спорофит.

## ЦИКЛЫ ВОСПРОИЗВЕДЕНИЯ

### ПОДЦАРСТВО ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ - *EMBRYOBIONTA*

#### Отдел МОХОВИДНЫЕ - *BRYOPHYTA*

Около 25 000 современных видов. Равноспоровые растения. Спорофит (спорогон) не дифференцирован на органы, всегда прикреплен к гаметофиту и является как бы его органом, фактически выполняя функцию бесполого размножения. Спорангии верхушечные. Проводящая система спорофита слабо развита, лишена настоящих трахеид или отсутствует полностью. Гаметофит (однодомный или двудомный) долговечнее спорофита, питается самостоятельно. Уровни морфологической организации гаметофита: пластинчатый, листостебельный гаплобионтный. Гаметофит часто с каулидиями, филлидиями, одноклеточными или многоклеточными ризоидами, дифференцирован на ткани. Сперматозоиды двужгутиковые. Развитие зародыша связано с гаметофитом. Наземные, земноводные, водные, эпифитные растения.

Класс ПЕЧЕНОЧНЫЕ МХИ – *HEPATICOPSIDA*

Порядок Маршанциевые – *Marchantiales*

Род Маршанция – *Marchantia*



Рис. 56. Маршанция обыкновенная – *Marchantia polymorpha*: женское растение (вверху); мужское растение (внизу)

Маршанция – талломное растение (рис. 56). Таллом пластинчатый, дихотомически ветвится, дифференцирован на покровную, ассимиляционную, запасующую ткани. На нижней стороне таллома располагаются амфигастрии, простые и язычковые ризоиды.

Распространен по всему земному шару. В южной части Красноярского края встречается во всех районах.

Обитает на болотах, в лесах, на местах пожарищ.

*Вегетативное размножение.* Выводковыми почками. Отделением дочерних талломов.

*Половое размножение.* Двудомное растение. На одних талломах возникают выросты в виде многолопастного диска на ножке – мужские,

антеридиальные подставки – антеридиофоры. В верхней части диска расположены антеридиальные полости, на дне которых находится по одному антеридию на небольшой ножке. В антеридии из сперматогенных клеток образуются по два двужгутиковых сперматозоида. По созреванию антеридий вскрывается наверху щелью, сперматозоиды через канал антеридиальной полос-

ти выходят наружу и, активно двигаясь в воде, подплывают к архегониям.

На других талломах образуются выросты на ножке, заканчивающиеся многолучевой звездой, – женские, архегониальные подставки – архегониофоры, между лучами которых группами сидят архегонии шейками вниз. Лучи молодой женской подставки плотно прижаты к ножке, затем по мере развития они постепенно поднимаются вверх.

Группа архегониев снабжена общим покровом – перихецием, архегоний – частным покровом – перианцием, который затем сильно разрастается. Перихеций и перианций защищают архегонии, а затем и спорогонии от высыхания. Ко времени созревания архегония шейка на вершине вскрывается, шейковые и брюшная канальцевые клетки ослизняются, сперматозоиды проникают внутрь архегония. Здесь один из них сливается с яйцеклеткой, производя оплодотворение. Из оплодотворенной яйцеклетки развивается спорогон.

Спорогон состоит из шаровидной коробочки, расширенная нижняя часть которой представляет собой короткую ножку – гаусторию, при помощи которой спорогон внедряется в ткань подставки и воспринимает из ее клеток питательные вещества, необходимые для его развития. Внутри коробочки находится спорангий. Часть материнских клеток спор приступает к мейозу, образуя споры. Другие материнские клетки спор вытягиваются и превращаются в элатеры.

Первоначально спорогон заключен в брюшке архегония, стенка которого образует колпачок (калиптра). По созревании коробочки ножка спорогона удлиняется. Коробочка, упираясь в стенку архегония, разрывает колпачок, который сохраняется в виде обертки вокруг ножки и в основании коробочки, и выносится за пределы лучей подставки, загнутых к этому времени кверху. Коробочка вскрывается на верхушке створками. Рассеиванию спор способствуют элатеры.

Спора, попав на почву, прорастает. Экзоспорий лопается, содержимое, окруженное эндоспорием, вытягивается в короткую нить, клетки которой делятся в разных направлениях, формируется небольшая пластинчатая протонема, далее развивающаяся в таллом маршанции.

*Схема цикла воспроизведения* (Приложение, рис. 7).

## Класс ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ МХИ – *BRYOPSIDA*

### Порядок Сфагновые – *Sphagnales*

#### Род Сфагнум – *Sphagnum*



Рис. 57. Сфагнум болотный – *Sphagnum palustre*

Сфагнум – талломное растение (рис. 57). Таллом «листо­стебельный», ветвистый. Характерно наличие мертвых гиалиновых клеток со спиральными утолщениями оболочек, которые обуславливают беловатую окраску таллома. В однослойных филлидиях они составляют основной объем, чередуясь между хлорофиллоносными клетками, в каулидиях образуют наружный слой – гиалодерму. Внутреннюю часть каулидия занимают древесинный цилиндр и сердцевина.

Распространен по всему земному шару, особенно широко в умеренной зоне северного полушария. В южной части Красноярского края встречается во всех районах.

Обитает на верховых болотах, в тундрах, заболоченных лесах.

*Вегетативное размножение.* Образованием дочерних талломов из почек.

*Половое размножение.* Однодомное растение. Половые органы образуются в верхней части каулидиев. Антеридиальные веточки несколько удлинненные и имеют буроватую окраску. Антеридии чередуются с филлидиями, расположены на длинных ножках. Вскрываются они в верхней части путем разрыва стенки на ряд лопастей, которые заворачиваются при этом наружу. В антеридиях образуется большое количество двужгутиковых сперматозоидов.

Архегонии образуются на верхушке коротких верхушечных и некоторых торчащих веточек в числе 3–5. Из оплодотворенной яйцеклетки развивается спорогон.

Спорогон состоит из шаровидной коробочки, после небольшой перетяжки переходящей в ножку. Ножка внедряется в верхушку каулидия, которая ко времени созревания спорогона удлиняется и выносит коробочку над покровными филлидиями. Эта удлиненная часть называется ложной ножкой, так как принадлежит гаметофиту.

Коробочка покрыта округлой крышечкой, которая отграничена от остальных частей коробочки несколькими слоями мелких тонкостенных клеток. Внутри коробочки имеется поднимающаяся со дна колонка из бесплодных паренхимных клеток. Над колонкой куполообразно расположен спорангий. Все клетки эпидермиса коробочки, кроме клеток устьиц, состоящих из двух замыкающих клеток и не имеющих щели, в молодом состоянии содержат хлорофилловые зерна, поэтому спорогон отчасти питается самостоятельно.

По мере роста коробочки брюшко архегония разрывается, оно сохраняется в виде оборки вокруг ножки и в основании коробочки. Колонка и стенка спорангия разрушаются. Споры оказываются в полости коробочки. Затем с большой силой сбрасывается крышечка, и споры выбрасываются наружу. Попав на почву, споры прорастают, образуя пластинчатую протонему. На протонеме возникают ризоиды, отсутствующие затем у взрослого растения, и почки, развивающиеся далее во взрослые гаметофиты.

## Порядок Политриховые – *Polytrichales*

### Род Политрихум, или Кукушкин лён – *Polytrichum*



Рис. 58. Политрихум  
обыкновенный –  
*Polytrichum commune*

Политрихум – талломное растение (рис. 58). Таллом «листочкостебельный», не ветвистый. В анатомическом плане в каулидии выделяются покровная, ассимиляционная, механическая ткани. Проводящие ткани слагаются в структуру, аналогичную протостели.

Распространен по всему земному шару. В южной части Красноярского края встречается во всех районах.

Обитает на болотах, в хвойных лесах, тундрах, на лугах.

*Вегетативное размножение.* Фрагментацией протонемы. Образованием вторичных предростков из ризоидов, дочерних талломов из почек. Нарастанием столоновидных или коневидноподобных каулидиев.

*Половое размножение.* Двудомное растение. Антеридии и архегонии расположены группами на верхуш-

ках каулидиев в окружении верхушечных филлидиев.

Верхушечные филлидии мужских растений, окружающие в виде розетки собрания антеридиев, величиной и формой отличаются от остальных филлидиев. Они обычно окрашены в коричневый или красный цвет. Точка роста каулидия не идет на образование антеридиев, и он продолжает рост, поэтому на каулидии нередко формируется 5–6 таких розеток.

Антеридий расположен на короткой многоклеточной ножке, в нем образуется большое количество двужгутиковых сперматозоидов. Антеридий вскрывается в дождли-

вую погоду щелью на верхушке, при этом сперматозоиды выходят наружу. Среди антеридиев расположены парафизы – выросты каулидия, имеющие вид однорядных нитей или расширенных на верхушке пластинок.

Филлидии, окружающие группы архегониев, ничем не отличаются от вегетативных филлидиев.

После оплодотворения из зиготы развивается спорогон.

Спорогон состоит из коробочки и длинной ножки. При помощи гаустории спорогон внедряется в ткань верхушки гаметофита, от которого получает необходимые для его развития питательные вещества. Коробочка разрывает брюшко архегония, верхняя часть которого выносятся вверх в виде волосистого колпачка, покрывающего коробочку и защищающего ее от высыхания. Ко времени созревания спор в коробочке колпачок сбрасывается.

Зрелая коробочка состоит из средней, расширенной части – урночки, шейки (апофизы), расположенной у основания коробочки, и крышечки. Внутри коробочки поднимается колонка, которая расширяется в верхней части и образует на границе крышечки и урночки тонкую пластинку – эпифрагму.

Вокруг колонки расположен спорангий, подвешенный на тонких нитях. В спорангии развиваются споры. Снаружи коробочка одета эпидермисом, клетки которого содержат хлорофилловые зерна. На границе урночки и шейки в эпидермисе находятся многочисленные устьица. Они имеют две замыкающие клетки и щель между ними. Таким образом, спорогон отчасти питается самостоятельно.

В верхней части урночки развивается кольцо, образованное несколькими рядами мелких клеток. Клетки кольца имеют неравномерно утолщенные оболочки. При высыхании коробочки по кольцу происходит отделение крышечки от урночки, она сбрасывается. Вокруг урночки находится совокупность зубцов – однорядный перистом. Между зубцами перистома имеются отверстия. Ко време-



ни созревания спор колонка и стенка спорангия разрушаются, споры оказываются расположенными в полости коробочки. Высыпание спор наружу происходит через отверстия между зубцами.

Зубцы перистома очень гигроскопичны. Во влажную погоду они набухают и заворачиваются внутрь коробочки, прижимая набухшую эпифрагму к стенкам урночки, в результате чего вход в коробочку закрывается. Вода в нее не попадает, что предохраняет споры от преждевременного прорастания внутри коробочки. В сухую погоду зубцы перистома теряют влагу, выпрямляются и отгибаются наружу. Эпифрагма ссыхается. Тогда через отверстия между эпифрагмой и зубцами перистома при покачивании коробочки ветром споры порциями высеиваются наружу.

Спора, попавшая на влажную почву, прорастает, давая начало нитчатой протонеме. Нити, расположенные на поверхности земли, зеленеют, другие нити проникают в верхний слой почвы – они бесцветны и всасывают воду. На протонеме образуются почки, развивающиеся далее в «листочек» растения.

*Схема цикла воспроизведения (Приложение, рис. 8).*

## **Отдел ПЛАУНОВИДНЫЕ - LYCOPODIOPHYTES**

Около 1 000 современных видов. Равноспоровые или разноспоровые растения. Уровень морфологической организации спорофита синтеломный. Спорофит с филлоидами, каулоидами и корнями. Листья – микрофиллы, обычно цельные, редко на верхушке вильчато раздвоенные (очень редко трижды). Протостела, актиностела, плектостела. Проводящие пучки листьев не образуют лакун. Спорангии всегда одиночные, сидят в пазухах спорофиллоидов, нередко собранных в спороносные колоски. Прорастание спор и развитие гаметофитов (заростков) происходит обычно вне спорангиев (за исключением раз-

носпорных форм). Сперматозоиды двужгутиковые. Развитие зародыша не связано со спорофитом. Наземные растения.

### Класс ПЛАУНОВЫЕ – *LYCOPODIOPSIDA*

#### Порядок Плауновые – *Lycopodiales*

#### Род Плаун – *Lycopodium*



Рис. 59. Плаун булавовидный –  
*Lycopodium clavatum*

Плаун – многолетнее вечнозеленое травянистое растение (рис. 59). Каулоид дихотомически разветвленный, стелющийся, с приподнимающимися «ветвями», густо покрыт линейными филлоидами.

Распространен во всех частях земного шара, кроме Австралии. В южной части Красноярского края встречается во всех лесных и высокогорных районах.

Обитает в зеленомошных или беломошных хвойных, чаще сосновых, лесах.

*Вегетативное размножение.* Фрагментацией каулоидов, реже выводковыми почками или луковичками.

*Половое размножение.* Спороносные колоски, состоящие из широкояйцевидных, длинно-заостренных, окрашенных в желтоватый цвет спорофиллоидов, располагаются обычно по 2, реже по 1–3 на верхушке «ветвей».

На верхней стороне спорофиллоидов находятся спорангии. Зрелый спорангий почковидной формы, прикрепляется к спорофиллоиду короткой ножкой, имеет трехслойную стенку.

Равноспоровое растение. Споры округло-тетраэдрические, сетчатые, с утолщениями на гранях, желтые. В клетке споры находятся цитоплазма, ядро, пластиды, а также капли масла.

Спорангий вскрывается поперечной трещиной. К этому времени ось колоска несколько разрастается, соседние спорофиллоиды раздвигаются, и споры легко высеиваются наружу.

Попав на землю, спора потоками воды или в результате деятельности различных беспозвоночных уносится в углубления (трещины) почвы в несколько сантиметров глубиной, где прорастает в обоепольный заросток, имеющий вначале вид комочка клеток. Зрелый заросток достигает 2–5 мм в поперечнике, лишен хлорофилла. Над нижним эпидермисом расположены в 3–5 слоев клетки, содержащие гифы гриба (эндотрофная микориза). Если гриб почему-либо не попадает в соприкосновение с заростком, последний отмирает на ранних фазах развития.

На верхней поверхности заростка образуются антеридии и архегонии. Антеридии целиком погружены в ткань заростка. В них развиваются многочисленные двужгутиковые сперматозоиды. Архегонии брюшком погружены в заросток, но шейки их возвышаются над его поверхностью. Шейка включает 6–8 канальцевых клеток. Один из сперматозоидов, проникших в архегоний, сливается с яйцеклеткой, производя оплодотворение.

При первом делении оплодотворенной яйцеклетки образуются верхняя и нижняя клетки. Верхняя клетка (подвесок) обычно больше не делится. Нижняя клетка (зародышевая) многократно делится и дает начало зародышу. При этом формируется ножка, внедряющаяся в ткань заростка, при посредстве которой идет всасывание заро-

дышем питательных веществ из ткани заростка. Постепенно из зародыша образуется взрослое растение. Подземные заростки развиваются очень медленно. От прорастания спор до формирования на заростке молодого спорофита проходит 15–18 лет. После оплодотворения гаметофиты еще долго не отмирают и в течение нескольких лет питают молодые спорофиты.

У многих других видов заростки образуются на поверхности земли или на коре деревьев (у тропических видов). В этом случае они питаются самостоятельно. Надземные заростки развиваются быстрее подземных и живут обычно один сезон.

*Схема цикла воспроизведения (Приложение, рис. 9).*

## Класс ПОЛУШНИКОВЫЕ – *ISOËTOPSIDA*

### Порядок Селагинелловые – *Selaginellales*

#### Род Селягинелла, или плаунок – *Selaginella*

Селягинелла, или плаунок, – многолетнее травянистое растение (рис. 60). Каулоид дихотомически разветвленный, прямостоячий или стелющийся, густо покрыт плоскими филлоидами, расположенными у стелющихся форм в два ряда.

Распространен в Европе, Азии, Америке. В южной части Красноярского края встречается в степных и горных районах.

Обитает в тропических лесах, горных степях, на скалах, альпийских лугах, в сырых хвойных лесах.

*Вегетативное размножение.* Фрагментацией каулоидов.

*Половое размножение.* Спороносные колоски образуются на верхушке «веточек». Спорофиллоиды сходны с вегетативными филлоидами, но, в отличие от последних, имеют хорошо развитый язычок.

Спорангии расположены на верхней стороне спорофиллоидов. Они сидят на небольшой ножке, имеют поч-

ковидную или обратно-яйцевидную форму, одеты двухслойной стенкой.

Разноспоровое растение. Формируются спорангии двух видов – микроспорангии и мегаспорангии. Микро- и мегаспорангии собраны большей частью в одном колоске. Чаще всего микроспорангии находятся в верхней, а мегаспорангии – в нижней части колоска и расположены в различных рядах (на продольных срезах колоска – справа и слева).

В микроспорангии развивается большое количество мелких спор, в мегаспорангии – обычно четыре крупные мегаспоры.

Микроспора при прорастании образует сильно редуцированный мужской заросток, который не покидает оболочки микроспоры. При первом делении микроспоры образуются 2 клетки – маленькая проталлиальная (ризоидальная) клетка и более крупная антеридиальная. В дальнейшем антеридиальная клетка дает начало единственному антеридию. Здесь образуются клетки стенки антеридия и 2–4 сперматогенные клетки. К этому времени микроспорангий вскрывается продольной трещиной, и споры с силой выбрасываются наружу (на расстояние 1–2 см). Дальнейшее развитие мужского гаметофита протекает на земле. В результате последующих делений сперматогенных клеток образуется большое количество двужгутиковых сперматозоидов. Ко времени их созревания

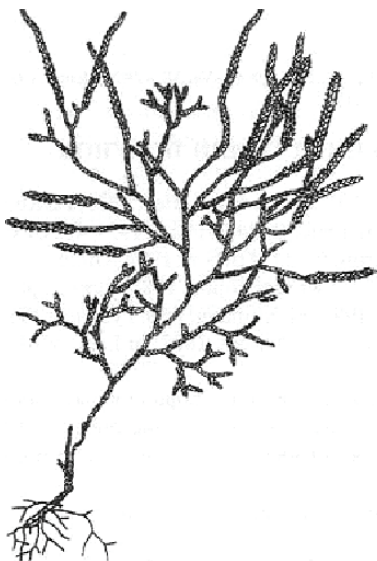


Рис. 60. Плаунок  
кровоно-красный –  
*Selaginella sanguinolenta*

клетки стенки антеридия и ризоидальная клетка расплываются и сперматозоиды плавают в общей массе плазмы.

Мегаспора выбрасывается из мегаспорангия на расстояние до 10 см. Прорастая, она образует женский заросток. У большинства видов развитие заростков идет на земле после высеивания мегаспор из мегаспорангия. При делении ядра мегаспоры образуется большое количество новых ядер, между которыми затем возникают перегородки, в итоге формируется многоклеточный заросток, не покидающий мегаспоры. В верхней части заростка наблюдается энергичное деление клеток, в результате чего оболочка мегаспоры лопается и заросток выпячивается наружу. Клетки заростка зеленеют, на нем развиваются ризоиды, таким образом, он питается самостоятельно. В верхней части заростка развиваются немногочисленные архегонии, погруженные в ткань. Шейка имеет лишь 1–3 канальцевые клетки.

Оплодотворение происходит во время дождя. Сперматозоид, плавая в воде, достигает архегония, проникает внутрь его и сливается с яйцеклеткой.

Оплодотворенная яйцеклетка делится поперечной перегородкой, образуя две клетки. Верхняя клетка вытягивается и в дальнейшем образует подвесок. Из нижней клетки развивается зародыш, состоящий из почечки, ножки и ризофора. Первоначально всасывая питательные вещества заростка, зародыш постепенно переходит к самостоятельному питанию, развиваясь во взрослое растение.

У некоторых видов развитие женского заростка и оплодотворение происходят внутри мегаспорангия. Проросшие микроспоры переносятся ветром на мегаспорангий (опыление) в то время, когда он находится на материнском растении, лишь после этого мегаспорангий опадает. Отсюда до образования семени остается один шаг.

*Схема цикла воспроизведения (Приложение, рис. 10).*

## Отдел ХВОЩЕВИДНЫЕ - EQUISETOPHYTES

25 современных видов. Равноспоровые или разноспоровые растения. Уровень морфологической организации спорофита синтеломный. Спорофит с листьями, стеблями и корнями. Листья – макрофиллы, редуцированы. Стебли членистые. Артростела. Проводящие пучки листьев образуют лакуны. Спорангии расположены группами на более или менее щитовидных спорофиллах (иногда очень видоизмененных). Прорастание спор и развитие гаметофитов (заростков) происходит вне спорангиев. Сперматозоиды многожгутиковые. Развитие зародыша не связано со спорофитом. Наземные, земноводные растения.

### Класс ХВОЩОВЫЕ – EGUISETOPSIDA

#### Порядок Хвощовые – *Equisetales*

#### Род Хвощ – *Equisetum*

Хвощ – многолетнее травянистое корневищное растение (рис. 61). У хвоща полевого (*E. arvense*) побеги двух видов: весенние – не ветвистые, розовато-бурые, спороносные, которые отмирают после спороношения, и летние – ветвистые, зеленые, вегетативные, отмирают к осени. У других видов хвощей стебли совмещают ассимилирующую функцию со спороношением. Листья расположены мутовчато.

Распространен в северном полушарии. В южной части Красноярского края встречается во всех районах.

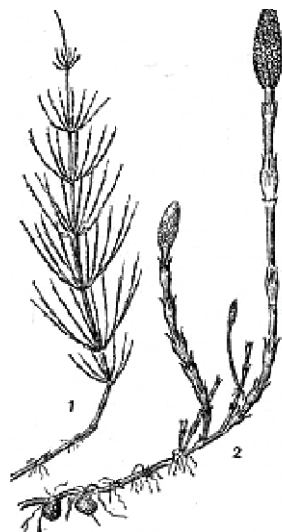


Рис. 61. Хвощ полевой – *Equisetum arvense*: 1 – летний побег; 2 весенний побег

Обитает в местах с достаточным и избыточным увлажнением – преимущественно на болотах, лугах, в лесах, по берегам водоемов.

*Вегетативное размножение.* Фрагментацией корневищ.

*Половое размножение.* Спороносный колосок состоит из многочисленных спорофиллов – спорангиофоров, собранных мутовками на его оси. Спорофиллы состоят из ножки и расположенного на ее верхушке щитовидного диска, обычно имеющего шестигранную форму. На нижней стороне диска, вокруг ножки, располагается 5–13 мешковидных спорангиев, в зрелом состоянии одетых однослойной стенкой.

Морфологически равноспоровое растение, но часто проявляет себя как разноспоровое. На пол гаметофитов оказывают влияние условия, в которые попадают споры. При скудном питании обычно развиваются мужские гаметофиты, при обильном – женские.

Спора кроме двух оболочек (эндоспория и экзоспория) одета еще третьей, наружной оболочкой – эписпорием. Эписпорий образуется из периплазмодия, состоит из двух спирально закрученных лент (пружинок, элатер), прикрепляющихся к споре в одном месте и расширяющихся лопатковидно на концах. В сырую погоду элатеры закручены вокруг споры, в сухую погоду раскручиваются, что содействует распространению спор группами, кучками. Ко времени созревания спорангиев ось колоска несколько разрастается, и мутовки спорофиллов раздвигаются. Спорангии вскрываются продольной трещиной, споры высыпаются наружу.

Спора, попав на почву, прорастает в заросток (обоопольный или раздельнополюй), имеющий вид зеленой, многократно рассеченной пластинки размером 0,1–0,9 см.

Споры, соединенные в группы благодаря сцеплению пружинками, при попадании на почву оказываются в неодинаково благоприятных условиях освещения, снабжения водой и т. д. (например, верхние и нижние споры в



кучке). Прорастая, некоторые из них образуют более мелкие мужские заростки с антеридиями, другие – более крупные заростки с архегониями. У некоторых видов физиологическая разноспоровость является постоянной и не связана с условиями развития заростков. Антеридии и архегонии могут также возникать на одном и том же заростке.

Антеридии погружены в ткань заростка, в каждом развивается свыше 200 многожгутиковых сперматозоидов. Архегонии шейкой, в которой лежат 2 каналцевые клетки, возвышаются над заростком.

Оплодотворение осуществляется в сырую погоду. Зигота развивается в зародыш, который состоит из стебелька, двух-трех листочков и корешка. Подвеска не образуется. На одном заростке часто возникает несколько зародышей. Зародыш первоначально скрыт в заростке и питается за его счет. В дальнейшем идет формирование взрослого растения.

*Схема цикла воспроизведения* (Приложение, рис. 11).

## **Отдел ПАПОРОТНИКОВИДНЫЕ - POLYPODIOPHYTES**

Более 10 000 современных видов. Равноспоровые или разноспоровые растения. Уровень морфологической организации спорофита предпобеговый. Спорофит с листьями и корнями. Листья – макрофиллы (вайи), обычно крупные. Сифоностела, диктиостела. Характерны листовые лакуны. Спорангии расположены в группах (сорусы, спорокарпии) на нижней стороне листовых пластинок – трофофиллов – по краю или на поверхности, у некоторых – в основании листьев или на спорофиллах, реже в синангиях. Прорастание спор и развитие гаметофитов (заростков) происходит обычно вне спорангиев (за исключением разноспоровых форм). Сперматозоиды многожгутиковые. Развитие зародыша не связано со спорофитом. Наземные, земноводные, водные, эпифитные растения.

Класс ОФИОГЛОССОВЫЕ – *OPHIOGLOSSOPSIDA*,  
или УЖОВНИКОВЫЕ

Порядок Ужовниковые – *Ophioglossales*

Род Ужовник – *Ophioglossum*

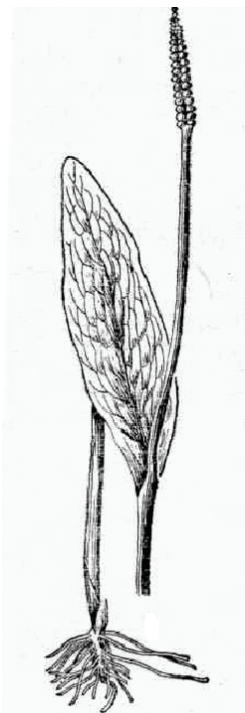


Рис. 62. Ужовник  
обыкновенный –  
*Ophioglossum*  
*vulgatum*

Ужовник (около 50 видов) – многолетнее травянистое корневищное растение (рис. 62). Листья разделены на нижнюю вегетативную часть, представленную цельной овальной пластинкой, и верхнюю спороносную стеблевидную, заканчивающуюся колоском, на оси которого в два ряда расположены спорангии.

Распространен в тропических (где его виды нередко являются эпифитами) и умеренных областях. В южной части Красноярского края встречается в Минусинском степном районе и правобережной части Восточного Саяна.

*Половое размножение.* Спорангии каждого ряда срослись между собой, образовав синангии. Они несколько погружены в ткань оси колоска. Спорангии шаровидные, одеты многослойной стенкой, без кольца, вскрываются продольной трещиной. В них образуется много одинаковых спор.

Из споры развивается бесцветный заросток, который живет под землей на глубине 2–10 см. Он достигает 5–6 см в длину и 0,5–1,5 см в толщину. Заросток имеет радиальное строение и состоит из паренхимных клеток. Все ужовниковые – облигатные микотрофы. Ризоидов на заростке нет, а в наружных слоях заростка расположены ги-

фы гриба. На заростке образуются многочисленные антеридии и архегонии. Сперматозоиды многожгутиковые.

Возникающий в результате оплодотворения зародыш первоначально развивается за счет заростка, будучи скрыт в его ткани. Затем он формирует стебель, переходящий в нижней части в корешок, окруженный корневым чехликом. Разрывая ткань заростка и укореняясь, спорофит переходит к самостоятельной жизни. Развитие молодого растения идет очень медленно, 5–6 лет.

## Класс МАРАТТИЕВЫЕ – *MARATTIOPSIDA*

### Порядок Мараттиевые – *Marattiales*

#### Род Ангиоптерис – *Angiopteris*

Ангиоптерис (около 100 видов) – многолетнее травянистое растение (рис. 63). Листья до 4–6 м длиной, обычно дваждыперистые с черешками толщиной в человеческую руку, спирально расположены на шаровидном стебле, покрытом основаниями старых листьев и многочисленными мясистыми прилистниками.



Рис. 63. Ангиоптерис вознесенный – *Angiopteris evecta*

Распространен в восточном полушарии от Мадагаскара до тропической Азии, Полинезии и Северо-Восточной Австралии, на севере достигая Гималаев.

*Вегетативное размножение.* Почками, образующимися на прилистниках.

*Половое размножение.* Сорусы, включающие до 20 свободных спорангиев, расположенных в 2 ряда, находятся на нижней стороне листьев на боковых жилках ближе к краю листа. На верхушке спорангиев присутствует полоска клеток с более толстыми стенками, ориентированная поперек к продольной линии растрескивания спорангия, которая в соединении с поверхностными клетками способствует более широкому открыванию спорангиев. У ангиоптериса преобладают тетраэдрические споры, но изредка встречаются и билатеральные. В каждом спорангии насчитывается до 1450 спор.

Гаметофиты – темно-зеленые пластинки 1–3 см, имеют сердцевидную или округлую форму, относительно толсты, особенно в центральной части, в тканях которой присутствует эндофитный гриб *Stigeosporium marattiacearum*. Инфицированы грибом обычно и первые корни мараттиевых, но микориза является факультативной, так как папоротник может нормально развиваться и без взаимодействия с грибом.

С нижней стороны гаметофита развиваются массивные погруженные антеридии, а позднее также архегонии (последние небольшими группами появляются и на верхней стороне). Живут гаметофиты несколько лет. Старые гаметофиты могут дихотомически ветвиться, они продолжают свой рост иногда и после оплодотворения и образования спорофита.

## Класс ПОЛИПОДИОПСИДЫ – *POLYPODIOPSIDA*

### Порядок Полиподиевые – *Polypodiales*

#### Род Щитовник – *Dryopteris*

Щитовник – многолетнее травянистое корневищное растение (рис. 64). Листья крупные, с дваждыперисторассеченной пластинкой, расположены спирально на корневище.

Распространен в Евразии и Северной Америке. В южной части Красноярского края встречается в лесных районах. Обитает главным образом в сыроватых лиственных лесах.

*Вегетативное размножение.* Фрагментацией корневища. Почками.

*Половое размножение.* Спорангии собраны в сорусы, расположены на нижней стороне листа на массивных выростах (плацентах) в 2 ряда вдоль средней жилки сегментов первого порядка. Одеты спорангии округлым или округло-почковидным покрывальцем (индузием), прикрепляющимся в центре соруса и слегка вдавленным.

Одеты спорангии округлым или округло-почковидным покрывальцем (индузием), прикрепляющимся в центре соруса и слегка вдавленным.

Спорангий в форме двояковыпуклой чечевицы на довольно длинной ножке, одет однослойной стенкой. По гребню спорангия слой клеток образует кольцо, которое является аппаратом, способствующим раскрытию спорангия и разбрасыванию спор. Начиная от ножки, оно опоясывает спорангий в продольном направлении почти на 2/3 его окружности. Наружные оболочки клеток кольца не утолщены, внутренние тангентальные и радиальные – утолщены.

При созревании спорангий подсыхает. Испарение воды в кольце идет через неутолщенные оболочки. Они вдавливаются внутрь и становятся вогнутыми. Радиаль-



Рис. 64. Щитовник мужской –  
*Dryopteris filix-mas*

ные оболочки клеток при этом сближаются, кольцо стремится выпрямиться. При дальнейшей потере воды натяжение становится настолько сильным, что стенка спорангия в неутолщенной части (устье, стомий) разрывается, и кольцо резко выворачивается. Однако оно быстро занимает прежнее положение, так как прочно соединено с ножкой. При этом движении кольца споры разбрасываются в стороны на расстояние до 1 м.

Равноспоровое растение. Споры почковидные, бурые, с гребешочками и усеченными бородавочками.

Спора на земле прорастает, образуя обоеполюй заросток. Заросток в виде округло-сердцевидной пластинки 0,5–0,9 см в диаметре, зеленый, способен к самостоятельной жизни. Обычно он однослоен по краям и многослоен в середине. От нижней поверхности заростка отходят многоклеточные ризоиды, прикрепляющие заросток к почве и всасывающие воду.

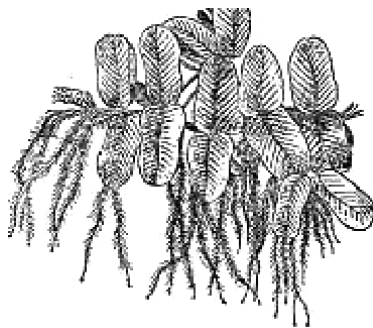
На нижней поверхности зрелого заростка возникают антеридии и архегонии (последние ближе к выемке). Антеридии возвышаются над поверхностью заростка, имеют округлую форму и развивают небольшое число спирально закрученных многожгутиковых сперматозоидов. Архегонии обычного строения, брюшком погружены в ткань заростка; шейка с двумя канальцевыми клетками или ядрами возвышается над его поверхностью.

Оплодотворение происходит в дождливую погоду, из зиготы формируется зародыш, который при помощи ножки всасывает питательные вещества из заростка. После образования корешка, стебелька и первого листа зародыш начинает самостоятельную жизнь. Постепенно формируется взрослое растение.

*Схема цикла воспроизведения (Приложение, рис. 12).*

Порядок Сальвиниевые – *Salviniales*  
Род Сальвиния – *Salvinia*

Сальвиния – многолетнее травянистое растение с небольшим стеблем, несущим в узлах по три листа, два из которых цельные, зеленые, плавающие, третий – рассеченный, бурый, подводный (рис. 65).



Распространен в Евразии и Северной Америке. Обитает в озерах, заводях рек на поверхности воды.

*Вегетативное размножение.* Почками, образующимися в узлах стебля и дающими новые листья.

Рис. 65. Сальвиния плавающая – *Salvinia natans*

*Половое размножение.* Спорангии собраны у основания подводных листьев на коротких боковых разветвлениях в группы – шаровидные сорусы, называемые спорокарпиями. Снаружи спорокарпии одеты двойным индузием. Внешний и внутренний индузии соединены вверху и внизу, на остальном протяжении свободны, и между ними образуется воздухоносная полость.

Разноспоровое растение. Спорокарпии все одинакового размера, но содержат внутри различные спорангии. В одних спорокарпиях (микроспорокарпиях) развиваются в большом числе мелкие шаровидные микроспорангии, в других (мегаспорокарпиях) – небольшое число более крупных яйцевидно-овальных мегаспорангиев.

Спорангий снабжен ножкой, которой прикрепляется к плаценте, вдающейся в полость соответствующего спорокарпия, одет однослойной стенкой.

В микроспорангии развиваются обычно 64 микроспоры. При этом клетки тапетума расплываются, затем содержимое их застывает, образуя пенистую массу – массулу, в которую погружены микроспоры.

В мегаспорангии образуется большое количество мегаспор, но полного развития достигает лишь одна, остальные отмирают. Мегаспора одета снаружи толстым слоем пенистого вещества (периспорий), образовавшегося из расплывшихся клеток тапетума и способствующего удержанию мегаспорангия на поверхности воды.

Спорокарпии осенью опадают и перезимовывают на дне водоема. Весной после сгнивания их оболочек они всплывают на поверхность.

Микроспора прорастает в сильно редуцированный мужской заросток, не покидающий микроспорангия. При первых делениях микроспоры внутри нее образуются три клетки. Нижняя из них делится на две клетки – маленькую ризоидальную и более крупную вегетативную. Вегетативная клетка разрастается и выдвигает две верхние клетки через разрыв оболочки микроспорангия наружу. Обе верхние клетки делятся, и каждая образует по одному сильно упрощенному антеридию. Антеридий состоит из двух клеток: стенки и одной сперматогенной клетки. Сперматогенная клетка, делясь далее, образует четыре многожгутиковых сперматозоида. Таким образом, на заростке образуются два антеридия с восемью сперматозоидами. Разрастающиеся заростки пробивают оболочку микроспоры и стенку микроспорокарпии и выходят наружу. Сперматозоиды, плавая в воде, направляются к женским заросткам.

Мегаспора, прорастая, образует женский заросток, также не покидающий оболочки мегаспорангия. При прорастании мегаспоры ядро ее делится, образуя две клетки – маленькую верхнюю и более крупную нижнюю (базальную) клетку. Из верхней клетки далее образуется заросток, нижняя клетка сильно разрастается, ядро ее де-



лится, но перегородок не образуется. Эта клетка заполняется питательными веществами для зародыша.

Заросток состоит из зеленых клеток. В верхней части он разрывает оболочку мегаспоры и стенку мегаспорангия и высвобождается наружу в виде округло-треугольной пластинки, на которой развиваются погруженные в ткань 3–5 архегониев с сильно редуцированной шейкой.

После оплодотворения из зиготы развивается небольшой зародыш. Он долгое время связан с заростком. Затем формируется во взрослое растение.

### Отдел ГОЛОСЕМЕННЫЕ - *GYMNOSPERMAE*, или СОСНОВЫЕ - *PINOPHYTA*

Около 700 современных видов. Семенные, разноспоровые растения. Уровень морфологической организации спорофита побеговый. Спорофит с побегами и корнями. Листья – макрофиллы, очень различны по форме, степени расчленения, расположению. Эустела. Характерны листовые лакуны. Спорангии обычно одиночные, расположены на спорофиллах в раздельнополых стробилах – микростробилах (мужские) и мегастробилах (женские), реже спорофиллы не собраны в стробилы, иногда срастаются в синангии. Прорастание микроспор\* происходит внутри микроспорангия, окончательного развития мужской гаметофит достигает, попав на семязачаток. Прорастание мегаспор и развитие женского гаметофита происходит внутри мегаспорангия, являющегося внутренней частью семязачатка. Развитие зародыша связано со спорофитом. Зародыш заключен в семени, окружен питательной тканью гаплоидного женского гаметофита. Сперматозоиды многожгутиковые или спермии. Наземные растения.

---

\* Характеристика мужских гаметофитов дается по «Жизнь растений» (1978), И.Н. Гретьяковой (1990).

Класс САГОВНИКОВЫЕ – CYCADOPSIDA

Порядок Саговниковые – *Cycadales*

Род Саговник – *Cycas*



Рис. 66. Саговник поникающий – *Cycas revoluta*

Саговник (8–20 видов) – вечнозеленое дерево 10(15) м высотой, с перистыми крупными (до 3 м) листьями, расположенными на верхушке стебля (рис. 66).

Распространен от Восточной Азии до северо-восточной Австралии, включая острова Индийского и Тихого океанов.

*Половое размножение.* Раздельнополое, двудомное растение.

Микростробилы (0,5–0,7 м дл.) образуются на вершине стебля. На оси стробила расположены

микроспорофиллы. На нижней стороне микроспорофиллов находятся многочисленные микросорусы, каждый из 2–4 микроспорангиев. В спорангии развивается большое количество эллиптических мелких микроспор. Спорангий вскрывается продольной трещиной.

Микроспоры прорастают, находясь внутри микроспорангия, в мужской гаметофит – пылинку, который не покидает оболочки микроспоры. В результате первого деления образуются две клетки: маленькая проталлиальная и крупная антеридиальная. Антеридиальная клетка дает генеративную клетку и клетку трубки. В таком трехклеточном состоянии пылинка высеивается из микроспорангия. Воздуш-

ных мешков она не имеет и переносится ветром на семязачаток, где идет дальнейшее развитие мужского гаметофита.

Мегаспорофиллы свободные, не образуют стробилов, развиваются на вершине стебля. Мегаспорофиллы имеют меньшие по сравнению с вегетативными листьями размеры, чередуются с ними, окрашены в желтый или красноватый цвет. На разветвлениях мегаспорофиллов расположены семязачатки, обычно 6, по 3 с каждой стороны спорофилла.

Семязачатки крупные, до 5–6 см длиной. Снаружи нуцеллус окружен мощным интегументом, состоящим из трех слоев. На вершине интегумент не срастается, образуя микропиле. Под микропиле в нуцеллусе имеется небольшая полость – пыльцевая камера. В верхней части нуцеллуса выделяется одна более крупная клетка – материнская клетка мегаспор. Она претерпевает редукционное деление, в результате чего образуется четыре мегаспоры. Они расположены цепочкой друг над другом. Вскоре три верхние мегаспоры, ближние к микропиле, отмирают, нижняя прорастает в женский заросток – эндосперм первичный, в верхней части которого образуются два архегония.

Пылинка, перенесенная на семязачаток, через микропиле попадает в пыльцевую камеру нуцеллуса. Здесь она набухает и начинает прорастать, при этом клетка трубки вытягивается в длинную трубочку – гаусторию, внедряющуюся в ткань нуцеллуса. При помощи гаустории мужской гаметофит получает питательные вещества из нуцеллуса. Генеративная клетка делится, образуя сперматогенную клетку и клетку-ножку антеридия. Сперматогенная клетка сильно разрастается и при последующем делении дает два сперматоцита, из которых образуются два крупных сперматозоида с многочисленными жгутиками.

К моменту созревания архегониев края эндосперма начинают нарастать быстрее благодаря усиленному делению краевых клеток. Эндосперм в верхней части отсла-

ивается от нуцеллуса. В результате архегонии располагаются на дне небольшого углубления – архегониальной камеры.

Постепенно мужской гаметофит продвигается передним концом в углубление эндосперма. При этом стенки клетки-ножки и проталлиальной клетки расплываются, их ядра располагаются вместе со сперматозоидами в общей плазме. Затем оболочка пылинки распадается, и в архегониальную камеру выливается жидкое содержимое мужского гаметофита. Здесь сперматозоиды плавают некоторое время, а затем один из них направляется к архегонию и сливается с его яйцеклеткой. Другой сперматозоид погибает.

Оплодотворенная яйцеклетка (зигота) делится. Нижние клетки дают начало зародышу, верхние вытягиваются в подвесок, который продвигает разрастающийся зародыш во все новые слои эндосперма, за счет которого идет его развитие. В таком виде семязачаток опадает. К этому времени он сильно разрастается. Наружный слой интегумента становится мясистым, сочным, окрашенным в красный цвет; средний – каменистым, плотным, он надежно защищает скрытый внутри зародыш; внутренний – постепенно разрушается, и содержимое его используется клетками эндосперма.

К моменту полного созревания семени и его опадения с материнского растения зародыш остается маленьким и недифференцированным, только намечаются небольшие выступы – зачатки семядолей. Дозревание зародыша идет после опадения семени. Органического покоя семена не имеют.

Характерно подземное прорастание. Семя находится на поверхности земли, но семядоли остаются в семени, обеспечивая поглощение запасных веществ из эндосперма и передачу их развивающемуся проростку.

## Класс ГИНКГОВЫЕ – *GINKGOOPSIDA*

### Порядок Гинкговые – *Ginkgoales*

#### Род Гинкго – *Ginkgo*

Гинкго (1 вид) – листопадное дерево до 40 м высотой и 4,5 м в диаметре (рис. 67), образует густую пирамидальную крону. Побеги двух типов – удлиненные и укороченные. На удлиненных побегах листья расположены рассеянно, на укороченных собраны пучками по 3–5. Листья кожистые, черешковые, с пластинкой вееровидной формы, цельные или на верхушке большей частью с более или менее глубоким V-образным вырезом – двухлопастные, с дихотомическим жилкованием. У молодых экземпляров, особенно у проростков, листья бывают 4–8-лопастными. Листопадное растение.

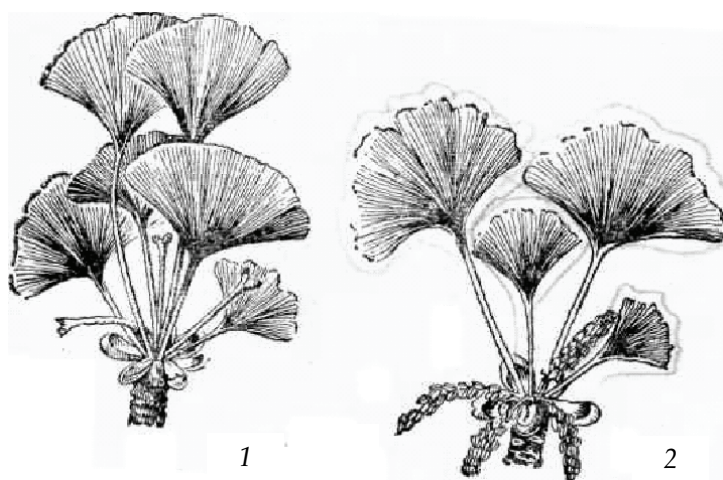


Рис. 67. Гинкго двулопастный –  
*Ginkgo biloba*: 1 – женское растение;  
2 – мужское растение

Распространен в горах Юго-Восточного Китая.

*Половое размножение.* Раздельнополое, двудомное растение.

Собрания микро- и мегастробиллов расположены в пазухах зеленых листьев на верхушке укороченных побегов.

Микростробил имеет вид небольшой желтоватой сежки, на гибкой оси которой расположены микроспорофиллы, каждый в виде короткого стебелька, несущего обычно 2 (иногда 3–7) свисающих микроспорангия.

Микроспора прорастает в гаметофит еще внутри микроспорангия. При этом сначала отчленяется маленькая проталлиальная клетка, которая вскоре разрушается. Затем отчленяется вторая проталлиальная клетка. Оставшееся ядро антеридиальной клетки делится еще раз, образуя генеративную клетку и клетку трубки. В таком четырехклеточном состоянии пылинки без воздушных мешков после вскрывания спорангия высыпаются наружу и переносятся ветром на семязачатки.

Мегастробил представляет собой длинный дихотомически разветвленный стебелек, на верхушке которого находятся два семязачатка. Каждый семязачаток окружен у основания кольцевидным валиком (воротничком), который является редуцированным мегаспорофиллом.

Семязачаток имеет толстый интегумент, не сросшийся на верхушке, где находится узкий канал – микропиле. Под интегументом расположен нуцеллус. Наверху клетки нуцеллуса расплываются и образуется пыльцевая камера. В нуцеллусе ближе к его основанию формируется материнская клетка мегаспор, которая, делясь, дает четыре гаплоидные мегаспоры. Из них три верхние вскоре отмирают, а нижняя клетка начинает делиться. При этом сначала образуются ядра (до 8000), а затем возникают оболочки. В результате формируется эндосперм – женский заросток. В верхней части эндосперма находятся обычно два архегония. Архегоний имеет яйцеклетку, брюшную канальцевую клетку и клетки шейки. В этот период семязачаток сильно разрастается. Между женским гаметофитом и нуцеллусом над архегониями появляется архегониальная камера.

Пылинка, перенесенная на семязачаток, попадает на микропиле. В это время из микропиле на поверхность семязачатка выступает капля сахаристой жидкости, которая, постепенно усыхая, втягивает пылинку в пыльцевую камеру. Оболочка ее лопається, клетка трубки начинает расти и внедряется в ткань нуцеллуса при помощи тонких отростков, при посредстве которых мужской гаметофит получает питательные вещества из клеток нуцеллуса. Генеративная клетка делится на две клетки: клетку-ножку и сперматогенную клетку. Последняя сильно увеличивается и делится, образуя два сперматоцита, из которых образуются два подвижных сперматозоида с венцом жгутиков. Гаустория разрастается и направляется к архегониям. В это время в ее содержимом имеются ядро проталлиальной клетки, ядро клетки-ножки и два сперматозоида. Далее конец гаустории лопається и ее содержимое попадает в углубление на вершине эндосперма – в архегониальную камеру. Здесь сперматозоиды некоторое время плавают, а затем один из них направляется к яйцеклетке архегония и сливается с ней, производя оплодотворение.

Оплодотворенная яйцеклетка приступает к делению, образуется большое количество ядер. Затем образуются клетки. Из нижних клеток возникает корешок, стебелек с семядолями, верхние клетки образуют подвесок. Зародыш в семени окружен эндоспермом.

Семя становится янтарно-желтым, напоминая плод желтоплодной сливы, одето покровами, возникшими из интегумента: наружный слой – сочный, мясистый, достигает в толщину 0,5–0,6 см, покрыт кутинизированной эпидермой с устьицами; средний слой – твердый, сильно лигнифицированный, толщиной до 0,05 см; внутренний слой, примыкающий к нуцеллусу, – тонкий, пленчатый. Такая специализация тканей семязачатка наступает еще до оплодотворения.

Дальнейшее развитие зародыша происходит на земле. Семя прорастает без периода покоя.

Класс ХВОЙНЫЕ, или СОСНОВЫЕ – *PINOPSIDA*

Порядок Сосновые – *Pinales*

Род Сосна – *Pinus*



Рис. 68. Сосна  
обыкновенная –  
*Pinus sylvestris*

Сосна (около 100 видов) – вечнозеленое (за исключением немногих кустарников) дерево до 50 (75) м высотой и 2–4 м в диаметре. Имеет удлиненные и укороченные побеги (рис. 68). На удлиненных побегах (ауксибластах) развиты пленчатые чешуйчатые листья, расположенные по спирали, на укороченных (брахибластах) – зеленые игольчатые, или уплощенные, расположенные пучками.

Распространена в умеренных областях северного полушария; в субтропиках – главным образом в горах.

Обитает на болотах, скалах, образует леса.

*Половое размножение.* Раздельнополое, однодомное растение.

Микростробил – простой укороченный, метаморфизированный побег. Мужские стробилы расположены по спирали тесными группами на коротких боковых побегах в пазухах молодых весенних побегов. Стробилоносный побег заканчивается почкой. Мужской стробил желтого цвета, имеет ось, на которой расположены микроспорофиллы. Зрелые микроспорофиллы на нижней стороне несут по два микроспорангия, в которых образуются микроспоры. Количество микроспор, образующихся на одном растении, очень велико.



Микроспора начинает прорастать в мужской гаметофит (заросток) – пылинку – еще внутри микроспорангия в начале лета. В результате двух последовательных делений ядра микроспоры образуются две маленькие проталлиальные, или ризоидальные, клетки – остаток вегетативной части заростка – и одна большая – антеридиальная клетка. Проталлиальные клетки вскоре оттесняются к одной из стенок и там разрушаются. Антеридиальная клетка делится, образуются еще две клетки: маленькая генеративная и крупная вегетативная, или сифоногенная, или клетка трубки. Зрелая пыльца двухклеточная.

К этому времени микроспорангий вскрывается продольной трещиной при посредстве особо измененных клеток эпидермиса, пылинки высеиваются наружу. Они снабжены двумя воздушными мешками, образовавшимися вследствие расхождения интины и экзины, и растягивания последней еще на стадии микроспор. Благодаря наличию воздушных мешков пылинки распространяются ветром на большие расстояния и переносятся на семязачатки.

Мегастробил – сложный побег, собрание укороченных метаморфизированных простых побегов, расположен (по 1–2) на верхушке побегов. Женский стробил первого года темно-красного цвета, состоит из оси, на ней по спирали расположены кроющие чешуи, в пазухах которых развиваются семенные чешуи.

Семенная чешуя, расположенная в пазухе кроющей чешуи (кроющего листа), не может быть признана за лист, так как, согласно основной морфологической закономерности, в пазухе листа может располагаться только побег. Поэтому семенная чешуя – это метаморфизированный спороносный побег, принявший форму листа, а женский стробил, как система побегов, негомологичен мужскому стробилу, простому побегу.

На верхней поверхности семенной чешуи находятся два семязачатка. Семязачаток возникает в виде небольшо-

го бугорка – нуцеллус, из основания которого вскоре образуется кольцеобразный валик – будущий интегумент. Семязачаток расположен на короткой семяножке. Интегумент срастается с нуцеллусом на большом протяжении, но на полюсе, противоположном семяножке, не срастается, образуя пылецевход – микропиле.

Попавшие на семязачаток пылинки через микропиле вытягиваются внутрь пылевой камеры, чему способствует высыхание жидкости, заполняющей первоначально пространство между нуцеллусом и интегументом. Развитие мужского заростка продолжается на вершине нуцеллуса. Клетка трубки пылинки разрывает экзину и вытягивается в пылецевую трубку. Как правило, образуется 2 (3) пылевые трубки.

В начале развития ткань нуцеллуса состоит из одинаковых клеток, затем в более глубоких слоях нуцеллуса выделяется более крупная археспориальная клетка, являющаяся единственной материнской клеткой мегаспор. После опыления и развития пылевых трубок она делится редуционно, в результате чего образуются четыре мегаспоры, расположенные обычно цепочкой друг над другом. Одна из мегаспор (обычно нижняя) сильно увеличивается в размерах, заполняется питательными веществами и делится, остальные три мегаспоры оттесняются кверху и там вскоре разрушаются. Мегаспора прорастает в многоядерный женский гаметофит.

После периода зимнего покоя формируется многоклеточный женский гаметофит – эндосперм первичный, в верхней части которого образуется 2 (4) архегония. Каждая состоит из хорошо развитой яйцеклетки, слабо развитых шейковых клеток и брюшной канальцевой клетки, недолговечной и обычно разрушающейся задолго до оплодотворения.

Возобновление развития мужского гаметофита начинается с перемещения генеративной клетки в пылецевую трубку и ее деления с образованием сперматогенной

клетки и клетки-ножки, которая способствует высвобождению мужских гамет из сперматогенной клетки и их перемещению. Затем сперматогенная клетка увеличивается в размерах и делится с образованием двух спермиев.

Пыльцевая трубка растет через ткань нуцеллуса, достигает архегония, раздвигает шейковые клетки и входит в соприкосновение с яйцеклеткой. При этом оболочки клеток в пыльцевой трубке расплываются, ядро клетки трубки, находясь в общей плазме мужского гаметофита, опускается вместе с ядрами спермиев по пыльцевой трубке. Оболочка пыльцевой трубки лопается, один из спермиев достигает ядра яйцеклетки, находящейся в центре архегония, и производит оплодотворение, другой спермий вместе с ядрами клетки трубки и клетки ножки отмирает. Обычно оплодотворяется яйцеклетка только одного архегония.

После оплодотворения сразу же начинается деление зиготы. Ее ядро делится дважды, с образованием четырех ядер, которые делятся еще раз, образуя два этажа по четыре ядра в каждом.

Клетки нижнего этажа делятся дважды. В результате из оплодотворенной яйцеклетки формируются четыре этажа по четыре клетки в каждом – предзародыш (проэмбрио). Из нижнего этажа клеток развивается зародыш. Клетки второго этажа вытягиваются, образуя подвесок. Клетки третьего этажа остаются без изменения, а клетки четвертого этажа – камеры – способствуют передаче питательных веществ из эндосперма к зародышу. Клетки подвеска сильно удлиняются, продвигают формирующийся зародыш во все новые слои эндосперма, служат гаусториями и выделяют при этом энзимы, растворяющие содержимое клеток эндосперма.

У сосны наблюдается образование нескольких эмбрионов (полиэмбриония), обычно вследствие расщепления (кливаж) основного зародыша. Однако полного развития достигает обычно лишь один зародыш, другие вскоре отстают в развитии и отмирают.

Зрелый зародыш состоит из зачаточного корешка, стебелька (подсемядольное колено), почечки. Число семядолей зародыша у сосновых – 3–18 (многосемядольные растения).

По мере превращения семязачатка в семя происходит изменение всех его частей. Интегумент образует твердый покров семени. Под остатками нуцеллуса – тонкой пленки – находится эндосперм – ткань, богатая крахмалом, белком и особенно маслом. Эндосперм окружает зародыш, который использует его при прорастании семени.

Ко времени созревания семян чешуи женского стробила одревесневают, стробил сильно увеличивается в размерах, чешуи расходятся и семена освобождаются.

После периода покоя семена прорастают. Первым появляется главный корень, на котором вскоре образуются боковые корешки. Затем благодаря разрастанию подсемядольного колена и самих семядолей проросток освобождается от кожуры семени, остатки которой постепенно сдвигаются к концу семядолей и наконец сбрасываются.

*Схема цикла воспроизведения (Приложение, рис. 13).*

## Класс ГНЕТОВЫЕ – *GNETOPSIDA*

### Порядок Эфедровые – *Ephedrales*

#### Род Хвойник – *Ephedra*

Хвойник (более 40 видов) – кустарник, кустарничек, полукустарничек, обычно низкорослый, редко до 2–5 м высотой (рис. 69). Побеги зеленые, листья редуцированы, чешуевидные, расположены супротивно или мутовками, по 3–4.

Распространен в степных, полупустынных и пустынных областях Средиземноморья, Азии, Северной и Южной Америки.

*Половое размножение.* Раздельнополое, двудомное растение.

Микростробилы ярко-желтого цвета, по 2–4 располагаются в узлах на тонких ветвях. Каждое такое собрание микростробилов состоит из короткой оси, несущей 2–8 супротивных пар чешуевидных кроющих листьев, из которых 1–2 нижние стерильны, а в пазухах остальных сидят по одному микростробилу. Микростробил состоит из покрова – двух сросшихся почти до верхушки листочков, из которого выступает антерофор (два сросшихся микроспорофилла), имеющий вид колонки или нити.

На верхушке антерофора находятся 2–8 микросинангиев, каждый двугнездный (иногда гнезд 3–4). В микросинангиях образуется большое количество микроспор, которые прорастают еще внутри них.

В результате первого деления ядра микроспоры отчленяется небольшая проталлиальная клетка. Оставшееся ядро делится еще раз, отчленяя ядро второй проталлиальной клетки, при этом оболочка между ядрами не возникает и клеток не образуется. При последующем делении антеридиального ядра формируются ядро генеративной клетки и ядро клетки трубки, они лежат в общей цитоплазме. Ядро генеративной клетки делится с образованием ядра сперматогенной клетки и ядра клетки-ножки. Гнезда микросинангиев вскрываются овальными дырочками, и пыльца – мужской гаметофит – переносится на семяпочку ветром (у некоторых видов, вероятно, и насекомыми).

Мегастробилы зеленого цвета, по 2–4 располагаются в верхних узлах молодых побегов. В нижней части такого

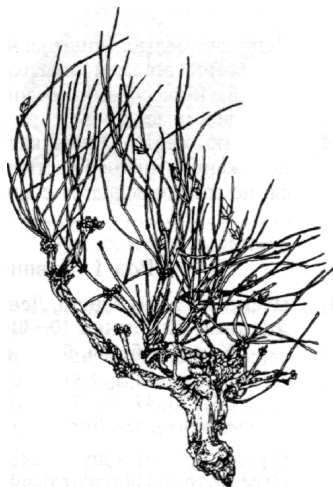


Рис. 69. Хвойник односемянной – *Ephedra monosperma*

собрания мегастробилов имеется несколько пар бесплодных чешуй. Каждый мегастробил одет двумя парами чешуевидных кроющих листьев. Ось мегастробила заканчивается единственным семязачатком.

Интегумент семязачатка вытягивается на верхушке в своеобразную микропилярную трубку, улавливающую пылинки. Середина семязачатка занята нуцеллусом, имеющим вверху пыльцевую камеру. В нуцеллусе оформляется материнская клетка мегаспор. При ее мейотическом делении образуются четыре мегаспоры. Три из них отмирают, а одна (нижняя) прорастает в женский гаметофит, в верхней части которого располагаются обычно два архегония. Архегоний имеет шейку, состоящую из двух рядов клеток, расположенных в два этажа. Брюшная канальцевая клетка представлена лишь ядром. Ниже расположена крупная яйцеклетка.

Пылинка попадает на вершину микропилярной трубки, которая заполнена сахаристой жидкостью. По мере усыхания этой жидкости пылинка втягивается внутрь семязачатка – в пыльцевую камеру. Здесь продолжается развитие мужского заростка. Короткая пыльцевая трубка, которая образовалась из клетки трубки, растет через ткань нуцеллуса к архегонию и через его шейку достигает яйцеклетки. К этому времени ядра клетки-ножки и клетки трубки исчезают. Сперматогенное ядро делится, образуя два спермия. После разрушения конца пыльцевой трубки спермии попадают в архегоний; один из них сливается с яйцеклеткой, производя оплодотворение, другой отмирает.

Семя снаружи обычно окружено сочным, окрашенным в оранжевый или красный цвет покровом, образовавшимся из чешуевидных кроющих листьев мегастробила, и имеющим зоохорное приспособление. Реже эти чешуевидные кроющие листья остаются сухими, иногда деревенеют и становятся более или менее крылатыми. За покровом следуют твердый, одревесневший интегумент, нуцеллус и эндосперм, в котором заключен зародыш.

## Порядок Вельвичиевые – *Welwitschiales*

### Род Вельвичия – *Welwitschia*

Вельвичия (1 вид) – дерево-карлик (рис. 70). Стебель редьковидный, частично скрытый в земле. Надземная часть около 0,50 м высотой, похожа на пень с верхушкой в форме седла. От стебля отходят два супротивных лентовидных листа длиной до 2–3 м, которые сохраняются в течение всей жизни растения (вельвичия живет до 100 лет).

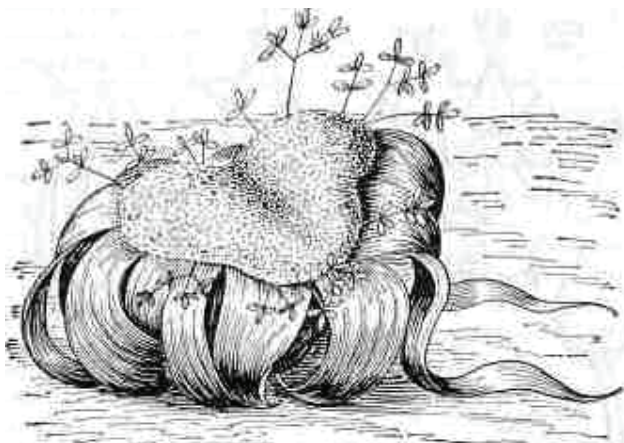


Рис. 70. Вельвичия удивительная – *Welwitschia mirabilis*

Обитает в бесплодных, каменистых пустынях Юго-Западной Африки, главным образом в прибрежной пустыне Намиб.

*Половое размножение.* Раздельнополое, двудомное растение.

Микростробилы собраны группами и располагаются на верхушках дихазально разветвленной общей оси, выходящей из пазухи листа. На оси микростробила парами друг над другом расположены кроющие листья. В пазухе каждого кроющего листа находится собрание из 6 микроспорофиллов, сросшихся основаниями нитей в короткую трубку. Они окружены четырьмя чешуями. Две из

них внешние боковые маленькие, две другие внутренние медианные более крупные. Два микроспорофилла, находящихся против боковых чешуй, обычно более крупные. Каждый микроспорофилл вверху несет 3 микроспорангия, вскрывающихся радиально. В них созревают микроспоры. В центре собрания микроспорофиллов находится недоразвитый семязачаток с блюдцевидно-расширенной наверху микропилярной трубкой.

Микроспора начинает прорастать еще внутри микроспорангия. При ее прорастании клеток не образуется и заросток представлен ядрами, свободно лежащими в цитоплазме. Первым отчленяется проталлиальное ядро. Оставшееся антеридиальное ядро снова делится, формируя два ядра: маленькое – генеративное – и большое – клетки трубки. В таком трехядерном состоянии пылинка – мужской гаметофит – переносится на семязачаток ветром или насекомыми.

Мегастробилы также собраны группами на общей дихотомически разветвленной оси, выходящей из пазухи листа. В нижней части оси мегастробила расположены бесплодные кроющие чешуи (сперва зеленые, позже ярко-красные), сидящие накрест супротивно (стробилы, поэтому четырехгранные). В пазухе каждой кроющей чешуи находится семязачаток, окруженный двумя сросшимися листочками, имеющими на спинках по одному крыловидному выросту. Эти листочки обрастают семязачаток.

Семязачаток состоит из нуцеллуса, окруженного интегументом, вытянутым наверху в длинную микропилярную трубку. В нуцеллусе обычным путем формируются 4 мегаспоры. Из нижней мегаспоры развивается женский гаметофит. Архегониев на нем не образуется. Заросток представлен большим числом ядер (около 1024), свободно расположенных в цитоплазме разросшейся мегаспоры. Ядра первоначально распределены по всему заростку. Затем женский гаметофит начинает дифференцироваться на верхнюю фертильную и нижнюю стерильную части. Ядра сгущаются группами, в нижней части по 10–12, в вер-



хней – по 2–3. В это время между группами ядер появляются клеточные перегородки, и ткань заростка приобретает клеточную структуру. Затем ядра сливаются, и клетки становятся одноядерными.

Клетки, расположенные в верхней, микропиллярной части заростка постепенно увеличиваются и вытягиваются в так называемые проталлиальные трубки, в которые переходят цитоплазма и ядра. Они растут вверх, внедряясь в ткань нуцеллуса.

Пылинка, попав на верхнюю, расширенную часть микропиллярной трубки, втягивается в нее вследствие усыхания сахаристой жидкости и оказывается на вершине нуцеллуса. Здесь она образует из клетки трубки пыльцевую трубку, которая врастает в ткань нуцеллуса и смыкается с проталлиальной трубкой. В пыльцевой трубке генеративное ядро делится, образуются два спермия, один из которых крупнее. В месте соприкосновения пыльцевой и проталлиальной трубок их оболочки растворяются, и одно из ближайших ядер проталлиальной трубки сливается с одним из спермиев. Происходит нечто противоположное тому, что наблюдается у других голосеменных растений – не спермий входит в яйцеклетку, а наоборот.

После оплодотворения зигота переходит из пыльцевой трубки в проталлиальную, опускается в нижнюю часть заростка и дает начало зародышу. Клетки нижней части заростка по мере развития зародыша усиленно делятся, образуя новые питательные клетки.

Семя окружено крылатым сухим наружным покровом (анемохорное приспособление), образовавшимся из бесплодных кроющих чешуй мегастробила, далее располагаются тонкая оболочка (интегумент) и сочная ткань (перисперм, нуцеллус). Зрелый зародыш окружен эндоспермом, имеет две семядоли, подсемядольное колено, первичный корень и ножку. При прорастании ножка остается в семени, всасывая питательные вещества из эндосперма и перисперма.

Порядок Гнетовые – *Gnetales*

Род Гнетум – *Gnetum*

Гнетум (около 30 видов) – лианы, два вида – небольшие деревья (рис. 71). Листья супротивные, широкие, кожистые.

Распространен в тропических влажных лесах Восточной Азии, Южной Америки и Африки.

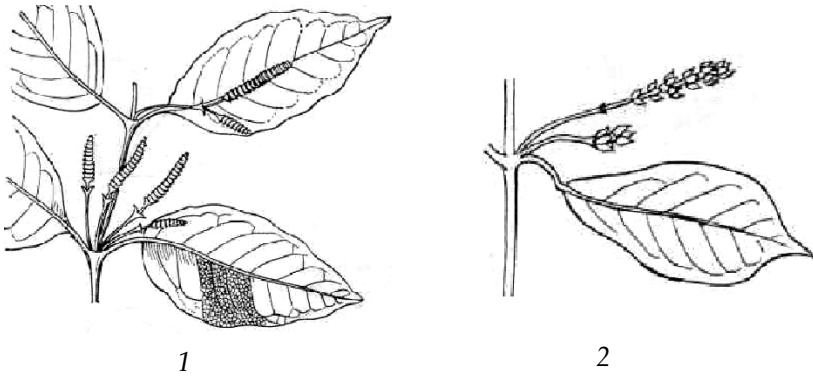


Рис. 71. Гнетум гнемоновидный –  
*Gnetum gnemonoides*:  
1 – мужское растение; 2 – женское растение

*Вегетативное размножение.* Выводковыми почками, образующимися на листьях.

*Половое размножение.* Раздельнополое, двудомное растение.

Собрание микростробиллов сережковидное, со сближенными междуузлиями. На оси сережки мутовками расположены микростробиллы (по 2–3 ряда в мутовке) в пазухах кроющих чешуй. Каждый микростробил состоит из одного микроспорофилла, окружен покровом из двух сросшихся листочков, имеющим вид усеченной пирамиды. Снаружи, у основания покрова, имеются волоски.

Микроспорофилл состоит из уплощенной оси, заканчивающейся наверху двумя одногнездными микроспорангиями. Иногда имеются два микроспорофилла, каждый с одним верхушечным микроспорангием, при этом их нити срастаются. В микроспорангии созревают многочисленные микроспоры. В верхней части микростробила, над микроспорофиллами, иногда развивается мутовка недоразвитых мегаспорангиев.

Микроспора начинает прорастать внутри микроспорангия. Первое деление ядра микроспоры дает маленькую проталлиальную и большую антеридиальную клетки. Затем ядро антеридиальной клетки делится, и формируются два ядра: одно – трубки, другое – генеративной клетки. Поскольку вокруг ядра генеративной клетки имеется слой цитоплазмы, можно говорить о генеративной клетке. В таком состоянии пылинки – мужские гаметофиты – переносятся ветром или насекомыми на вершину микропилярной трубки.

Собрание мегастробилов имеет вид удлиненной сережки. На ее оси мутовками в один ряд в пазухах чешуй расположены мегастробилы (по 3–8 в мутовке). Каждый мегастробил состоит из одного семязачатка. Семязачаток снаружи окружен двумя покровами, внутренний из которых считается внешним интегументом. Интегумент наверху вытянут в микропилярную трубку. Далее расположен нуцеллус. Интегумент и обрастающий его покров срастаются с нуцеллусом у его основания. В нуцеллусе из материнской клетки мегаспор формируются четыре мегаспоры, из них три верхние отмирают, а нижняя, прорастая, развивается в женский гаметофит, который состоит из верхней вздутой и нижней узкой части. В начале развития разросшаяся мегаспора содержит свободно лежащие в постенном слое цитоплазмы многочисленные ядра. Затем нижняя часть заростка получает клеточное строение. В верхней части заростка клеток не образуется,

а несколько верхних свободных ядер становятся способными к оплодотворению. Гаметофит лишен архегониев.

Попав на вершину микропилярной трубки, пылинка втягивается внутрь трубки при усыхании жидкости, выступавшей на ее верхушке, и прорастает, формируя пыльцевую трубку. В нее опускаются ядро клетки трубки и генеративная клетка, которая при этом делится на два неравных спермия. Пыльцевая трубка к этому времени вырастает в верхнюю часть женского заростка, 1 (2–3) ядра обособляются от остальных ядер, вокруг них формируется цитоплазма, и они становятся яйцеклетками. Оболочка пыльцевой трубки на нижнем конце растворяется, и освобожденные спермии сливаются с ближайшими к ним ядрами женского заростка (яйцеклетками), давая начало двум зародышам, однако полного развития достигает только один. После оплодотворения верхняя часть женского гаметофита также приобретает клеточное строение.

Зрелое семя окружено оболочкой, состоящей из трех слоев: внешний – сочный (внешний покров), средний – каменистый (внутренний покров), внутренний – тонкая пленка (интегумент). Далее расположены перисперм и зародыш, окруженный клетками заростка. Зародыш к этому времени состоит из двух семядолей, подсемядольного колена, первичного корня и ножки. При прорастании ножка остается в семени и всасывает питательные вещества из эндосперма и перисперма.

# СЛОВАРЬ

## ВВЕДЕНИЕ

**АНТЕРИДИЙ** (греч. *anthēros* цветущий) – мужской орган полового размножения: 1) у низших растений – одноклеточный, одно- или многокамерный (многоклеточный – *Charophyta*), формирует антерозоиды или сперматозоиды (*Chlorophyta* – *Oedogonium*, *Xanthophyta* – *Vaucheria*); 2) у высших растений – многоклеточный, формирует сперматозоиды (*Bryophyta*, *Lycopodiophyta*, *Equisetophyta*, *Polypodiophyta*).

**ГАМЕТА** (греч. *gametēs* супруг, *gametē* супруга) – половая клетка, имеет гаплоидный набор хромосом.

**ГАМЕТАНГИЙ** (греч. *gametēs* супруг, *gametē* супруга + *angeion* сосуд, вместилище) – орган полового размножения, формирует гаметы: 1) у низших растений – одноклеточный, одно- или многокамерный (многоклеточный – *Charophyta*): антеридий, сперматангий, оогоний, карпогон; 2) у высших растений – многоклеточный: антеридий, архегоний.

**ГАМЕТИЧЕСКАЯ редукция** (греч. *gametēs* супруг, *gametē* супруга) – мейоз при образовании гамет (*Bacillariophyta*, *Phaeophyta* – *Cyclosporophyceae*).

**ГАМЕТОГЕНЕЗ** (греч. *gametēs* супруг, *gametē* супруга + *genesis* происхождение, возникновение) – процесс образования половых клеток (гамет).

**ГАМЕТОСПОРОФИТ** (греч. *gametēs* супруг, *gametē* супруга + *spora* семя, семя + *phyton* растение) – поколение жизненного цикла водорослей, формирует гаметы и споры, имеет гаплоидный (*Chlorophyta* – *Ulothrix*) или диплоидный (*Chlorophyta* – *Cladophora*) набор хромосом.

**ГАМЕТОФИТ** (греч. *gametēs* супруг, *gametē* супруга + *phyton* растение) – половое поколение жизненного цикла, формирует гаметы: 1) у низших растений начинается развитие с прорастания гаплоидной или диплоидной споры или зиготы, имеет гаплоидный (*Chlorophyta – Ulva*) или диплоидный (*Chlorophyta – Caulerpa*) набор хромосом; 2) у высших растений начинается развитие с прорастания гаплоидной споры, имеет гаплоидный набор хромосом.

**ГАПЛОБИОНТ** (греч. *haploos* одиночный, простой + *biōn* живущий) – организм, в жизненном цикле которого имеется только один цитологический тип – гаплоидный (*Chlorophyta – Ulothrix*).

**ГАПЛОИТ** (греч. *haploos* одиночный, простой + *on* существо) – организм, клетки которого имеют гаплоидный набор хромосом (гаметофит *Chlorophyta – Ulva*).

**ГЕНЕРАЦИЯ**, поколение (лат. *generation* рождение) – 1) совокупность особей (особь), рассматриваемых по отношению к предкам и потомкам, живущим в близкое время и генетически с ними связанным; 2) рождение, воспроизведение.

**ГЕТЕРОМОРФНАЯ смена поколений** (греч. *heteros* иной, другой + *morphē* форма) – смена поколений, при которой гаметофит и спорофит морфологически различимы (*Phaeophyta – Laminaria, Rhodophyta – Porphyra*).

**ДИПЛОБИОНТ** (греч. *diploos* двойной + *biōn* живущий) – организм, в жизненном цикле которого имеется только один цитологический тип – диплоидный (*Chlorophyta – Caulerpa*).

**ДИПЛОИТ** (греч. *diploos* двойной + *on* существо) – организм, клетки которого имеют диплоидный набор хромосом (спорофит *Chlorophyta – Ulva*).

**ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ** (греч. *kyklos* круг) – совокупность всех этапов (фаз, стадий) развития индивида, в результате прохождения которых из определенных особей или их зачатков возникают новые, сходные с ними особи и зачатки, то есть совокупность всех этапов развития индивида между одноименными фазами развития.

**ЗИГОТА** (греч. *zygōtē* соединенный вместе) – клетка, формируется в результате слияния половых клеток – гамет, имеет диплоидный набор хромосом.

**ЗИГОТИЧЕСКАЯ редукция** (греч. *zygōtos* соединенный вместе) – мейоз в зиготе (*Charophyta, Chlorophyta*).

**МЕЙОЗ** (греч. *meiōsis* уменьшение) – способ деления клетки, в результате которого происходит уменьшение числа хромосом, формируются клетки с гаплоидным набором хромосом.

**МЕЙОСПОРА** (греч. *meiōsis* уменьшение + *spora* сев, семя) – спора, образовавшаяся в результате мейоза.

**МИТОЗ, непрямое деление** (греч. *mitos* нить) – способ деления клетки, в результате которого происходит одинаковое распределение хромосом между дочерними клетками, формируются клетки с диплоидным или гаплоидным набором хромосом.

**МИТОСПОРА** (греч. *mitos* нить + *spora* сев, семя) – спора, образовавшаяся в результате митоза.

**ООГАМИЯ** (греч. *ōon* яйцо + *gamos* брак) – тип полового процесса, при котором происходит слияние различающихся по размеру и подвижности гамет: мелкой подвижной мужской и крупной неподвижной женской (*Bacillariophyta, Charophyta, Rhodophyta, Xanthophyta – Vaucheria*).

**ПАРТЕНОГЕНЕЗ** (греч. *parthénos* девственница + *genesis* происхождение, возникновение) – одна из форм апомиксиса, при которой яйцеклетка развивается без оплодотворения (*Bacillariophyta, Charophyta, Chlorophyta – Charophorales, Phaeophyta – Laminariales*).

**РАЗМНОЖЕНИЕ** – процесс, при котором происходит увеличение численности особей данного вида.

**РАЗМНОЖЕНИЕ БЕСПОЛОЕ** – размножение при помощи специализированных клеток – митоспор, в формировании которых принимает участие протопласт клетки.

**РАЗМНОЖЕНИЕ ВЕГЕТАТИВНОЕ** – размножение посредством соматических клеток, при котором не проис-

ходит каких-либо изменений в их протопласте, или жизнеспособными частями вегетативного тела растения.

**РАЗМНОЖЕНИЕ ПОЛОВОЕ** – размножение, при котором происходит половой процесс, в результате чего образуется зигота, вырастающая в новую особь или дающая споры.

**РЕПРОДУКЦИЯ** (лат. *re* приставка, обозначающая возобновление или повторность действия, + *productio* производство, произведение) – воспроизведение, размножение, возобновление.

**СИНГАМИЯ** (греч. *syn* вместе + *gamos* брак) – половой процесс, при котором происходит слияние гамет и образование зиготы.

**СМЕНА ПОКОЛЕНИЙ** – последовательная смена спорофита гаметофитом или гаметофита спорофитом.

**СМЕНА ФОРМ РАЗВИТИЯ** – смена спорофита гаметофитом или гаметофита спорофитом, при которой и тот и другой могут воспроизводить себя в течение нескольких поколений.

**СМЕНА ЯДЕРНЫХ ФАЗ** – смена гаплоидной фазы на диплоидную (в результате оплодотворения) и диплоидной на гаплоидную (в результате мейоза).

**СОМАТИЧЕСКАЯ редукция** (греч. *sōma* тело) – мейоз в вегетативных клетках диплоидного гаметофита (*Chlorophyta* – *Prasiola*) или спорофита (*Rhodophyta* – *Lemanea*).

**СПЕРМАТОЗОИД** (греч. *sperma* семя + *zōon* животное + *eidos* вид) – подвижная мужская гамета с 2–многими жгутиками.

**СПОРА** (греч. *spora* сев, семя) – специализированная клетка, служит для бесполого размножения и расселения организмов, формирует гаметофит, гаметоспорофит, спорофит.

**СПОРАНГИЙ** (греч. *spora* сев, семя + *angeion* сосуд, вместилище) – орган бесполого размножения, в котором формируются споры: 1) у низших растений – одноклеточный, одно- или многокамерный; 2) у высших растений – многоклеточный.



**СПОРИЧЕСКАЯ редукция** (греч. *spora* сев, семя) – мейоз при образовании спор (*Phaeophyta* – *Laminaria*, *Chlorophyta* – *Ulva*).

**СПОРОГЕНЕЗ** (греч. *spora* сев, семя + *genesis* происхождение, возникновение) – процесс образования спор.

**СПОРОНОШЕНИЕ** (греч. *spora* сев, семя) – формирование спор на растении.

**СПОРОФИТ** (греч. *spora* семя + *phyton* растение) – бесполое поколение жизненного цикла, формирует споры: 1) у низших растений начинается развитие от споры или зиготы, имеет гаплоидный или диплоидный набор хромосом; 2) у высших растений начинается развитие с зиготы, имеет диплоидный набор хромосом.

**ЦИКЛ ВОСПРОИЗВЕДЕНИЯ** – см. ЦИКЛ ЖИЗНЕННЫЙ.

**ЦИКЛ ЖИЗНЕННЫЙ** – см. ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ.

**ЦИКЛ РАЗВИТИЯ** – см. ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ.

**ЯЙЦЕКЛЕТКА** – неподвижная женская гамета, в результате оплодотворения которой или при апомиксисе развивается новый организм.

## Модуль 1. НИЗШИЕ СПОРОВЫЕ РАСТЕНИЯ

**АВТОГАМИЯ** (греч. *autos* сам + *gamos* брак) – тип полового процесса, при котором происходит слияние сестринских ядер – самооплодотворение (*Bacillariophyta*, *Chrysophyta*).

**АВТОСПОРА** (греч. *automatos* самодействующий, самопроизвольный + *spora* сев, семя) – неподвижная спора, имеет характерные для материнской клетки очертания и особенности оболочки, служит для перенесения неблагоприятных условий и бесполого размножения (*Chlorophyta* – *Chlorococcales*, *Xanthophyta* – *Tribonematales*).

**АЗИГОТА** (греч. *a* отрицательная частица + *zygōtos* соединенный вместе) – женская гамета, развившаяся без оплодотворения (*Chlorophyta* – *Conjugatophyceae*, *Bacillariophyta*).

**АКИНЕТА** (греч. *akinētos* неподвижный, малоподвижный) – толстостенная, заполненная запасными веществами и пигментами клетка нитчатых водорослей, служит для перенесения неблагоприятных условий и вегетативного размножения; оболочка материнской клетки участвует в образовании ее оболочки (*Chlorophyta – Ulotrichales, Xanthophyta – Vaucheria*).

**АКРОНЕМА** (греч. *akron* вершина, конец + *nēma* нить) – терминальный, часто спирально закрученный придаток жгутиков мужской гаметы; с помощью акронема переднего жгутика осуществляется начальный контакт с женской гаметой (*Chlorophyta, Phaeophyta*).

**АМЕБОИД** (греч. *amoibē* изменение + *eidos* вид) – специализированная одноклеточная структура, не имеет твердой клеточной оболочки и постоянной формы тела, передвигается с помощью псевдоподий, служит для бесполого размножения (*Chrysophyta, Xanthophyta*).

**АМЕБОИДНЫЙ (ризоподиальный) тип структуры** (греч. *amoibē* изменение + *eidos* вид) – характеризуется одноклеточным талломом, лишенным твердой клеточной оболочки и постоянной формы тела, передвигающимся с помощью псевдоподий – одиночные организмы (*Chrysophyta, Xanthophyta*).

**АНИЗОГАМИЯ** (греч. *anisos* неравный + *gamos* брак) – тип полового процесса, при котором происходит слияние подвижных мужской и женской гамет, различающихся по размеру (*Bacillariophyta, Chlorophyta – Chlorococcales, Siphonales, Tetrasporales, Volvocales, Ulothrichales*).

**АНТЕРОЗОИД** (греч. *anthēros* цветущий + *eidos* вид) – подвижная мужская гамета с 2-многими жгутиками (*Charophyta – Chara, Chlorophyta – Oedogonium, Xanthophyta – Vaucheria*).

**АПЛАНОГАМЕТА** (греч. *aplanēs* неподвижный + *gametēs* супруг, *gametē* супруга) – протопласт клетки, выполняющий функцию гаметы (*Chlorophyta – Conjugatorphyceae*).

**АПЛАНОСПОРА** (греч. *aplanēs* неподвижный + *spora* сев, семя) – неподвижная спора с тонкой оболочкой, служит для бесполого размножения (*Chlorophyta* – *Trentepohlia*, *Xanthophyta* – *Vaucheria*).

**АУКСИЛЯРНАЯ КЛЕТКА** (лат. *auxiliaries* вспомогательный) – клетка, от которой начинается развитие гонимобласт (*Rhodophyta* – *Florideophyceae*).

**АУКСОСПОРА** (греч. *auxō* выращиваю, увеличиваю + *spora* сев, семя) – клетка с тонкой оболочкой, формируется из зиготы, без периода покоя увеличивается в размерах и превращается в вегетативную клетку (*Bacillariophyta*).

**АЭРОФИТОН** (греч. *aēr* воздух + *phyton* растение) – составляют водоросли, обитающие на поверхности различных предметов вне водоемов (*Chlorophyta* – *Chlorella*, *Rhodophyta* – *Porphyridium*).

**БЕНТОС** (греч. *benthos* глубина) – составляют водоросли, обитающие на дне водоемов на предметах, живых и мертвых организмах в прикрепленном и некрепленном состоянии (*Bacillariophyta* – *Navicula*, *Charophyta* – *Chara*, *Chlorophyta* – *Caulerpa*, *Phaeophyta* – *Fucus*, *Rhodophyta* – *Porphyra*).

**БИСПОРА** (лат. *bi* двойной + греч. *spora* сев, семя) – неподвижная или способная к амебоидному движению спора без оболочки, образуется по две в тетраспорангии, формирует гаметофит или гаметоспорофит (*Rhodophyta* – *Florideophyceae*).

**ВОДОРΟΣЛИ** – талломные споровые растения.

**ГЕМИЗООСПОРА** (греч. *hēmi* половина + *zōon* животное + *spora* сев, семя) – зооспора, утратившая жгутики, но сохранившая сократительные вакуоли и стигму, способна к амебоидному движению, служит для бесполого размножения (*Chlorophyta* – *Protococcophyceae*).

**ГЕТЕРОГАМИЯ** (греч. *heteros* иной, другой + *gamos* брак) – см. АНИЗОГАМИЯ.

**ГЕТЕРОТАЛЛИЗМ** (греч. *heteros* иной, другой + *thallos* молодая ветвь, росток) – раздельнополовость у водорос-

лей с изогамным половым процессом, выражается в физиологическом и генетическом разделении полов без морфологических различий мужских и женских особей и гамет; зигота образуется при слиянии гамет, происходящих от разных особей (*Chlorophyta* – *Chlamydomonas*).

**ГЕТЕРОТРИХАЛЬНЫЙ (разнонитчатый) тип структуры** (греч. *heteros* иной, другой + *trichos* волос) – характеризуется нитчатым талломом: горизонтальные, стелющиеся по субстрату нити выполняют функцию прикрепления; вертикальные, поднимающиеся над субстратом – ассимиляционную и репродуктивную функции (*Chlorophyta* – *Stigeoclonium*, *Phaeophyta* – *Sphacelaria*, *Rhodophyta* – *Lemanea*, некоторые *Chrysophyta*, *Xanthophyta*).

**ГИПНОЗИГОТА** (греч. *hypnos* сон + *zygōtos* соединенный вместе) – зигота с многослойной оболочкой, находится в состоянии покоя (до нескольких месяцев), служит для переживания неблагоприятных условий (*Chlorophyta* – *Volvocales*).

**ГИПНОСПОРА** (греч. *hypnos* сон + *spora* сев, семя) – неподвижная спора с особо утолщенной оболочкой и богатым запасом питательных веществ, служит для перенесения неблагоприятных условий; оболочка материнской клетки не участвует в образовании ее оболочки (*Chlorophyta*, *Xanthophyta*).

**ГИПОТЕКА** (греч. *hupo* под, внизу + *thēkē* вместилище, сумка) – внутренняя, меньшая часть панциря (*Bacillariophyta*).

**ГОЛОГАМИЯ** (греч. *holos* полный + *gamos* брак) – тип полового процесса, при котором сливаются две одноклеточные особи (*Chlorophyta* – *Volvocales*, *Chrysophyta*).

**ГОМОТАЛЛИЗМ** (греч. *homos* равный, одинаковый + *thallos* молодая ветвь, росток) – обоуполовость у водорослей с изогамным половым процессом, выражается в неразделении полов; зигота образуется при слиянии гамет, происходящих от одной особи (*Chlorophyta* – *Chlamydomonas*).

**ГОНИДИЯ** (греч. *gonē* рождение) – клетка, в которой образуется дочерняя колония (*Chlorophyta – Volvox*).

**ГОНИМОБЛАСТ** (греч. *gonē* рождение + *blastos* росток) – разветвленная нить, образуется из оплодотворенного карпогона или из ауксиллярной клетки, формирует карпоспорангии (*Rhodophyta – Florideophyceae*).

**ЗИГОСПОРА** (греч. *zygōtos* соединенный вместе + *spora* сев, семя) – клетка с плотной оболочкой, формируется из зиготы в результате полового процесса конъюгации (*Chlorophyta – Conjugatophyceae*).

**ЗООИД** (греч. *zōon* животное + *eidōs* вид) – подвижная, со жгутиками клетка, функционирует двояко: как гамета – сливаясь попарно, формирует спорофит, и как зооспора – прорастает в гаметофит (*Phaeophyta – Ectocarpus*).

**ЗООСПОРА** (греч. *zōon* животное + *spora* сев, семя) – подвижная спора с 1, 2, 4 или многими жгутиками, с оболочкой или без нее, иногда с хроматофорами и стигмой, служит для бесполого размножения (*Chlorophyta, Chrysophyta, Phaeophyta Xanthophyta*).

**ЗООСПОРАНГИЙ** (греч. *zōon* животное + *angeion* сосуд, вместилище) – одноклеточный орган бесполого размножения, формирует зооспоры (1, 2, 4–8, 16–32) (*Chlorophyta, Chrysophyta, Phaeophyta Xanthophyta*).

**ИЗОГАМЕТА** (греч. *isos* равный, одинаковый + *gametēs* супруг, *gametē* супруга) – одна из гамет, одинаковых по размеру, форме и подвижности.

**ИЗОГАМИЯ** (греч. *isos* равный, одинаковый + *gamos* брак) – тип полового процесса, при котором происходит слияние подвижных мужской и женской гамет, одинаковых по размеру (*Bacillariophyta, Chlorophyta – Tetrasporales, Volvocales, Chrysophyta*).

**ИЗОМОРФНАЯ смена поколений** (греч. *isos* равный, одинаковый + *morphē* форма) – смена поколений, при которой гаметофит и спорофит морфологически не различимы (*Phaeophyta – Ectocarpus, Chlorophyta – Ulva*).

**КАРПОГОН** (греч. *karpos* плод + *gonē* рождение) – одноклеточный женский орган полового размножения, состоит из брюшка и трихогины, формирует яйцеклетку (*Rhodophyta*).

**КАРПОГОННАЯ ветвь** (греч. *karpos* плод + *gonē* рождение) – короткая нить, из базальной клетки которой образуется карпогон (*Rhodophyta*).

**КАРПОСПОРА** (греч. *karpos* плод + *spora* семя, семя) – неподвижная или иногда способная к амебоидному движению диплоидная спора без оболочки, образуется после оплодотворения в карпогоне или в нитях гонимобласта, формирует спорофит (*Rhodophyta*).

**КАРПОСПОРАНГИЙ** (греч. *karpos* плод + *spora* семя, семя + *angeion* сосуд, вместилище) – одноклеточный орган бесполого размножения, развивается из брюшка карпогона или из конечной клетки гонимобласта, формирует одну карпоспору (*Rhodophyta*).

**КАРПОСПОРОФИТ** (греч. *karpos* плод + *spora* семя, семя + *phyton* растение) – поколение жизненного цикла водорослей, представленное нитями гонимобласта, формирует карпоспоры, имеет диплоидный набор хромосом (*Rhodophyta* – *Florideophyceae*).

**КОККОИДНЫЙ тип структуры** (греч. *kokkos* зерно + *eidos* вид) – характеризуется одноклеточным талломом с плотной клеточной оболочкой и постоянной формой тела, неподвижным в вегетативном состоянии – одиночные и колониальные организмы (все отделы за исключением *Euglenophyta*).

**КОЛОНИЯ** (лат. *colonia* поселение) – объединение организмов одного вида, формируется вследствие нерасхождения дочерних особей, образующихся при вегетативном размножении (*Bacillariophyta* – *Diatoma*) или при соединении зооспор (*Chlorophyta* – *Hydrodictyon*), автоспор (*Chlorophyta* – *Scenedesmus*).

**КОММЕНСАЛИЗМ** (лат. *com* с, вместе + *mensa* стол, трапеза) – форма симбиоза, при которой один из партне-

ров системы (комменсал) возлагает на другого (хозяина) регуляцию своих отношений с внешней средой, но не вступает с ним в тесные отношения (*Bacillariophyta* – *Nitzschia* в слизи *Cymbella*).

**КОНЦЕПТАКУЛ** (лат. *conceptaculum* вместилище) – углубление на талломе, в котором развиваются гаметангии (*Phaeophyta*) или тетраспорангии (*Rhodophyta*).

**КОНЪЮГАЦИЯ** (лат. *conjugation* соединение) – тип полового процесса, при котором происходит слияние содержимого протопластов вегетативных клеток через конъюгационный канал: боковая – слияние содержимого соседних клеток одной и той же особи (*Chlorophyta* – *Zygnematales*); лестничная – слияние содержимого клеток разных особей (*Chlorophyta* – *Zygnematales*, *Desmidiaceae*).

**КОПУЛЯЦИЯ** (лат. *copulation* соединение) – слияние почти или совсем не различающихся гамет (особей).

**МИНУС-ГАМЕТА** (лат. *minus* менее + *gameta* гамета) – гамета одного пола при изогамном половом процессе, не отличается морфологически от гаметы другого пола (*Chlorophyta* – *Volvocophyceae*).

**МАСТИГОНЕМЫ** (?) – нитевидные отростки, прикреплены по длине жгутика, способствуют передвижению зооспоры (*Xanthophyta* – *Botrydium*).

**МОНАДНЫЙ тип структуры** (греч. *monas* (*monados*) единица, неделимое) – характеризуется одноклеточным талломом с твердой клеточной оболочкой и постоянной формой тела, передвигающимся с помощью жгутиков – одиночные и колониальные организмы (*Chlorophyta*, *Chrysochlorophyta*, *Xanthophyta*).

**МОНОСПОРА** (греч. *monos* один, единый + *spora* сев, семя) – неподвижная или способная к амебоидному движению спора без оболочки, образуется одна в моноспорангии, формирует гаметофит или гаметоспорофит (*Phaeophyta*, *Rhodophyta* – *Bangiophyceae*, некоторые *Florideophyceae*).

**МОНОСПОРАНГИЙ** (греч. *monos* один, единый + *spora* сев, семя + *angeion* сосуд, вместилище) – одноклеточный

орган бесполого размножения, формирует моноспору (*Rhodophyta* – *Bangiophyceae*, некоторые *Florideophyceae*).

**НЕЙСТОН** (греч. *neuston* способный плавать) – составляют водоросли, обитающие в поверхностной пленке водоемов (*Chlorophyta* – *Chlamydomonas*, *Chrysophyta* – *Chromulina*).

**НЕМАТЕЦИЙ** (греч. *nēma* нить + *thēkē* вместилище, сумка) – подушечка на поверхности таллома, состоит из вертикальных нитей, из которых или среди которых развиваются тетраспорангии (*Rhodophyta* – *Phyllophora*).

**ООБЛАСТЕННАЯ НИТЬ** (греч. *ōon* яйцо + *blastos* росток) – нить, образуется из брюшка карпогона после оплодотворения, соединяет его с ауксиллярной клеткой (*Rhodophyta* – *Florideophyceae*).

**ООГОНИЙ** (греч. *ōon* яйцо + *gonē* рождение) – одноклеточный женский орган полового размножения, формирует яйцеклетку (*Charophyta* – *Chara*, *Chlorophyta* – *Oedogonium*, *Xanthophyta* – *Vaucheria*).

**ООСПОРА** (греч. *ōon* яйцо + *spora* сев, семя) – клетка с плотной оболочкой, формируется из зиготы в результате оогамного полового процесса (*Charophyta* – *Chara*, *Chlorophyta* – *Oedogonium*, *Xanthophyta* – *Vaucheria*).

**ПАЛЬМЕЛЛОИДНЫЙ тип структуры** (лат. *palmes* пальмовая ветвь + греч. *eidōs* вид) – характеризуется макроскопическими, преимущественно прикрепленными к субстрату слизистыми телами определенной формы, содержащими клетки коккоидной структуры (*Xanthophyta*).

**ПАНЦИРЬ** (нем. *panzer* живот) – прочная клеточная оболочка из кремнезема (*Bacillariophyta*, *Chrysophyta* – *Chrysomonadales*).

**ПАНЦИРНЫЙ тип структуры** (нем. *panzer* живот) – характеризуется одноклеточным талломом с прочной клеточной оболочкой из кремнезема и постоянной формой тела, неподвижным в вегетативном состоянии – одиночные и колониальные организмы (*Bacillariophyta*).



**ПАРАФИЗЫ** (греч. *para* возле, мимо, вне + *physis* возникновение, вырастание) – бесплодные нити из одной или нескольких клеток, располагаются между тетраспорангиями или гаметангиями в концептакулах (*Phaeophyta*).

**ПАРЕНХИМАТОЗНЫЙ (тканевой) тип структуры** (греч. *para* возле, при + *enchyma* влитое, разлитое) – характеризуется многоклеточным макроскопическим пластинчатым талломом с клетками, дифференцированными на ткани (*Phaeophyta* – *Laminaria*).

**ПЕРИФИТОН** (греч. *peri* вокруг, около, возле + *phyton* растение) – составляют водоросли, обитающие на поверхности организмов, а также движущихся или обтекаемых водой предметов, не связанных с дном водоема (*Bacillariophyta* – *Symbella*, *Chlorophyta* – *Coleochaete*, *Xanthophyta* – *Characiopsis*).

**ПИРЕНОИД** (греч. *pyren* косточка + *eidos* вид) – образование белковой природы, ферментативный центр, продуцирующий энзимы, полимеризующие молекулы глюкозы в крахмал, и рибулезодифосфаткарбоксилазу, участвующую в начальных стадиях темновой фазы фотосинтеза.

**ПЛАЗМОДИЙ** (*plasma* вылепленное, оформленное) – вегетативное одноклеточное многоядерное тело, не имеет плотной клеточной оболочки и постоянной формы тела, передвигается с помощью псевдоподий (*Xanthophyta* – *Myxochloris*).

**ПЛАНКТОН** (греч. *plankton* блуждающий) – составляют водоросли, обитающие в толще воды (*Bacillariophyta*, *Chlorophyta* – *Volvocophyceae*, *Chlorococcales*).

**ПЛАНОЗИГОТА** (греч. *plankton* блуждающий + *zygōtos* соединенный вместе) – зигота с тонкой оболочкой, передвигается с помощью жгутиков (*Chlorophyta* – *Ulothrichales*, *Volvocophyceae*).

**ПЛАСТИНЧАТЫЙ тип структуры** – характеризуется многоклеточным макроскопическим пластинчатым талломом, состоящим из 1–2 или нескольких слоев клеток, не дифференцированных на ткани (*Chlorophyta* – *Ulva*, *Rhodophyta* – *Porphyra*).

**ПЛЮС-ГАМЕТА** (лат. *plus* более + *gameta* гамета) – гамета одного пола при изогамном половом процессе, не отличается морфологически от гаметы другого пола (*Chlorophyta* – *Volvocophyceae*).

**ПОЛИСПОРА** (греч. *poly* много + *spora* сев, семя) – неподвижная или способная к амебоидному движению спора без оболочки, образуется в большом количестве в тетраспорангии, формирует гаметофит или гаметоспорофит (*Rhodophyta* – *Bangiophyceae*).

**ПОЛИЭДР** (греч. *poly* много + *hedra* поверхность, сторона) – многогранник, покоящаяся стадия в жизненном цикле, служит для распространения водоросли (*Chlorophyta* – *Hydrodictyon*).

**ПРОКАРПИЙ** (греч. *pro* перед, раньше + *karpos* плод) – совокупность карпогона и ауксилярной клетки (клеток) (*Rhodophyta* – *Florideophyceae*).

**ПРОЛИФЕРАЦИЯ** (лат. *proles* потомство + *ferre* нести) – разрастание ткани путем новообразования клеток (*Rhodophyta* – *Florideophyceae*).

**ПРОСПОРА** (греч. *pro* перед, раньше + *spora* сев, семя) – неподвижная спора с тонкой оболочкой, образуется в концептакуле, формирует гаметофит, живущий на спорофите (*Phaeophyta* – *Fucus*).

**ПРОТОНЕМА** (греч. *prōtos* первый + *nēma* (*nēmatos*) нить) – ювенильная стадия развития гаметофита или спорофита, имеет вид нити (*Charophyta*) или диска (*Phaeophyta*), предшествует развитию макроскопических талломов.

**ПСЕВДОПАРЕНХИМАТОЗНЫЙ (ложнотканевой) тип структуры** (греч. *pseudos* ложь + *para* возле, при + *enchyma* влитое, разлитое) – характеризуется многоклеточным макроскопическим пластинчатым талломом с клетками, не дифференцированными или дифференцированными на «ткани», отличающиеся от настоящих тканей способом образования – срастанием нитей разветвленно-

го нитчатого слоевища (*Chlorophyta – Protoderma, Rhodophyta – Lemanea*).

**ПСЕВДОПОДИИ** (греч. *pseudos* ложь + *podos* нога) – временные широкие, закругленные цитоплазматические выпячивания клетки, служат для передвижения и захвата пищи (*Chrysophyta – Chrysopodophyceae, Xanthophyta – Muxochloris*).

**РЕЦЕПТАКУЛ** (лат. *receptaculum* ложе) – расширенная верхняя часть таллома, на которой развиваются гаметофиты (*Phaeophyta – Fucales*).

**РИЗОИДЫ** (греч. *rhiza* корень + *eidos* вид) – выросты клетки с утолщенной оболочкой, служат для прикрепления организма к субстрату (*Chlorophyta – Cladophora, Phaeophyta – Laminaria*).

**РИЗОПОДИИ** (греч. *rhiza* корень + *podos* нога) – временные тонкие, длинные, разветвленные, иногда анастомозирующие цитоплазматические выпячивания, служат для передвижения, захвата пищи, иногда для прикрепления организма к субстрату (*Chrysophyta – Chrysopodophyceae*).

**СИНЗООСПОРА** (греч. *syn* вместе + *zōon* животное + *spora* сев, семя) – многоядерная, снабженная хроматофорами, подвижная благодаря многочисленным жгутикам зооспора (*Chlorophyta – Vaucheria*).

**СИФОНАЛЬНЫЙ (неклеточный) тип структуры** (греч. *siphōn* трубка) – характеризуется талломом сравнительно крупных размеров и определенной дифференциации, лишенным внутриклеточных оболочек (*Chlorophyta – Siphonophyceae*).

**СИФОНОКЛАДАЛЬНЫЙ тип структуры** (греч. *siphōn* трубка + *klados* ветвь) – характеризуется талломом разной величины и степени дифференциации, состоит из многоядерных сегментов, образующихся в результате сегрегативного деления, при котором формирование оболочки происходит независимо от деления ядра (*Chlorophyta – Siphonocladales*).

**СКАФИДИЙ** (лат. *scaphidium* несущий) – см. КОНЦЕПТАКУЛ.

**СОРУС** (греч. *sōros* куча) – группа спорангиев или гаметангиев (*Rhodophyta*).

**СПЕРМАТАНГИЙ** (греч. *sperma* семя + *angeion* сосуд) – одноклеточный мужской орган полового размножения, формирует один спермаций (*Rhodophyta*).

**СПЕРМАЦИЙ** (греч. *sperma* семя) – неподвижная, иногда способная к амебоидному движению мужская гамета (*Rhodophyta*).

**СПОРОГЕННАЯ НИТЬ** (греч. *spora* семя, семя + *genesis* происхождение, возникновение) – см. ОБЛАСТЕМНАЯ НИТЬ.

**СТИГМА** (греч. *stigma* клеймо, пятно) – светочувствительный глазок, служит для регуляции направленного движения клеток путем улавливания световых импульсов, их трансформации и передачи жгутиковому аппарату (*Chlorophyta* – *Volvocophyceae*).

**ТАЛЛОМ** (греч. *thallos* молодая ветвь, росток) – вегетативное тело растения, не расчлененное на органы.

**ТЕТРАСПОРА** (греч. *tetra* четыре + *spora* семя, семя) – неподвижная или способная к амебоидному движению спора без оболочки, образуется по четыре в тетраспорангии, формирует гаметофит или гаметоспорофит (*Phaeophyta* – *Dictyotales*, *Rhodophyta* – *Florideophyceae*).

**ТЕТРАСПОРАНГИЙ** (греч. *tetra* четыре + *spora* семя, семя + *angeion* сосуд, вместилище) – одноклеточный орган бесполого размножения, формирует тетраспоры (*Phaeophyta* – *Dictyotales*); биспоры, полиспоры, тетраспоры (*Rhodophyta* – *Florideophyceae*).

**ТЕТРАСПОРОФИТ** (греч. *tetra* четыре + *spora* семя, семя + *phyton* растение) – бесполое поколение жизненного цикла водорослей, формирует тетраспоры, имеет диплоидный набор хромосом (*Rhodophyta*).

**ТРИХАЛЬНЫЙ (нитчатый) тип структуры** (*trichos* волос) – характеризуется нитчатым талломом, не диффе-

ренцированным по функциям (*Chlorophyta*, *Chrysophyta*, *Rhodophyta*, *Xanthophyta*).

**ТРИХОГИНА** (греч. *trichos* волос + *gynē* женщина) – верхняя суженная часть женского органа полового размножения – карпогона, служит для улавливания сперматозоидов (*Rhodophyta*).

**ХАРОФИТНЫЙ тип структуры** – характеризуется многоклеточным макроскопическим талломом членистого строения, состоящим из главного «побега» с мутовками боковых «побегов» и отходящими книзу ризоидами (*Charophyta*).

**ХЛАМИДОСПОРА** (греч. *chlamys* плащ + *spora* семя, семя) – неподвижная спора с толстостенной оболочкой, служит для перенесения неблагоприятных условий (*Chlorophyta* – *Desmidiaceae*).

**ХОЛОГАМИЯ** – см. ГОЛОГАМИЯ.

**ХРОМАТОФОР** (греч. *chrōma* (*chrōmatos*) цвет + *phoros* несущий) – пластида, содержит пигменты, обеспечивающие фотосинтез, имеет разную форму, субмикроскопическую структуру и набор пигментов.

**ЦЕНОБИЙ** (греч. *koinobios* совместная жизнь) – колония, в которой число клеток определяется на ранних стадиях развития и не меняется до следующей репродуктивной фазы (*Chlorophyta* – *Protococccophyceae*, *Volvocophyceae*).

**ЦИКЛОМОРФОЗ** (греч. *kyklos* круг + *morphē* форма) – сезонная смена морфологических форм развития; этот термин применяется вместо термина «цикл жизненный» по отношению к водорослям, характеризующимся отсутствием полового процесса (*Chlorophyta* – агамные и апогамные виды).

**ЦИСТА** (*kystis* пузырь) – временная форма существования одноклеточных водорослей в неблагоприятных условиях, характеризуется наличием защитной оболочки (*Chlorophyta*, *Chrysophyta*, *Xanthophyta*).

**ЦИСТОКАРПИЙ** (греч. *kystis* пузырь + *karpos* плод) – зрелый гонимобласт, заключенный в оболочку из окружа-

ющих его вегетативных клеток и клеток, расположенных рядом с карпогонными ветвями (*Rhodophyta*).

**ЭДАФОН** (греч. *edaphos* почва) – составляют водоросли, обитающие на поверхности почвы и в почве (*Chlorophyta* – *Prasiola*, *Xanthophyta* – *Vaucheria*).

**ЭМБРИОСПОРА** (греч. *embryon* зародыш + *spora* семя) – неподвижная спора с тонкой оболочкой, образуется из зооспоры, прорастает в гаметофит без периода покоя (*Phaeophyta* – *Laminaria*).

**ЭНДОБИОНТ** (греч. *endon* внутри + *biōn* живущий) – организм, обитающий внутри других организмов (некоторые *Chlorophyta*).

**ЭНДОСИМБИОНТ** (греч. *endon* внутри + *symbiōsis* совместная жизнь) – организм, обитающий внутри других организмов во взаимовыгодном сожительстве (*Chlorophyta* – *Chlorella*, *Chlorococcum*).

**ЭНДОЗОИД** (греч. *endon* внутри + *zōon* животное + *eidōs* вид) – организм, обитающий внутри тела животных.

**ЭНДОФИТ** (греч. *endon* внутри + *phyton* растение) – организм, обитающий в тканях или клетках растительных организмов, но не использующий их как пищевой ресурс (*Chlorophyta* – *Chlorochytrium*, *Chrysophyta* – *Chromulina*, *Rhodophyta*, *Xanthophyta* – *Myxochloris*).

**ЭПИБИОНТ** (греч. *epi* на, над, сверх + *biōn* живущий) – организм, обитающий на других организмах (некоторые *Chlorophyta*).

**ЭПИЗОИД** (греч. *epi* на, над, сверх + *zōon* животное + *eidōs* вид) – организм, обитающий на поверхности тела животных, но не использующий их как пищевой ресурс (*Bacillariophyta* – *Sinedra* на циклопах, *Chlorophyta* – *Chlorococcales*, *Tetrasporales*, *Xanthophyta* – *Characiopsis* на ракообразных, коловратках).

**ЭПИТЕКА** (греч. *epi* на, над, сверх + *thēkē* вместилище, сумка) – внешняя, большая часть панциря (*Bacillariophyta*).

**ЭПИФИТ** (греч. *epi* на, над, сверх + *phyton* растение) – организм, обитающий на поверхности других растений,

но не использующий их как пищевой ресурс (*Bacillariophyta*, *Chlorophyta* – *Oedogoniales*, *Rhodophyta* – *Floridophyceae*, *Xanthophyta* – *Peroniella*).

## Модуль 2. ВЫСШИЕ СПОРОВЫЕ И ГОЛОСЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ

**АМФИГАСТРИИ** (греч. *amphi* вокруг, около, двоякий + *gastēr* желудок) – однослойные многоклеточные выросты на брюшной стороне таллома, прижимают к таллому язычковые ризоиды (*Bryophyta* – *Hepaticopsida*).

**АКТИНОСТЕЛА** (греч. *aktis* (*aktinos*) луч + *stēlē* столб, колонна) – тип стелы, в которой тяж ксилемы (древесины), окруженный флоэмой (лубом), имеет радиальные выступы в виде звезды (*Lycopodiophyta*, *Polypodiophyta*).

**АНТЕРИДИАЛЬНАЯ клетка** (греч. *anthēros* цветущий) – одна из клеток мужского гаметофита, образуется при делении ядра микроспоры, формирует генеративную клетку и клетку-гаусторию (*Pinophyta* – *Cycadopsida*) трубки или ядро трубки (*Pinophyta*, кроме *Gnetopsida*).

**АНТЕРИДИАЛЬНАЯ подставка** (греч. *anthēros* цветущий) – вырост на мужском талломе, заканчивается многолопастным диском, в верхней части которого расположены антеридии (*Bryophyta* – *Marchantiales*).

**АНТЕРИДИОФОР** (греч. *anthēros* цветущий + *phoros* несущий) – см. АНТЕРИДИАЛЬНАЯ ПОДСТАВКА.

**АНТЕРОФОР** (греч. *anthēros* цветущий + *phoros* несущий) – видоизмененные сросшиеся микроспорофиллы, на вершине которых располагаются синангии (*Pinophyta* – *Ephedrales*).

**АПОГАМИЯ** (греч. *apo* без + *gamos* брак) – одна из форм апомиксиса, при которой спорофит образуется из вегетативных клеток гаметофита (*Lycopodiophyta* – *Selaginellales*, *Polypodiophyta*).

**АПОСПОРИЯ** (греч. *apo* без + *spora* сев, семя) – одна из форм апомиксиса, при которой гаметофит образуется из

вегетативных клеток спорофита (*Lycopodiophyta* – *Isoëtales*, *Polypodiophyta*).

**АПОФИЗА** (греч. *apophysis* отросток) – нижняя часть коробочки (*Bryophyta* – *Bryales*).

**АРТРОСТЕЛА** (греч. *arthron* сустав + *stēlē* столб, колонна) – тип стелы, в которой закрытые коллатеральные проводящие пучки расположены концентрически, характеризуется членистым строением, наличием центральной, пучковых (каринальных) и ложбиночных (валекулярных) полостей (*Equisetophyta*).

**АРХЕГОНИАЛЬНАЯ камера** (греч. *archē* начало + *gonē* рождение) – небольшая полость в семязачатке, которая образуется в результате отслаивания женского гаметофита от нуцеллуса (*Pinophyta* – *Cycadopsida*, *Ginkgoopsida*).

**АРХЕГОНИАЛЬНАЯ подставка** (греч. *archē* начало + *gonē* рождение) – вырост на женском таллومه, заканчивается многолучевой звездой, под лучами которой расположены архегонии (*Bryophyta* – *Marchantiales*).

**АРХЕГОНИАЛЬНЫЕ растения** (греч. *archē* начало + *gonē* рождение) – растения, имеющие женский орган полового размножения – архегоний (*Bryophyta*, *Lycopodiophyta*, *Equisetophyta*, *Polypodiophyta*, *Pinophyta*).

**АРХЕГОНИАТЫ** – см. АРХЕГОНИАЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ.

**АРХЕГОНИЙ** (греч. *archē* начало + *gonē* рождение) – многоклеточный женский орган полового размножения (*Bryophyta*, *Lycopodiophyta*, *Equisetophyta*, *Polypodiophyta*, *Pinophyta*).

**АРХЕГОНИОФОР** (греч. *archē* начало + *gonē* рождение + *phoros* несущий) – см. АРХЕГОНИАЛЬНАЯ ПОДСТАВКА.

**АРХЕСПОРИЙ** (греч. *archē* начало + *spora* сев, семя) – ткань внутри спорангия, из которой образуются материнские клетки спор (*Bryophyta*, *Lycopodiophyta*, *Equisetophyta*, *Polypodiophyta*, *Pinophyta*).



**АУКСИБЛАСТ** (греч. *auxanō* увеличиваю, расту + *blastos* росток) – удлинненный побег с неограниченным ростом, несет листья (зеленые и чешуевидные) и укороченные побеги (*Pinophyta* – *Pinopsida*).

**БРАХИБЛАСТ** (греч. *brachys* короткий + *blastos* росток) – укороченный побег с ограниченным ростом, несет несколько (от 2 до 40) игловидных листьев – хвою (*Pinophyta* – *Pinopsida*).

**БРЮШКО АРХЕГОНИЯ** – нижняя расширенная часть архегония, в которой находится яйцеклетка (*Bryophyta*, *Lycopodiophyta*, *Equisetophyta*, *Polypodiophyta*, *Pinophyta*).

**БРЮШНАЯ КАНАЛЬЦЕВАЯ** клетка – клетка, расположенная в брюшке архегония над яйцеклеткой (*Bryophyta*, *Lycopodiophyta*, *Equisetophyta*, *Polypodiophyta*, большинство *Pinophyta*).

**ВАЙЯ** (греч. *baïon* пальмовая ветвь) – лист, образовавшийся в филогенезе путем срастания и уплощения теломов, нарастает верхушкой (*Polypodiophyta*).

**ВЕГЕТАТИВНАЯ** клетка – см. КЛЕТКА ТРУБКИ.

**ВОЗДУШНЫЕ МЕШКИ** – полости (полость), образующиеся при расхождении интины и экзины у пыльцевого зерна, служат для распространения его по воздуху (часть *Pinophyta*).

**ВЫВОДКОВАЯ КОРЗИНОЧКА** – формируется на талломе, содержит выводковые почки (*Bryophyta* – *Marchantiopsida*).

**ВЫВОДКОВАЯ ПОЧКА** – формируется в выводковой корзиночке или колбочке, служит для вегетативного размножения (*Bryophyta* – *Marchantiopsida*).

**ГАМЕТОФИТНАЯ ЛИНИЯ ЭВОЛЮЦИИ** (греч. *gametēs* супруг, *gametē* супруга + *phyton* растение) – включает высшие растения, развивающиеся с преобладанием гаметофита в жизненном цикле (*Bryophyta*).

**ГАПЛОСТЕЛА** (греч. *haploos* одиночный, простой + *stēlē* столб, колонна) – тип стелы, в которой тяж ксилемы

(древесины), окруженный флоэмой (лубом), имеет вид окружности (*Bryophyta*, *Lycopodiophyta*).

**ГАУСТОРИЯ** (лат. *haustor* черпающий, пьющий, глотающий) – 1) основание, которым спорофит (спорогон) прикрепляется к гаметофиту и воспринимает из его клеток питательные вещества (*Bryophyta*); 2) одна из клеток мужского гаметофита, формируется при делении ядра антеридиальной клетки, служит для всасывания питательных веществ из нуцеллуса (*Pinophyta* – *Cycadopsida*, *Ginkgoopsida*).

**ГЕНЕРАТИВНАЯ клетка** (лат. *generare* порождать, производить) – одна из двух клеток, образуется из антеридиальной клетки мужского гаметофита, формирует сперматогенную клетку (*Pinophyta*, кроме *Gnetopsida*).

**ГЕТЕРОСПОРА** (греч. *heteros* другой + *spora* сев, семя) – спора разноспоровых высших растений (*Lycopodiophyta* – *Isoëtopsida*, *Polypodiophyta* – *Salviniidae*, *Pinophyta*)

**ГИАЛИНОВАЯ клетка** (греч. *hyalos* стекло) – крупная мертвая клетка с утолщенной вторичной оболочкой, состоящей из гиалина, выполняет водозапасающую функцию (*Bryophyta* – *Sphagnum*).

**ГИАЛОДЕРМА** (греч. *hyalos* стекло + *derma* кожа) – эпидермис и наружный слой коры каулидия, состоящие из гиалиновых клеток (*Bryophyta* – *Sphagnum*).

**ГОЛОСЕМЕННЫЕ растения** – растения, у которых семязачатки располагаются открыто на поверхности мегаспорофиллов или семенных чешуй (*Pinophyta*).

**ДИКТИОСТЕЛА** (греч. *diktyon* сеть + *stēlē* столб, колонна) – тип стелы, в которой концентрические проводящие пучки расположены в виде трехмерной сетки (*Polypodiophyta*).

**ЗАРОСТОК** – половое поколение жизненного цикла высших растений, формирует гаметы, начинает своё развитие с прорастания споры, имеет гаплоидный набор хромосом, характерен для представителей спорофитной ли-

нии эволюции (*Lycopodiophyta*, *Equisetophyta*, *Polypodiophyta*, *Pinophyta*).

**ИНДУЗИЙ** (лат. *indusium* верхняя туника) – вырост листа, покрывает спорангий или сорус (*Polypodiophyta*).

**ИНТЕГУМЕНТ** (лат. *integumentum* покрывало, покров) – наружная часть семязачатка, окружает его центральную часть (нуцеллус), формирует после оплодотворения семенную кожуру (*Pinophyta*).

**ИНТИНА** (лат. *intus* внутри) – 1) внутренняя оболочка споры (*Bryophyta*, *Lycopodiophyta*, *Equisetophyta*, *Polypodiophyta*); 2) внутренняя оболочка пыльцевого зерна (*Pinophyta*).

**КАЛИПТРА** (лат. *calyptra* колпачок) – колпачок, покрывает коробочку, служит для предохранения ее от высыхания, образуется из архегония (*Bryophyta*).

**КАУЛИДИЙ** (греч. *kaulos* стебель) – стеблеподобный орган гаплоидной природы (*Bryophyta*).

**КАУЛОИД** (греч. *kaulos* стебель + *eidos* вид) – стеблеподобный орган диплоидной природы (*Rhyniophyta*, *Lycopodiophyta*).

**КЛЕТКА-ГАУСТОРИЯ**, см. ГАУСТОРИЯ.

**КЛЕТКА-НОЖКА** – одна из двух клеток, образуется из генеративной клетки мужского гаметофита, способствует высвобождению мужских гамет из сперматогенной клетки (*Pinophyta* – *Pinopsida*).

**КЛЕТКА ТРУБКИ** – одна из двух клеток, образуется из антеридиальной клетки мужского гаметофита, формирует гаусторию (*Pinophyta* – *Cycadopsida*, *Ginkgoopsida*) или пыльцевую трубку (*Pinophyta* – *Pinopsida*, *Gnetopsida*).

**КЛИВАЖ** (англ. *cleavage* расщепление) – расщепление основного зародыша с образованием нескольких дополнительных зародышей (*Pinophyta* – *Pinopsida*).

**КОЛОНКА** – тяж бесплодных клеток внутри коробочки (*Bryophyta* – *Bryopsida*).

**КОЛЬЦО** – 1) несколько рядов мелких клеток, расположены на границе урочки с крышечкой, служат для

отделения крышечки (*Bryophyta*); 2) один ряд клеток, расположен по гребню спорангия, служит аппаратом для его вскрывания и рассеивания спор (*Polypodiophyta*).

**КОРОБОЧКА** – часть спорогона, содержит спорангий (*Bryophyta*).

**КРЫШЕЧКА** – верхняя часть коробочки, сбрасывается ко времени созревания спор (*Bryophyta*).

**ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫЙ ГАПЛОБИОНТНЫЙ уровень организации** – уровень организации, где основной метамер – неветвистый участок каулидия с филлидиями (*Bryophyta* – *Bryopsida*).

**ЛОЖНАЯ НОЖКА** – удлиненная часть каулидия, на которой располагается ножка коробочки (*Bryophyta* – *Sphagnales*).

**МАКРОСПОРА** (греч. *macros* длинный, большой + *spora* сев, семя) – спора, формирует женский гаметофит (*Lycopodiophyta* – *Isoëtopsida*, *Polypodiophyta* – *Salviniidae*, *Pinophyta*).

**МАССУЛА** (лат. *massula* комочек) – легкая твердая пенная масса, в которую погружены микроспоры, образуется из протопласта тапетума (*Polypodiophyta* – *Salviniidae*).

**МАКРОФИЛЛ** (греч. *macros* большой + *phyllon* лист) – лист, возникший в филогенезе в результате срастания и уплощения теломов (*Equisetophyta*, *Polypodiophyta*, *Pinophyta*).

**МАКРОФИЛЬНАЯ линия эволюции** – включает высшие растения, листья которых имеют теломное происхождение (*Equisetophyta*, *Polypodiophyta*, *Pinophyta*).

**МЕГАСОРУС** (греч. *megas* большой + *sōros* куча) – шарообразный сорус, наружная (защитная) оболочка которого имеет листовое происхождение (*Polypodiophyta* – *Salviniidae*).

**МЕГАСПОРА** (греч. *megas* большой + *spora* сев, семя) – см. МАКРОСПОРА.

**МЕГАСПОРАНГИЙ** (греч. *megas* большой + *spora* сев, семя + *angeion* сосуд, вместилище) – многоклеточный ор-

ган бесполого размножения, в котором формируются мегаспоры (*Lycopodiophyta* – *Selaginellales*, *Polypodiophyta* – *Salviniidae*, *Pinophyta*).

**МЕГАСПОРОКАРПИЙ** (греч. *megas* большой + *karpos* плод) – см. МЕГАСОРУС.

**МЕГАСПОРОФИЛЛ** (греч. *megas* большой + *spora* семя, *phyllon* лист) – видоизмененный лист, на котором формируются мегаспорангии (*Lycopodiophyta* – *Selaginellales*, часть *Pinophyta*).

**МЕГАСПОРОФИЛЛОИД** (греч. *megas* большой + *spora* семя, *phyllon* лист + *eidos* вид) – видоизмененный филлоид, на котором формируются мегаспорангии (*Lycopodiophyta* – *Isoëtopsida*).

**МЕГАСТРОБИЛ** (греч. *megas* большой + *stróbilos* шишка) – укороченный побег с видоизмененными листьями (кроющими чешуями) и побегами (семенными чешуями), несущими семязачатки (*Pinophyta*).

**МИКРОПИЛЕ** (греч. *micros* малый + *pylē* вход, отверстие) – узкий канал в покровах семязачатка на его вершине, через который проникают пылинки (*Pinophyta*).

**МИКРОПИЛЯРНАЯ трубка** (греч. *micros* малый + *pylē* вход, отверстие) – интегумент, вытянувшийся в виде трубки (*Pinophyta* – *Gnetopsida*).

**МИКРОСОРУС** (греч. *micros* малый + *sōros* куча) – шарообразный сорус, наружная (защитная) оболочка которого имеет листовое происхождение (*Polypodiophyta* – *Salviniidae*).

**МИКРОСПОРА** (греч. *micros* малый + *spora* семя) – спора, формирует мужской гаметофит (*Lycopodiophyta* – *Selaginellales*, *Polypodiophyta* – *Salviniidae*, *Pinophyta*).

**МИКРОСПОРАНГИЙ** (греч. *micros* малый + *angeion* сосуд,местилище) – многоклеточный орган бесполого размножения, в котором формируются микроспоры (*Lycopodiophyta* – *Selaginellales*, *Polypodiophyta* – *Salviniidae*, *Pinophyta*).

**МИКРОСПОРОКАРПИЙ** (греч. *micros* малый + *karpos* плод) – см. МИКРОСОРУС.

**МИКРОСПОРОФИЛЛ** (греч. *micros* малый + *spora* семя, семя + *phyllon* лист) – видоизмененный лист, на котором формируются микроспорангии (*Lycopodiophyta* – *Selaginellales*, *Pinophyta*).

**МИКРОСПОРОФИЛЛОИД** (греч. *micros* малый + *spora* семя, семя + *phyllon* лист + *eidos* вид) – видоизмененный филлоид, на котором развиваются микроспорангии (*Lycopodiophyta* – *Isoëtopsida*).

**МИКРОСТРОБИЛ** (греч. *micros* малый + *stróbilos* шишка) – укороченный побег с видоизмененными листьями (микроспорофиллами), несущими микроспорангии (*Pinophyta*).

**МИКРОФИЛЛ** (греч. *micros* малый + *phyllon* лист) – лист, возникший в филогенезе как вырост на теломе (*Lycopodiophyta*).

**МИКРОФИЛЬНАЯ линия эволюции** – включает высшие растения, листья которых имеют энационное происхождение (*Lycopodiophyta*).

**НУЦЕЛЛУС** (лат. *nucella* орешек) – центральная часть семязачатка, соответствует мегаспорангии (*Pinophyta*).

**ПАРАФИЗЫ** (греч. *para* возле, при + *physis* вздутие) – одно- или многоклеточные бесплодные выросты, расположены среди половых органов, служат для предохранения их от высыхания и повреждений (*Bryophyta* – *Polytrichum*).

**ПЕРИАНТИЙ, перианций** (греч. *peri* вокруг, около, возле + *anthos* цветок) – частное покрывало, вырост архегонияльной подставки, окружает архегоний, а затем спорогон (*Bryophyta* – *Marchantiopsida*).

**ПЕРИПЛАЗМОДИЙ** (греч. *peri* вокруг, около, возле + *plasma* вылепленное, оформленное + *eidos* вид) – расплывшиеся клетки тапетума, содержимое которых формирует эписпорий (*Equisetophyta*) или периспорий (некоторые *Polypodiophyta*).

**ПЕРИСПОРИЙ, перина** (греч. *peri* вокруг, около, возле + *spora* семя) – внешняя (третья) оболочка споры, обра-

зуется из протопласта тапетума, иногда она расщепляется на лентовидные элатеры (*Polypodiophyta*, *Equisetophyta*).

**ПЕРИСТОМ** (греч. *peri* вокруг, около, возле + *stoma* рот) – ряд зубцов, расположенных по краю урночки, которые, совершая гигроскопические движения, регулируют высеивание спор из коробочки (*Bryophyta* – *Polytrichales*).

**ПЕРИХЕЦИЙ** (греч. *peri* вокруг, около, возле +?) – общее покрывало, вырост антеридиальной подставки, окружает группу архегониев (*Bryophyta* – *Marchantiopsida*).

**ПЛАЦЕНТА** (лат. *placenta* лепешка) – вырост на нижней стороне листа, к которому прикрепляются спорангии (*Polypodiophyta*).

**ПЛЕКТОСТЕЛА** (греч. *plektos* сплетенный + *stēlē* столб, колонна) – тип стелы, в которой ксилема (древесина) расчленена на систему изгибающихся и периодически соединяющихся друг с другом тяжей, окруженных флоэмой (лубом) (*Lycopodiophyta*, *Polypodiophyta*).

**ПОБЕГОВЫЙ уровень организации** – уровень организации, где основной метamer – побег (*Pinophyta*).

**ПОДВЕСОК** – 1) формируется из верхней клетки, возникшей от первого деления зиготы (*Lycopodiophyta*); 2) формируется из клеток второго этажа предзародыша, продвигает зародыш в эндосперм, выделяет энзимы (*Pinophyta*).

**ПОЛИЭМБРИОНИЯ** (греч. *poly* много + *embryon* зародыш) – наличие нескольких зародышей в одном семени (*Pinophyta* – *Pinopsida*).

**ПРЕДПОБЕГОВЫЙ уровень организации** – уровень организации, где основной метamer – вайя (*Polypodiophyta*).

**ПРЕДРОСТОК** – см. ПРОТОНЕМА.

**ПРОТАЛЛИАЛЬНАЯ клетка** (греч. *prōtos* перед, раньше + *thallos* ветвь) – вегетативная клетка мужского гаметофита разноспоровых архегонияльных растений, образуется при делении ядра микроспоры (*Lycopodiophyta* – *Isoëtopsida*, *Polypodiophyta* – *Salviniidae*, большинство *Pinophyta*).

**ПРОТОНЕМА** (греч. *prōtos* первый + *nēma* (*nēmatos*) нить) – ювенильная стадия развития гаметофита, имеет вид нити или пластинки (*Bryophyta*).

**ПРОТОСТЕЛА** (греч. *prōtos* первый + *stēlē* столб, колонна) – 1) см. ГАПЛОСТЕЛА; 2) все типы стелы, лишённые сердцевины – протостела, актиностела, плектостела (*Bryophyta*, *Lycopodiophyta*, некоторые *Polypodiophyta*).

**ПРОЭМБРИО** (лат. *pro* перед + *embryon* зародыш) – стадия развития зиготы до образования зародыша, представлена четырьмя этажами клеток по четыре клетки в каждом (*Pinophyta*).

**ПЫЛИНКА** – мужской заросток, гаметофит (*Pinophyta*).

**ПЫЛЬЦЕВАЯ камера** – небольшая полость в верхней части семязачатка между нуцеллусом и интегументом, в которую ведёт микропиле (*Pinophyta*).

**ПЫЛЬЦЕВАЯ трубка** – образуется из клетки трубки (вегетативной клетки) мужского гаметофита, доставляет мужские гаметы (спермии) к яйцеклетке (*Pinophyta*).

**ПЫЛЬЦЕВОЕ ЗЕРНО** – см. ПЫЛИНКА.

**ПЫЛЬЦЕВХОД** – см. МИКРОПИЛЕ.

**РАВНОСПОРОВОСТЬ** – наличие у одного вида одинаковых по размеру спор: морфологическая – все споры формируют одинаковые обоеполые заростки (*Lycopodiophyta* – *Lycopodiales*, *Equisetophyta*, *Polypodiophyta* – *Polypodiales*, *Pinophyta*); физиологическая – одни споры формируют мужские, другие – женские заростки (*Equisetophyta*).

**РАЗНОСПОРОВОСТЬ** – наличие у одного вида спор двух типов – микро- и мегаспор (*Lycopodiophyta* – *Isoëtrosida*, *Polypodiophyta* – *Salviniidae*, *Pinophyta*).

**РИЗОИДЫ** (греч. *rhiza* корень + *eidos* вид) – выросты в виде волоска или нити из одной или нескольких клеток, расположенных в один ряд: 1) простые способствуют прикреплению организма к субстрату и всасыванию воды; 2) язычковые способствуют передвижению воды вдоль таллома (*Bryophyta*).



**РИЗОИДАЛЬНАЯ** клетка (греч. *rhiza* корень + *eidos* вид) – см. ПРОТАЛЛИАЛЬНАЯ КЛЕТКА.

**СЕМЕННАЯ чешуя** – чешуя женской шишки (видоизмененный побег или система побегов), на которой формируются семязачатки (*Pinophyta*).

**СЕМЕННЫЕ растения** – растения, размножающиеся и расселяющиеся семенами (*Pinophyta*).

**СЕМЯ** – зачаток будущего растения, снабженный покровами и запасными веществами, служит для расселения, переживания неблагоприятных условий (*Pinophyta*).

**СЕМЯЗАЧАТОК** – нуцеллус с окружающим его интегументом (*Pinophyta*).

**СЕМЯПОЧКА** – см. СЕМЯЗАЧАТОК.

**СИНАНГИЙ** (греч. *syn* вместе + *angeion* сосуд, вместилище) – сросшиеся спорангии (*Rhyniophyta* – *Rhyniales*, *Polypodiophyta* – *Marattiales*, *Pinophyta* – *Caytoniales*, *Ephedrales*, *Bennettitales*).

**СИНТЕЛОМ** (греч. *syn* вместе + *telos* конец) – орган фотосинтеза, возникший в филогенезе в результате срастания оснований очередного расположенных теломов (*Lycopodiophyta*).

**СИНТЕЛОМНЫЙ уровень организации** (греч. *syn* вместе + *telos* конец) – уровень организации, где основной метамер – неветвистый участок синтелома (*Lycopodiophyta*, *Equisetophyta*).

**СИФНОСТЕЛА** (греч. *siphōn* трубка + *stēlē* столб, колонна) – тип стелы, в которой древесина (ксилема) и луб (флоэма) представляют собой вложенные друг в друга тяжи, образующие цилиндр, центр которого занимает паренхима (сердцевина): амфифлойная – флоэма располагается снаружи и внутри от ксилемы; эктофлойная – флоэма располагается снаружи от ксилемы; полициклическая – состоит из двух-трех цилиндров (*Polypodiophyta*).

**СОРУС** (греч. *sōros* куча) – группа спорангиев (*Polypodiophyta*).

**СПЕРМАТИДИЙ** (греч. *sperma* семя) – одна из внутренних клеток антеридия, формирует сперматозоид (*Lycopodiophyta* – *Isoëtopsida*).

**СПЕРМАТОГЕННАЯ, спермагенная клетка** (греч. *sperma* семя + *genesis* происхождение, возникновение) – 1) одна из внутренних клеток антеридия, формирует сперматозоид (*Bryophyta*, *Lycopodiophyta*, *Equisetophyta*, *Polypodiophyta*); 2) одна из двух клеток, которая образуется из генеративной клетки мужского гаметофита, формирует сперматоцит, дающий сперматозоид (*Pinophyta* – *Cycadopsida*, *Ginkgoopsida*) или спермий (*Pinophyta* – *Pinopsida*).

**СПЕРМАТОЦИТ** (греч. *sperma* семя + *kytos* сосуд, клетка) – одна из двух клеток, образуется из сперматогенной клетки, формирует сперматозоид (*Pinophyta* – *Cycadopsida*, *Ginkgoopsida*).

**СПЕРМИЙ** (греч. *sperma* семя) – неподвижная мужская гамета (*Pinophyta* – *Gnetopsida*, *Pinopsida*).

**СПОРАНГИОФОР** (греч. *spora* сев, семя + *angeion* сосуд, вместилище + *phoros* несущий) – видоизмененный лист, на котором формируются спорангии (*Equisetophyta*).

**СПОРОВЫЕ растения** – растения, размножающиеся и расселяющиеся спорами (*Bryophyta*, *Lycopodiophyta*, *Equisetophyta*, *Polypodiophyta*).

**СПОРОГОН** (греч. *spora* сев, семя + *gonē* рождение) – бесполое поколение, коробочка на ножке, развивается из зиготы, служит для формирования спор (*Bryophyta*).

**СПОРОКАРПИЙ** (греч. *spora* сев, семя + *karpos* плод) – шарообразный сорус, наружная (защитная) оболочка которого имеет листовое происхождение (*Polypodiophyta* – *Salviniidae*).

**СПОРОНОСНЫЙ колосок** (греч. *spora* семя) – укороченный побег с видоизмененными листьями (спорофиллами), формирующими спорангии (*Lycopodiophyta*, *Equisetophyta*).

**СПОРОФИЛЛ** (греч. *spora* семя, *phyllon* лист) – видоизмененный лист, на котором формируются спорангии (*Lycopodiophyta*, *Equisetophyta*, *Polypodiophyta*).

**СПОРОФИЛЛОИД** (греч. *spora* семя, *phyllon* лист + *eidos* вид) – видоизмененный филлоид, на котором формируются спорангии (*Lycopodiophyta*).

**СПОРОФИТНАЯ линия эволюции** (греч. *spora* семя, *phyton* растение) – включает высшие растения, развивающиеся с преобладанием спорофита в жизненном цикле (*Lycopodiophyta*, *Equisetophyta*, *Polypodiophyta*, *Pinophyta*).

**СПОРОЦИТ** (греч. *spora* семя, *kytos* сосуд, клетка) – материнская клетка спор, образуется из археспория, в результате мейоза формирует споры (*Lycopodiophyta*, *Equisetophyta*, *Polypodiophyta*, *Pinophyta*).

**СТОМИЙ** (греч. *stoma* рот) – часть стенки спорангия с неутолщенными оболочками (часть *Polypodiophyta*).

**СТРОБИЛ** (греч. *strobilos* шишка) – укороченный побег с видоизмененными листьями (спорофиллами, кроющими чешуями) и побегами (семенными чешуями), формирующими спорангии (*Lycopodiophyta*, *Equisetophyta*, *Pinophyta*).

**ТЕЛОМНЫЙ уровень организации** (греч. *telos* конец) – уровень организации, где основной метамер – телом (*Rhyniophyta*).

**УРНОЧКА** (греч. *urna* вместилище) – расширенная часть коробочки, в которой находится спорангий (*Bryophyta* – *Polytrichales*).

**УСТЬЕ** – см. **СТОМИЙ**.

**ФИЛЛИДИЙ** (греч. *phyllon* лист) – листоподобный орган энационного происхождения гаплоидной природы (*Bryophyta* – *Bryopsida*).

**ФИЛЛОИД** (греч. *phyllon* лист + *eidos* вид) – листоподобный орган энационного происхождения диплоидной природы (*Lycopodiophyta*).

**ШЕЙКА** – 1) верхняя суженная часть архегония, в которой помещаются шейковые канальцевые клетки

(*Bryophyta*, *Lycopodiophyta*, *Equisetophyta*, *Polypodiophyta*, большинство *Pinophyta*); 2) см. АПОФИЗА (*Bryophyta*).

**ШЕЙКОВАЯ КАНАЛЬЦЕВАЯ** клетка – одна из клеток, расположенных в шейке архегония (*Bryophyta*, *Lycopodiophyta*, *Equisetophyta*, *Polypodiophyta*, большинство *Pinophyta*).

**ШИШКА** – см. СТРОБИЛ.

**ЭВСТЕЛА**, **эустела** (греч. *eu* хорошо, полностью + *stēlē* столб, колонна) – тип стелы, в которой открытые коллатеральные проводящие пучки расположены концентрически (часть *Polypodiophyta*, *Pinophyta*).

**ЭКЗИНА** (лат. *extimus* крайний) – 1) наружная оболочка споры (*Bryophyta*, *Lycopodiophyta*, *Equisetophyta*, *Polypodiophyta*); 2) наружная оболочка пыльцевого зерна (*Pinophyta*).

**ЭКЗОСПОРИЙ** (греч. *exō* вне, снаружи + *spora* семя) – см. ЭКЗИНА.

**ЭЛАТЕРА** (греч. *élater* пружинка) – 1) нитевидная клетка со спиральным утолщением клеточных оболочек, находится в спорангии, служит для разбрасывания спор (*Bryophyta* – *Hepaticopsida*); 2) спирально закрученная лента на поверхности споры, служит для разбрасывания спор (*Equisetophyta*).

**ЭМБРИОН** (греч. *embryon* зародыш) – более или менее расчлененный зачаточный спорофит, образуется из зиготы.

**ЭНДОСПЕРМ первичный** (греч. *endon* внутри + греч. *sperma* семя) – женский гаметофит, заросток (*Pinophyta*).

**ЭНДОСПОРИЙ** (греч. *endon* внутри + *spora* семя) – см. ИНТИНА.

**ЭПИСПОРИЙ** (греч. *epi* на, над + *spora* семя) – см. ПЕРИСПОРИЙ.

**ЭПИФРАГМА** (греч. *epi* на, над + *diaphragma* перегородка) – тонкая пластинка на границе крышечки и урочки (*Bryophyta* – *Bryopsida*).

# ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ

## Модуль 1. НИЗШИЕ СПОРОВЫЕ РАСТЕНИЯ

1. Опишите гомофазный цикл воспроизведения. Приведите примеры водорослей.
2. Опишите цикл воспроизведения с изоморфной сменной поколений. Приведите примеры водорослей.
3. Опишите цикл воспроизведения с гетероморфной сменной поколений. Приведите примеры водорослей.
4. Опишите цикл воспроизведения без смены поколений. Приведите примеры водорослей.
5. Опишите цикл воспроизведения, в котором гаметофит и спорофит развиваются самостоятельно. Приведите примеры водорослей.
6. Опишите цикл воспроизведения, в котором гаметофит и спорофит развиваются сопряженно. Приведите примеры водорослей.
7. В чем состоит различие понятий «смена форм развития», «смена поколений», «цикломорфоз»?
8. Приведите примеры водорослей с разными типами редукции: соматической, зиготической, спорической, гаметической. Каково значение каждого типа редукции?
9. Приведите примеры водорослей с разными типами полового процесса.
10. Каково происхождение и значение ооспоры, ауксоспоры, карпоспоры?
11. Охарактеризуйте типы спор.
12. Приведите примеры водорослей, для которых характерны неподвижные споры. Как это связано с циклом воспроизведения?
13. Приведите примеры водорослей, для которых характерны подвижные споры. Как это связано с циклом воспроизведения?

14. Для каких водорослей характерны своеобразные органы полового размножения?
15. Каким водорослям свойственны мужские гаметы, лишённые жгутиков?
16. Какие водоросли размножаются только половым путем?
17. Какие водоросли при половом размножении не образуют гамет?
18. Укажите типы зигот. В чем состоит их отличие? Приведите примеры водорослей с разными типами зигот.
19. Проанализируйте циклы воспроизведения водорослей по плану:
  - наличие смены ядерных фаз;
  - преобладающая ядерная фаза (гаплонт, диплонт);
  - наличие смены форм развития или поколений (гетероморфная, изоморфная);
  - преобладающее поколение (гаметофит, спорофит, гаметоспорофит);
  - тип редукции (спорическая, зиготическая, гамети-ческая, соматическая).
20. Проанализируйте циклы воспроизведения водорослей и обозначьте их согласно классификации.
21. Сделайте обобщение о типах циклов воспроизведения, характерных для отделов водорослей.
22. Изучите циклы воспроизведения низших споровых растений (Приложение. Рис. 1–6), обозначьте ядерные фазы и место мейоза.
23. В какие моменты цикла воспроизведения осуществляется переход от гаплоидной фазы к диплоидной и наоборот?

## **Модуль 2. ВЫСШИЕ СПОРОВЫЕ И ГОЛОСЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ**

1. Охарактеризуйте морфологическую равноспоровость и разноспоровость. Какие растения при наличии равных по величине спор проявляют себя как разноспоровые?

2. Приведите примеры разноспоровых растений среди современных и вымерших растений.
3. В чем сущность разноспоровости и ее биологическое значение?
4. В каком направлении эволюционировали спорофит и гаметофит высших споровых растений?
5. В чем состоит отличие полового процесса низших и высших споровых растений?
6. В чем отличие циклов воспроизведения низших и высших споровых растений?
7. Приведите примеры высших споровых и голосеменных растений, у которых гаметофит и спорофит развиваются сопряженно. Как это связано с условиями обитания?
8. Обоснуйте, почему образование спор у высших споровых и голосеменных растений нельзя считать бесполом размножением.
9. Сравните циклы воспроизведения саговника и сосны, найдите сходство и отличия.
10. Сравните циклы воспроизведения вельвичии и сосны, найдите сходство и отличия.
11. Сгруппируйте классы отдела Голосеменные по сходству циклов воспроизведения.
12. Расположите роды голосеменных растений в порядке возрастания редукции гаметофитов.
13. Приведите примеры голосеменных растений, у которых мужской и женский гаметофиты достигли максимальной редукции. Охарактеризуйте их.
14. Проанализируйте циклы воспроизведения высших споровых и голосеменных растений и обозначьте их согласно Классификации.
15. Изучите циклы воспроизведения высших споровых и голосеменных растений (Приложение, рис. 7–13). Составьте схемы циклов.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В пособии отражен объем знаний по той части систематики растений, которая включает жизненные циклы споровых и голосеменных растений. Эти знания очень важны, поскольку касаются организмов, жизнедеятельность которых необходима для сохранения жизни на Земле. Как автотрофы, растения составляют звено продуцентов, за счет которого существуют все остальные бесхлорофильные нефотосинтезирующие организмы нашей планеты. Кроме того, они являются поставщиками свободно-кислорода, необходимого для дыхания.

Материал пособия имеет фундаментальное значение, он необходим для многих общетеоретических биологических исследований: теории эволюции, биогеографии, сравнительной и эволюционной биохимии, он служит основой для эволюционной морфологии, флористики, фитоценологии и др. Трудно представить серьезное исследование экосистем без солидной систематической базы. Представители молекулярной биологии все глубже проникаются идеей необходимости знания филогении организмов для понимания эволюции макромолекул. Суммируя и синтезируя результаты других биологических дисциплин, систематика объединяет огромное разнообразие знаний. Этот синтез достигается в системе организмов на всех таксономических уровнях, начиная от видового уровня и кончая уровнем царств, поэтому, по выражению академика А. Тахтаджяна, «систематика есть одновременно и фундамент и венец биологии, ее начало и конец».

Растениям отводится важная роль в решении ряда глобальных проблем, в том числе продовольственной, энергетической, освоения космического пространства, недр



Земли, богатств Мирового океана, изыскания новых источников промышленного сырья, строительных материалов, биологически активных веществ, новых объектов биотехнологии.

Велико прикладное значение знаний о жизни растений в разных отраслях хозяйственной деятельности: в лесном и сельском хозяйстве, в пищевой и текстильной промышленности, в защите растений, в ветеринарии и медицине, в разработке научных основ разумного использования природных ресурсов, в охране наиболее интересных и ценных, редких и исчезающих видов организмов и др. Изучение жизни растительных организмов вооружает человека знаниями, направленными на сохранение окружающей среды, а также эффективное и бережное использование растительных ресурсов.

## БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК\*

### Обязательная литература

1. Антипова Е.М., Тупицына Н.Н. Ботаника с основами фитоценологии. Систематика растений и грибов: учебная программа дисциплины «Ботаника» / Краснояр. гос. пед. ун-т им. В.П. Астафьева. Красноярск, 2009. 60 с. (1–2)
2. Ботаника: систематика высших, или наземных, растений / А.Г. Еленевский, М.П. Соловьева, В.Н. Тихомиров. М.: Академия, 2001. 432 с. (2)
3. Комарницкий Н.А., Кудряшов Л.В., Уранов А.А. Ботаника: систематика растений. М.: Просвещение, 1975. 607 с. (1–2)\*
4. Курс низших растений / Л.А. Великанов, Л.В. Гарибова, Н.П. Горбунова, М.В. Горленко и др.; под общ. ред. М.В. Горленко. М.: Высшая школа, 1981. 518 с. (1)\*
5. Тахтаджян А.Л. Растения в системе организмов // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1974. Т. 1. С. 49–57. (1–2)
6. Тупицына Н.Н. Практический курс ботаники. Ч. I. Водоросли. Археогониальные растения: лабораторный практикум и задания / Краснояр. гос. пед. ун-т им. В.П. Астафьева. Красноярск, 2004. 60 с. (1–2)
7. Тупицына Н.Н., Безруков А.А. Ботаника с основами фитоценологии: археогониальные растения [Электронный ресурс] М.: ВНИИЦ, 2008. 50200801784. (2)

---

\* В скобках указаны номера модулей. Звездочкой отмечены источники, из которых взяты рисунки.

### Дополнительная литература

1. Биологический энциклопедический словарь. М.: Советская энциклопедия, 1986. 831 с. (1–2)
2. Ботаника с основами фитоценологии: анатомия и морфология растений / Т.И. Серебрякова, Н.С. Воронин, А.Г. Еленевский и др. М.: ИКЦ Академкнига, 2006. 543 с.
3. Водоросли: справочник / С.П. Вассер, Н.В. Кондратьева, Н.П. Масюк и др.; под общ. ред. С.П. Вассер. Киев: Наук. думка, 1989. 604 с. (1)\*
4. Жизнь растений. М.: Просвещение, 1977. Т. 3. 487 с.; 1978. Т. 4. 447 с. (1–2)\*
5. Красная книга Красноярского края: растения и грибы. Красноярск: Поликом, 2005. 368 с. (2)
6. Левина Р.Е. Очерки по систематике растений. Ульяновск, 1971. 189 с. (1–2)
7. Пасечник В.В. Биология. Бактерии. Грибы. Растения. М.: Дрофа, 2001. 272 с. (1–2)
8. Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника. М.: Мир, 1990. Т. 1. 688 с.; Т. 2. 688 с. (1–2)\*
9. Сергиевская Е.В. Практический курс систематики высших растений. Л.: ЛГУ, 1991. 447 с. (2)
10. Степанов Н.В. Высшие споровые растения. Красноярск, 2002. 179 с. (2)
11. Третьякова И.Н. Эмбриология хвойных: физиологические аспекты. Новосибирск: Наука, 1990. 157 с. (2)
12. Тупицына Н.Н. Ботанический словарь: споровые и голосеменные растения / Краснояр. гос. пед. ун-т им. В.П. Астафьева. Красноярск, 2008. 56 с. (1–2)
13. Флора Алтая. Барнаул: Азбука, 2005. 338 с. (2)\*
14. Шмаков А.И. Систематика высших споровых растений. Ч. 1. Барнаул, 2007. 239 с. (2)

## УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ РОДОВЫХ НАЗВАНИЙ

- Ангиоптерис 95  
Вельвичия 115  
Вольвокс 32  
Вошерия 49  
Гельминтоглея 52  
Гетерохлорис 51  
Гидродикцион 36  
Гидрурус 54  
Гинкго 105  
Гнетум 118  
Гониум 33  
Динобрион 54  
Дюмонтия 68  
Дюналиелла 29  
Зигнема 44  
Каулерпа 42  
Кладофора 41  
Клостериум 45  
Космариум 46  
Кукушкин лен 83  
Ламинария 61  
Леманея 66  
Маршанция 79  
Мелозира 58  
Мишококкус 52  
Навикула 56  
Пандорина 33  
Педиаструм 35  
Плаун 86  
Плаунок 89  
Полисифония 67  
Политрихум 83  
Порфира 65  
Ризохлорис 51  
Саговник 102  
Сальвиния 99  
Селагинелла 89  
Сосна 108  
Спирогира 44  
Сценедесмус 34  
Сфагнум 81  
Трентеполия 40  
Трибонема 51  
Ужовник 94  
Улотрикс 37  
Ульва 38  
Феотамнион 55  
Фукус 63  
Хара 47  
Хвойник 113  
Хвощ 91  
Хламидомонада 30  
Хлорелла 34  
Хризамеба 54  
Хризосфера 55  
Щитовник 97  
Эктокарпус 59

## УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ РОДОВЫХ НАЗВАНИЙ

- Angiopteris* 95  
*Caulerpa* 42  
*Chara* 47  
*Chlamydomonas* 30  
*Chlorella* 34  
*Chrysamoeba* 54  
*Chryso-sphaera* 55  
*Cladophora* 41  
*Closterium* 45  
*Cosmarium* 46  
*Cycas* 102  
*Dinobryon* 54  
*Dryopteris* 97  
*Dumontia* 68  
*Dunaliella* 29  
*Ectocarpus* 59  
*Ephedra* 113  
*Equisetum* 91  
*Fucus* 63  
*Ginkgo* 105  
*Gnetum* 118  
*Gonium* 33  
*Helmintogloea* 52  
*Heterochloris* 51  
*Hydrodictyon* 36  
*Hydrurus* 54  
*Laminaria* 61  
*Lemanea* 66  
*Lycopodium* 86  
*Marchantia* 79  
*Melosira* 58  
*Mischococcus* 52  
*Navicula* 56  
*Ophioglossum* 94  
*Pandorina* 33  
*Pediastrum* 35  
*Polytrichum* 83  
*Phaeothamnion* 55  
*Pinus* 108  
*Polysiphonia* 67  
*Porphyra* 65  
*Rhizochloris* 51  
*Salvinia* 99  
*Scenedesmus* 34  
*Selaginella* 89  
*Sphagnum* 81  
*Spirogyra* 44  
*Trentepohlia* 40  
*Tribonema* 51  
*Ulothrix* 37  
*Ulva* 38  
*Vaucheria* 49  
*Volvox* 32  
*Welwitschia* 115  
*Zygnema* 44

СХЕМЫ ЦИКЛОВ ВОСПРОИЗВЕДИЯ

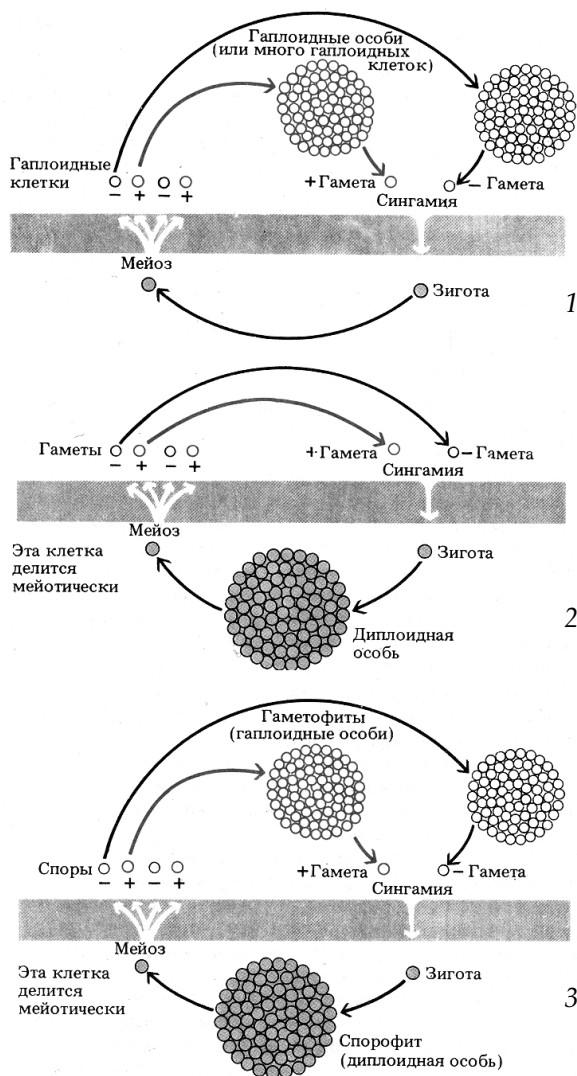


Рис. 1. Схемы основных типов циклов воспроизведения.  
 Редукция: 1 – зиготическая; 2 – гаметическая; 3 – спорическая

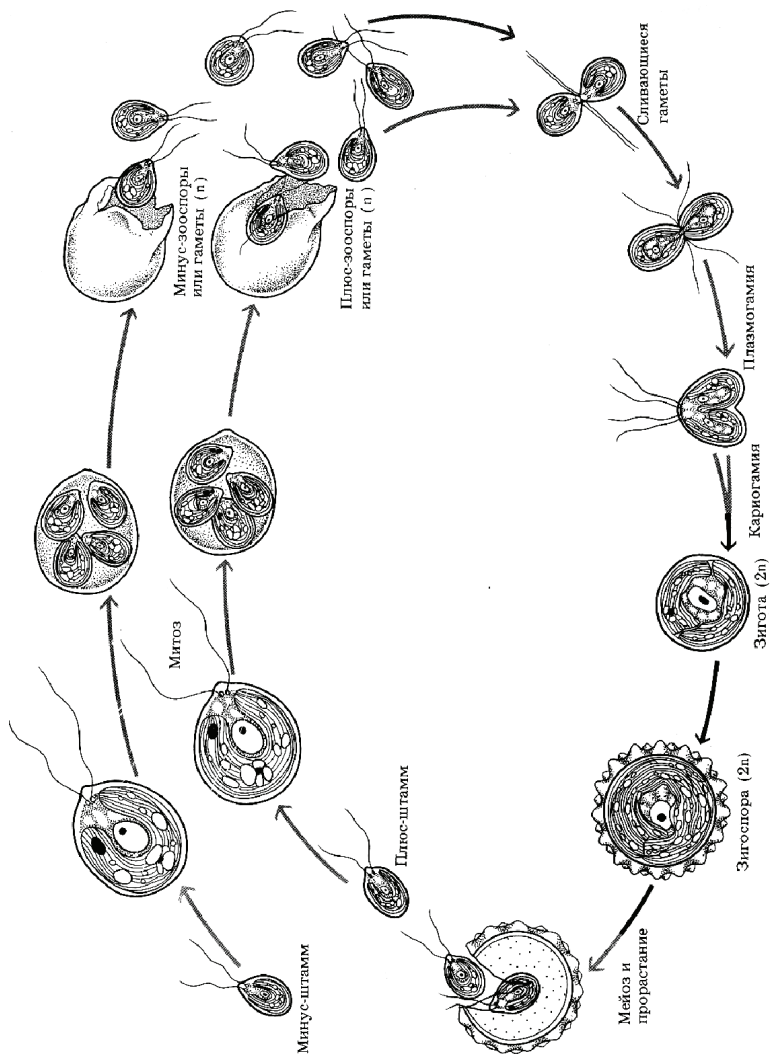


Рис. 2 Схема цикла воспроизведения хламидомонады

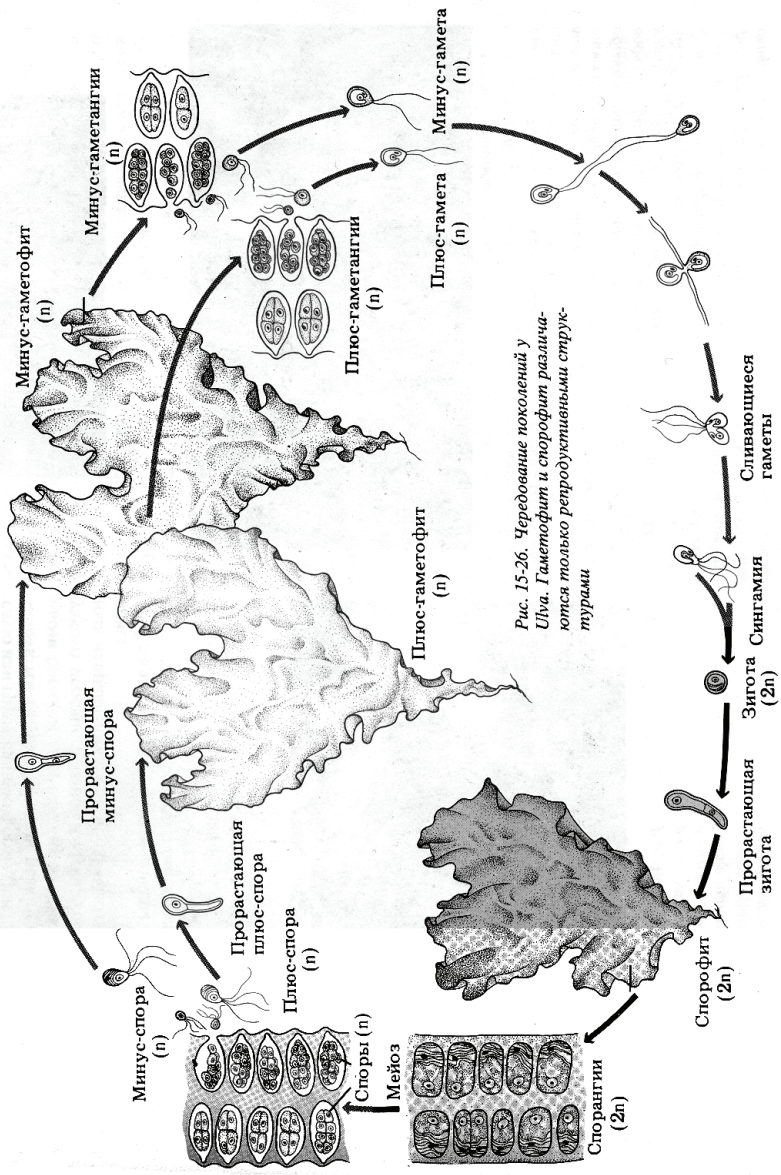


Рис. 15-26. Чередуемые поколений у *Ulva*. Гаметофит и спорофит различаются только репродуктивными структурами

Рис. 3. Схема цикла воспроизведения ульвы



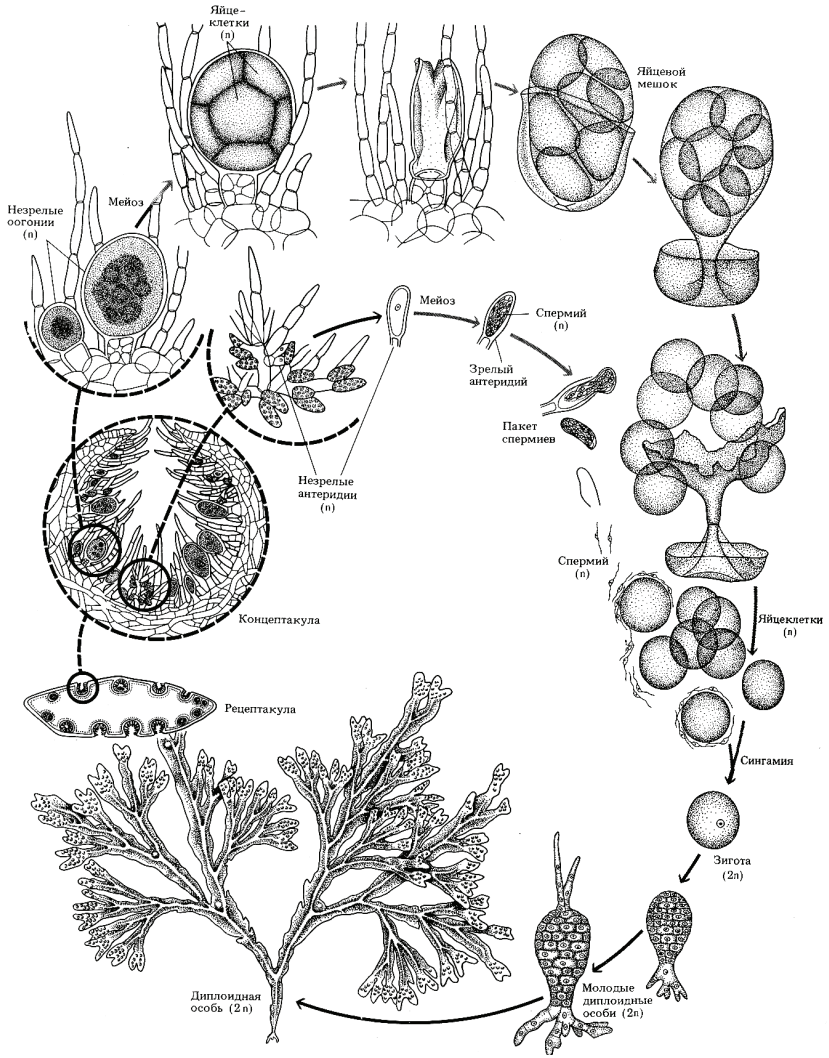


Рис. 4. Схема цикла воспроизведения ламинарии

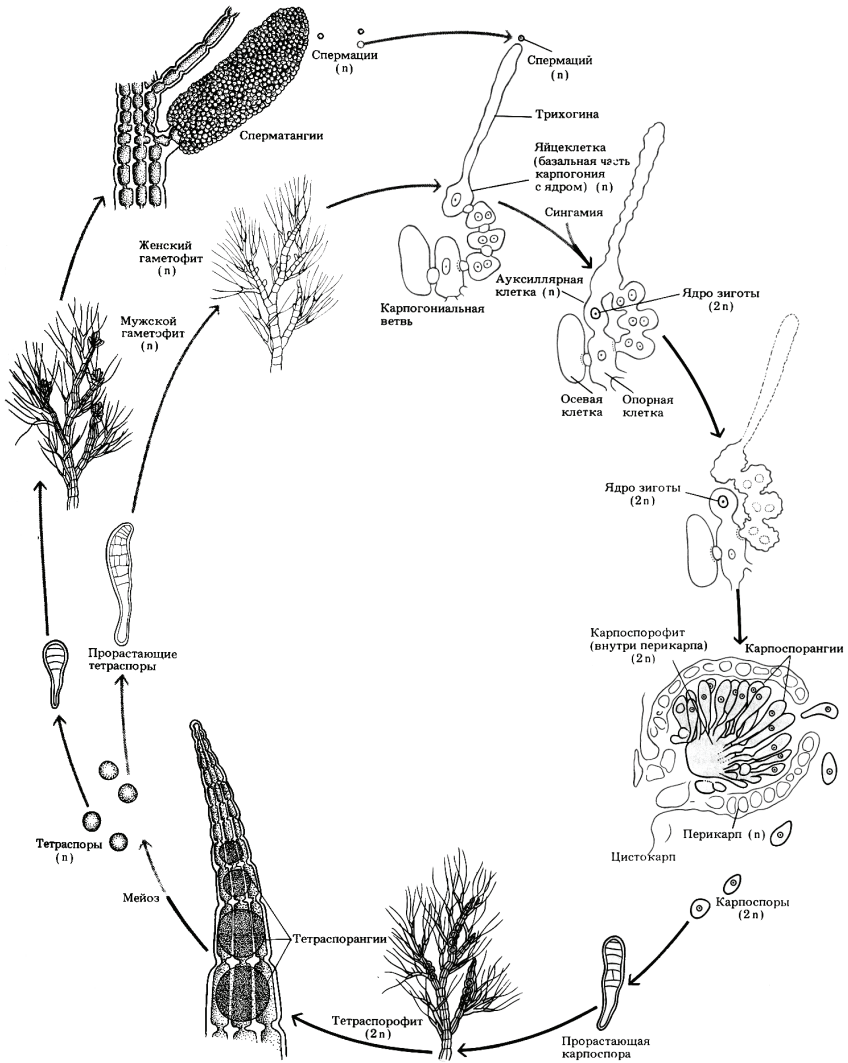


Рис. 5. Схема цикла воспроизведения фукуса

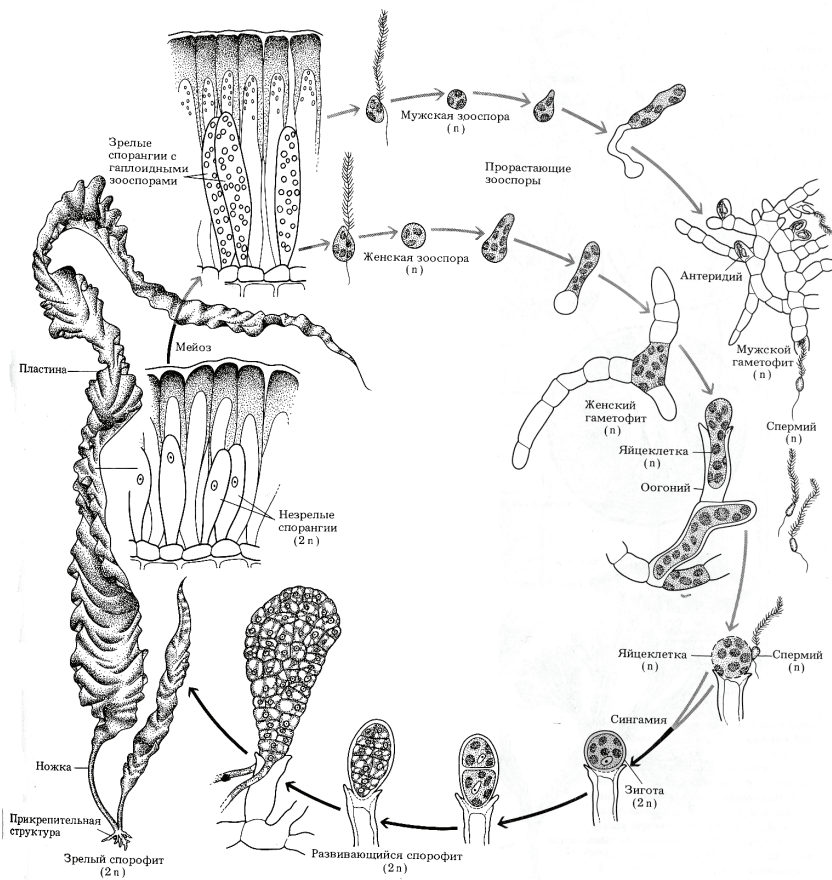


Рис. 6. Схема цикла воспроизведения полисифонии

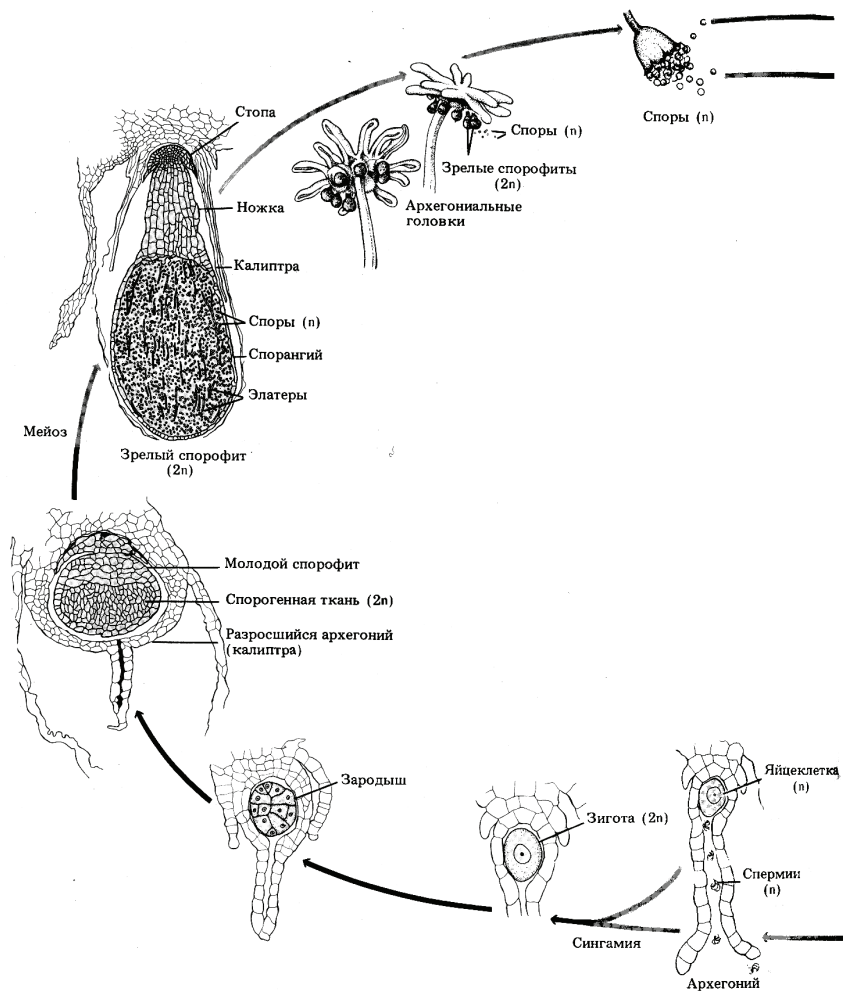
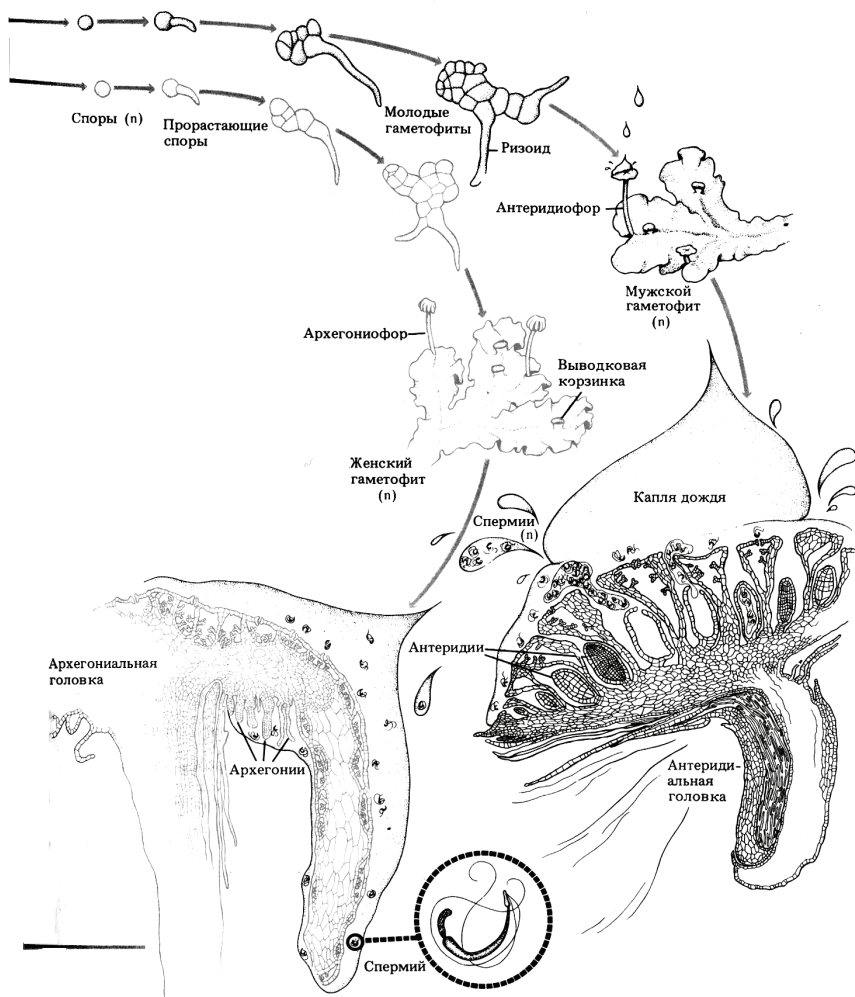


Рис. 7. Схема цикла воспроизведения маршанции



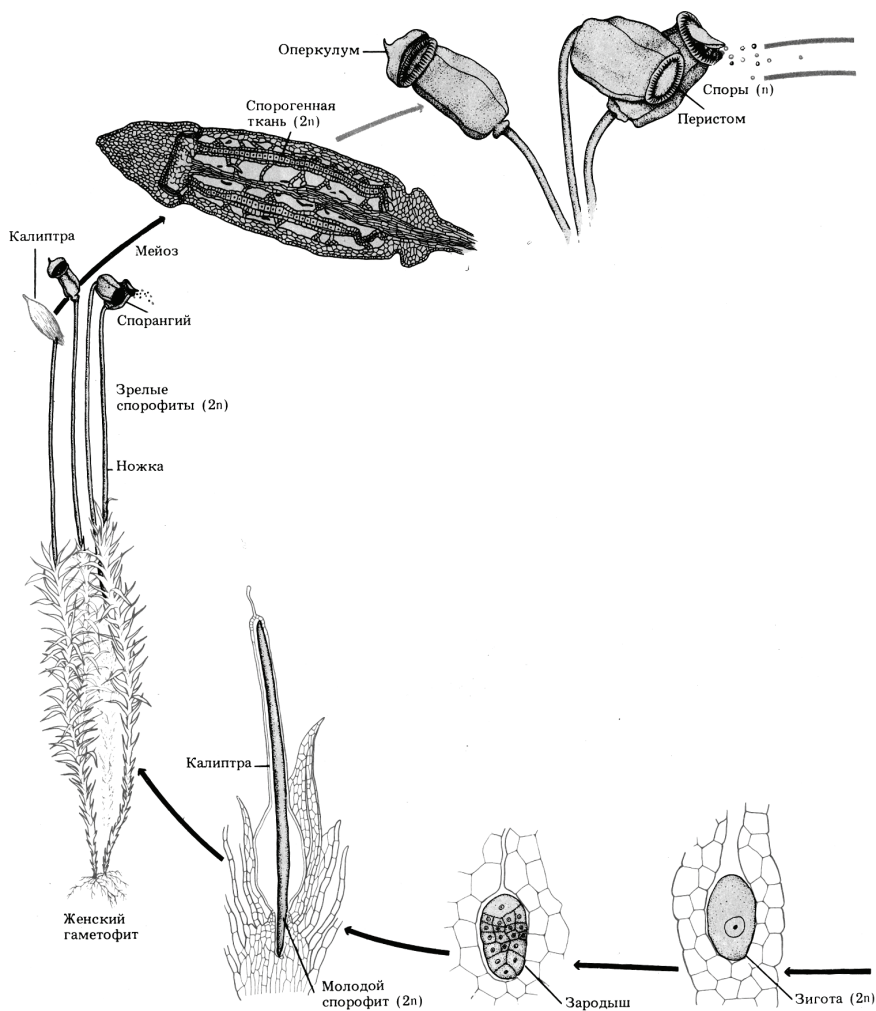
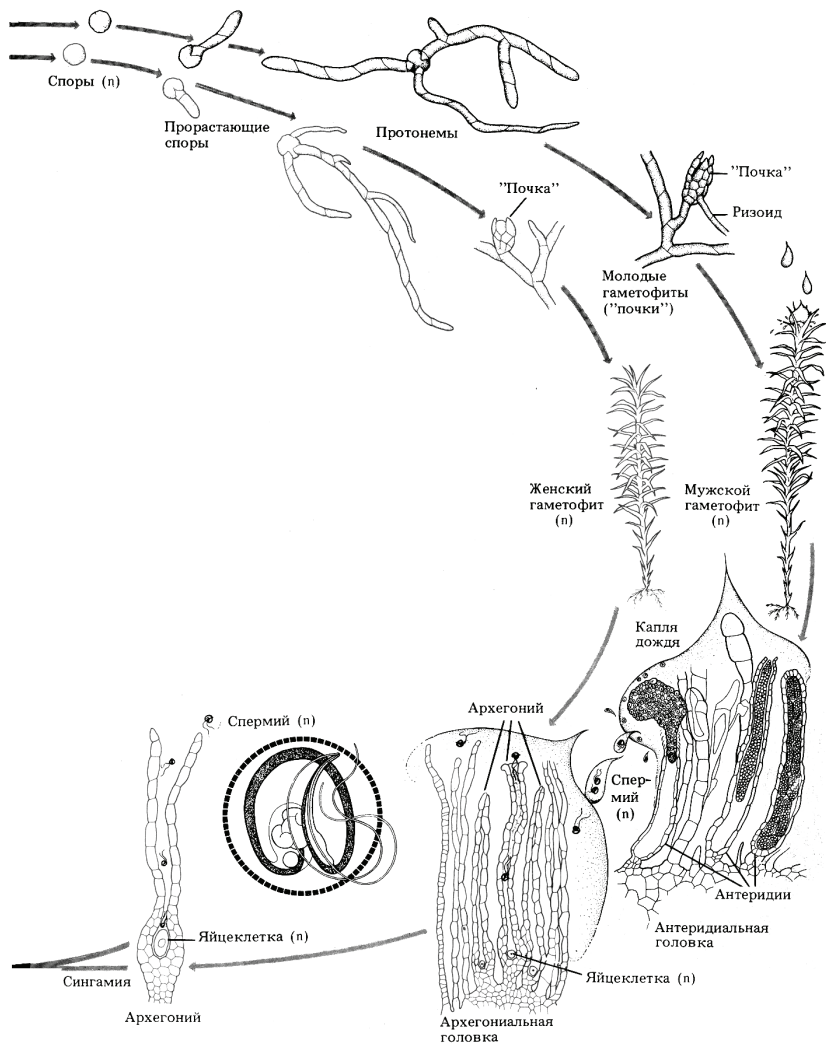


Рис. 8. Схема цикла воспроизведения кукушкина льна



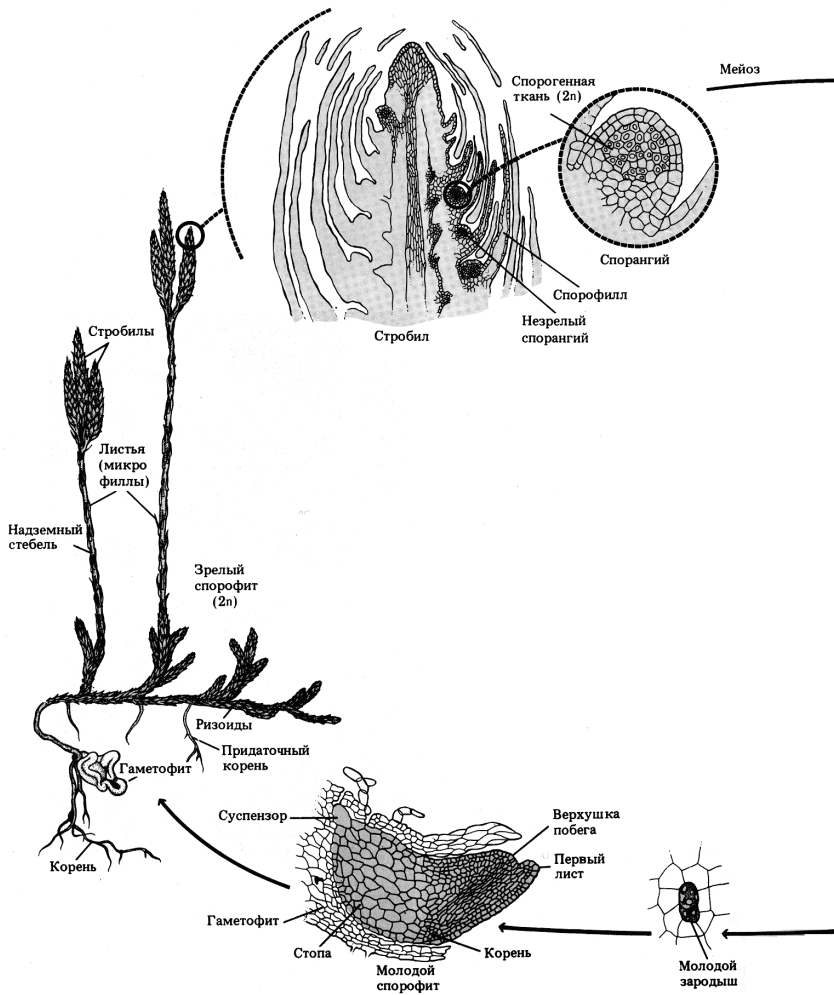
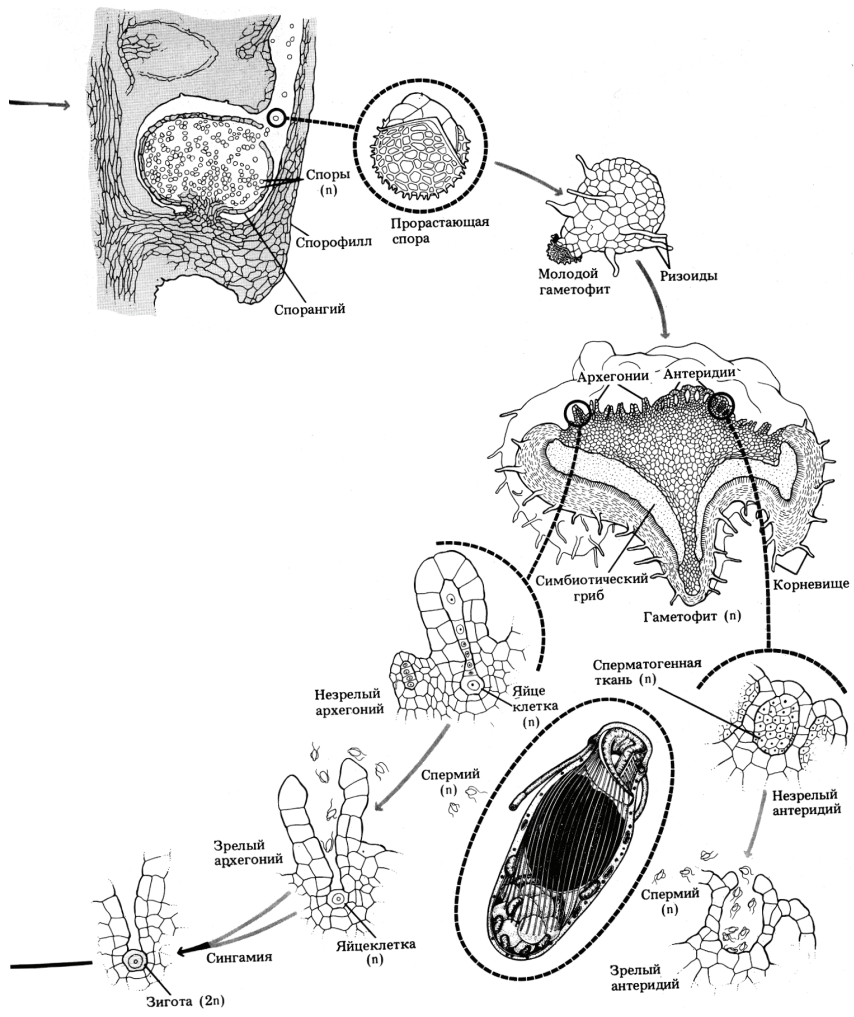


Рис. 9. Схема цикла воспроизведения плауна





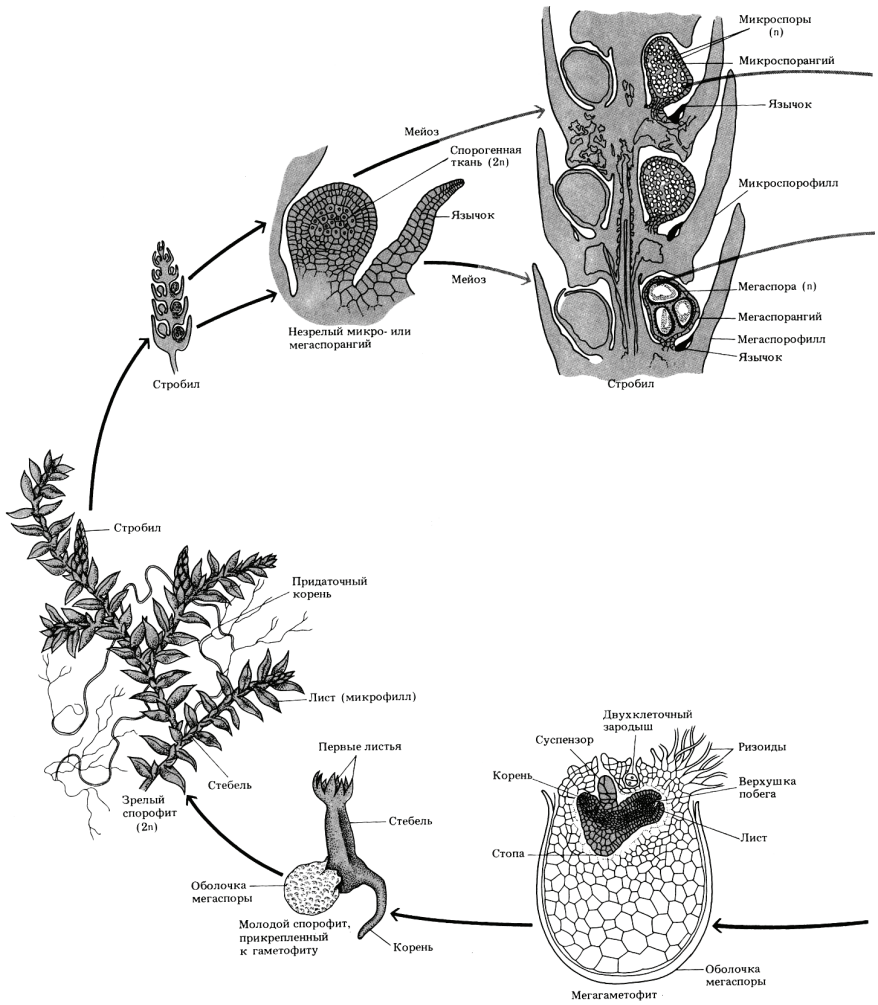
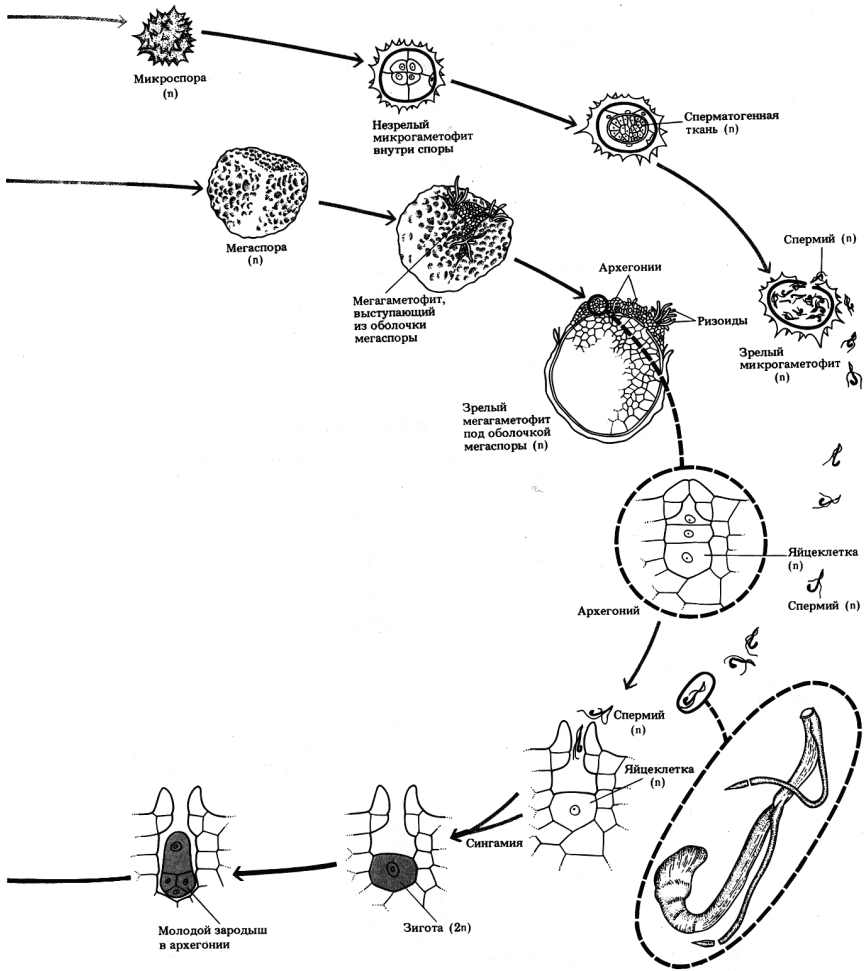


Рис. 10. Схема цикла воспроизведения селлагинеллы



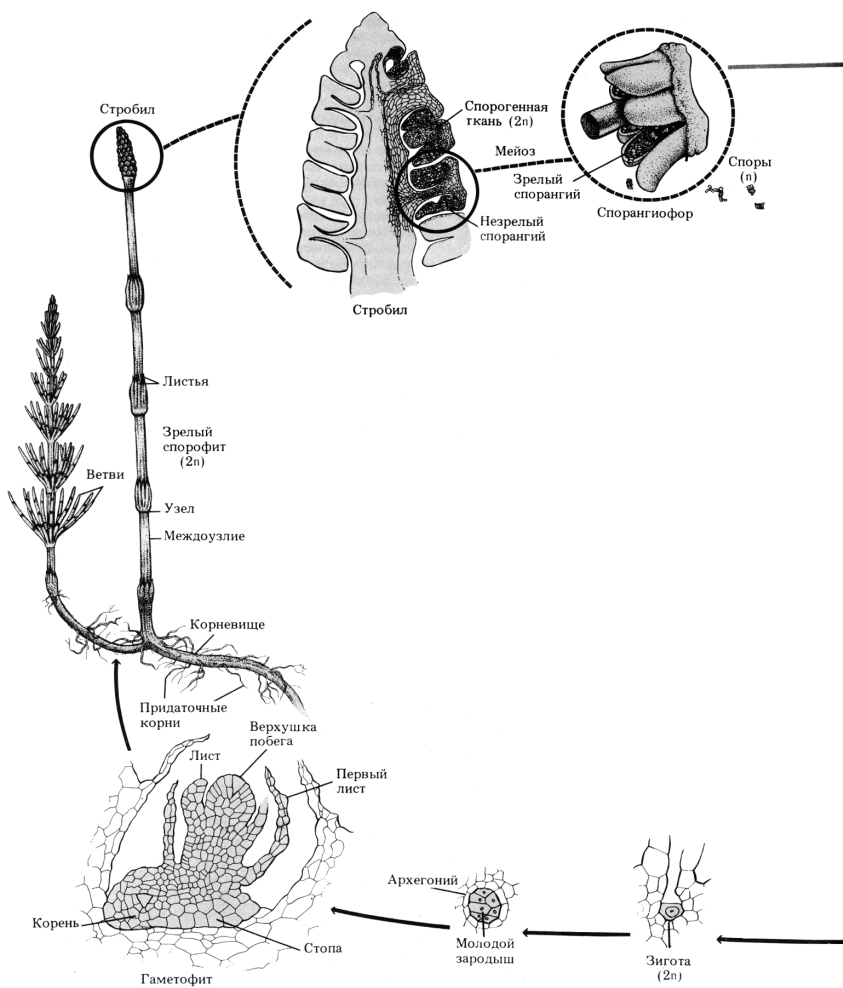
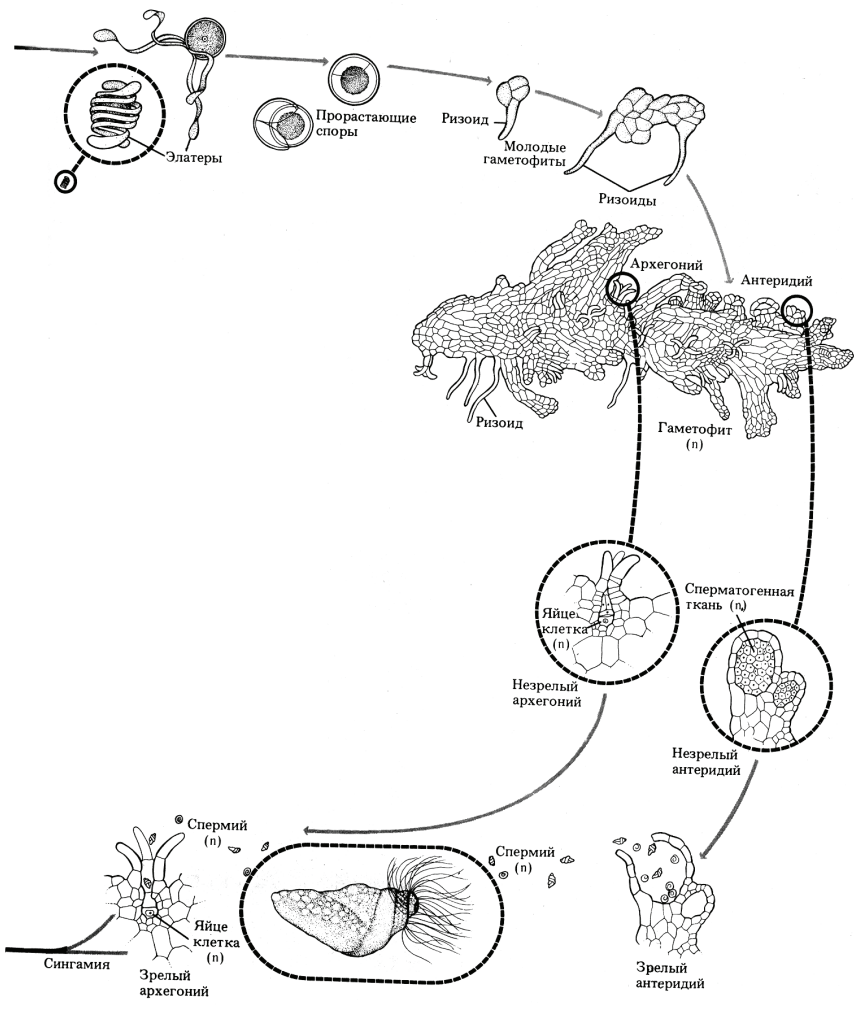


Рис. 11. Схема цикла воспроизведения хвоща



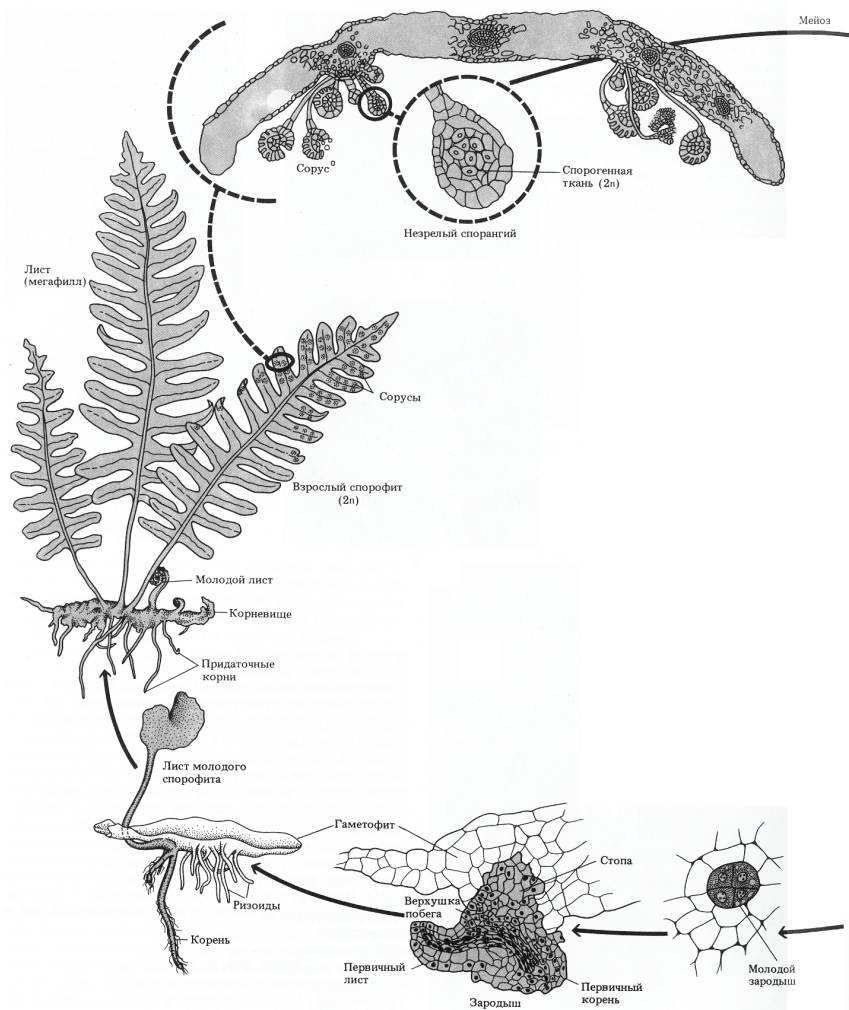
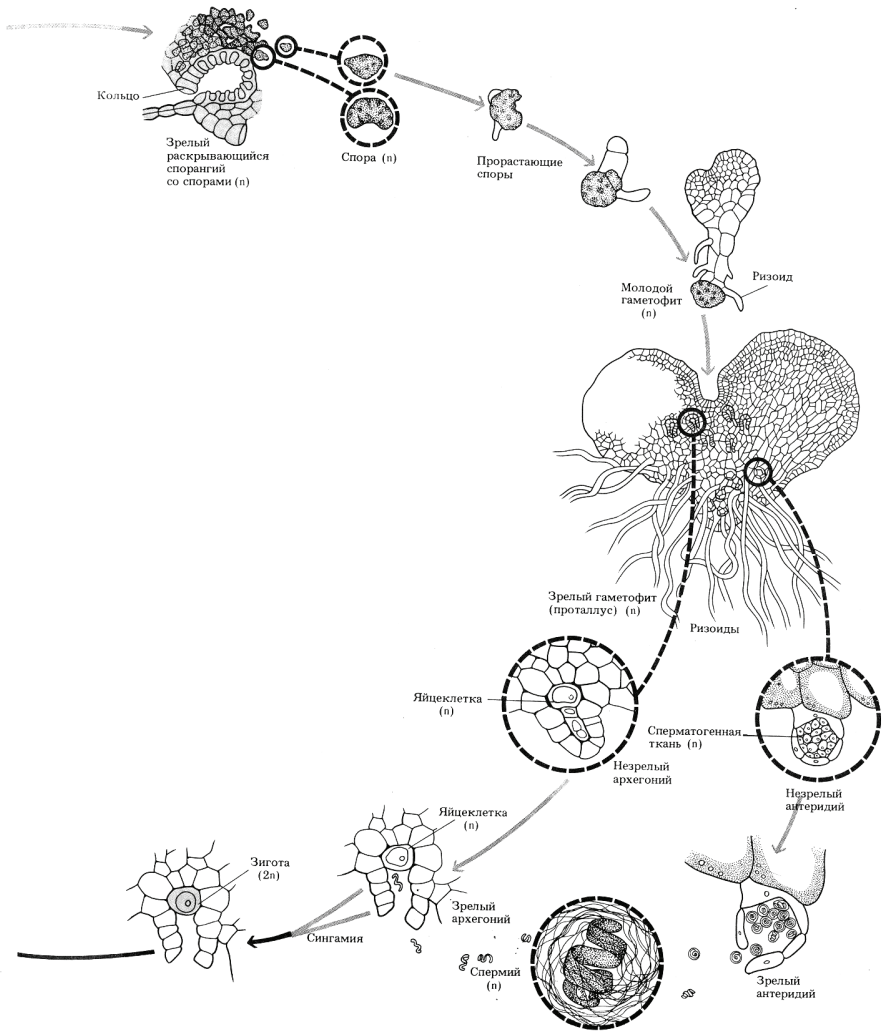


Рис. 12. Схема цикла воспроизведения многоножки





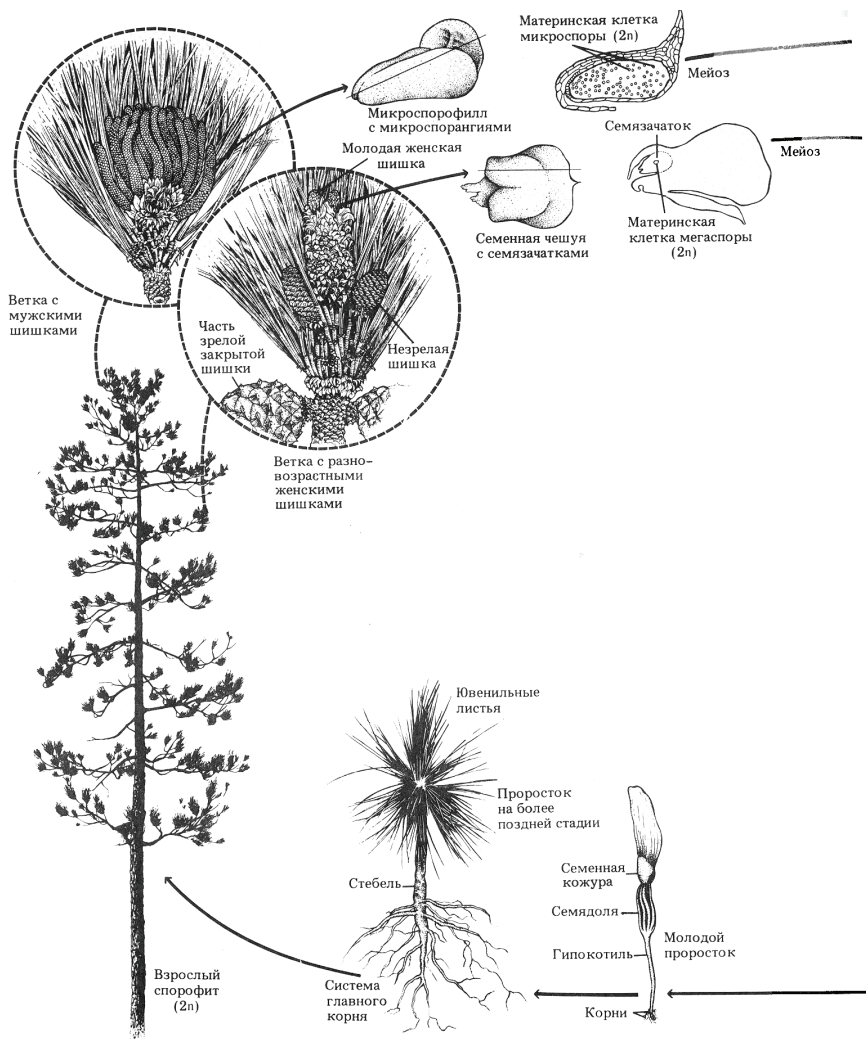
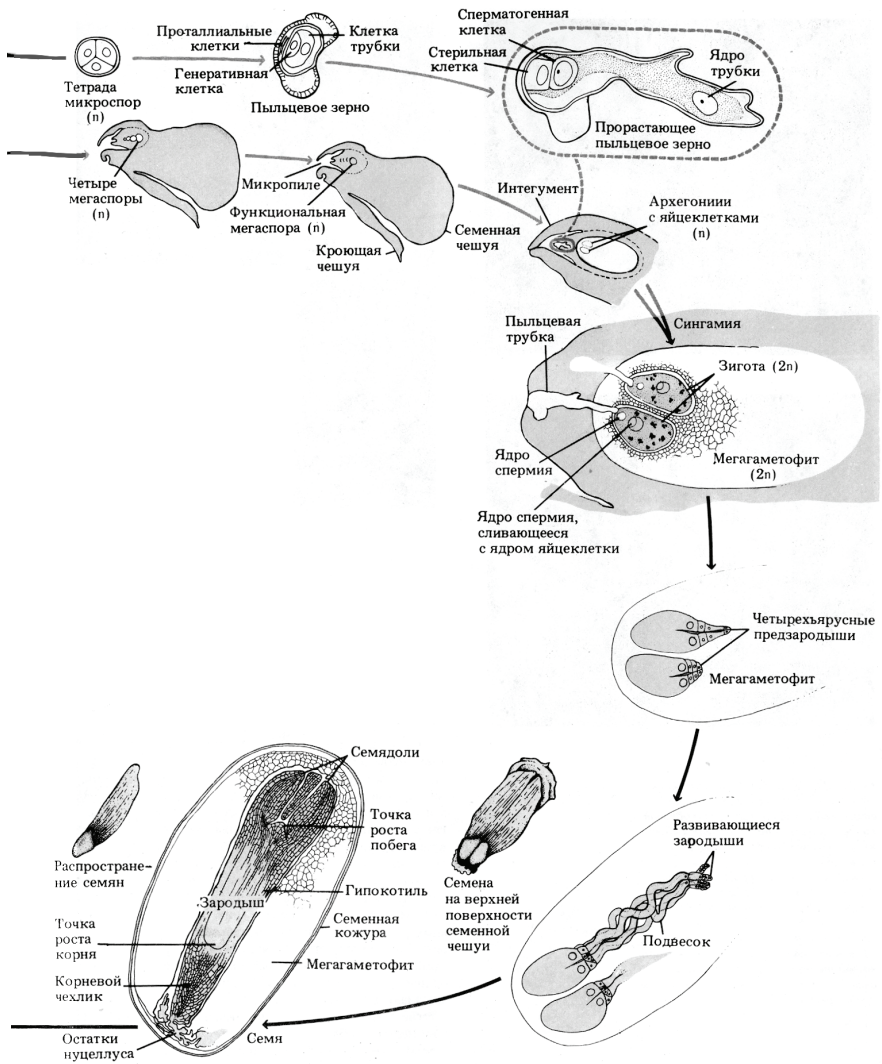


Рис. 13. Схема цикла воспроизведения сосны





## Содержание

ПРЕДИСЛОВИЕ .....	3
ВВЕДЕНИЕ.....	5
<b>Модуль 1. НИЗШИЕ СПОРОВЫЕ РАСТЕНИЯ</b>	
Размножение .....	11
Классификация циклов воспроизведения .....	20
Характеристика циклов воспроизведения .....	22
Циклы воспроизведения.....	28
Подцарство НАСТОЯЩИЕ ВОДОРΟΣЛИ – <i>PHYCOBIONTA</i> .....	28
Отдел ЗЕЛЁНЫЕ ВОДОРΟΣЛИ – <i>CHLOROPHYTA</i> .....	28
Класс ВОЛЬВОКСОВЫЕ – <i>VOLVOCOPHYCEAE</i> .....	29
Порядок Полиблефаридовые – <i>Polyblepharidales</i> .....	29
Род Дюналиелла – <i>Dunaliella</i> .....	29
Порядок Хламидомонадовые – <i>Chlamydomonadales</i> .....	30
Род Хламидомонада – <i>Chlamydomonas</i> .....	30
Порядок Вольвоксовые – <i>Volvocales</i> .....	32
Род Вольвокс – <i>Volvox</i> .....	32
Род Гониум – <i>Gonium</i> .....	33
Род Пандорина – <i>Pandorina</i> .....	33
Класс ПРОТОКОККОВЫЕ – <i>PROTOCOCCOPHYCEAE</i> .....	34
Порядок Хлорококковые – <i>Chlorococcales</i> .....	34
Род Хлорелла – <i>Chlorella</i> .....	34
Род Сценедесмус – <i>Scenedesmus</i> .....	34
Род Педиаструм – <i>Pediastrum</i> .....	35
Род Гидродикцион – <i>Hydrodictyon</i> .....	35
Класс УЛОТРИКОВЫЕ – <i>ULOTRHRICOPHYCEAE</i> .....	37
Порядок Улотриковые – <i>Ulothrichales</i> .....	37
Род Улотрикс – <i>Ulothrix</i> .....	37
Порядок Ульвовые – <i>Ulvales</i> .....	38
Род Ульва – <i>Ulva</i> .....	38
Порядок Хетофоровые – <i>Chaetophorales</i> .....	40
Род Трентеполия – <i>Trentepohlia</i> .....	40
Класс СИФОНОВЫЕ – <i>SIPHONOPHYCEAE</i> .....	41
Порядок Сифонокладиевые – <i>Siphonocladales</i> .....	41
Род Кладофора – <i>Cladophora</i> .....	41
Порядок Сифоновые – <i>Siphonales</i> .....	42
Род Каулерпа – <i>Caulerpa</i> .....	42
Класс КОНЬЮГАТЫ, или СЦЕПЛЯНКИ – <i>CONJUGATORPHYCEAE</i> .....	43
Порядок Зигнемовые – <i>Zygnematales</i> .....	43
Род Зигнема – <i>Zygnema</i> .....	43

Род Спирогира – <i>Spirogyra</i> .....	43
Порядок Десмидиевые – <i>Desmidiiales</i> .....	45
Род Клостериум – <i>Closterium</i> .....	45
Род Космариум – <i>Cosmarium</i> .....	45
Отдел ХАРОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ – <i>CHAROPHYTA</i> .....	46
Класс ХАРОВЫЕ – <i>CHAROPHYCEAE</i> .....	47
Порядок Харовые – <i>Charales</i> .....	47
Род Хара – <i>Chara</i> .....	47
Отдел ЖЕЛТО-ЗЕЛЁНЫЕ ВОДОРΟΣЛИ – <i>XANTHOPHYTA</i> .....	48
Класс КСАНТОСИФОНОВЫЕ –	
<i>XANTHOSIPHONOPHYCEAE</i> .....	49
Порядок Вошериевые – <i>Vaucheriales</i> .....	49
Род Вошерия – <i>Vaucheria</i> .....	49
Класс КСАНТОМОНАДОВЫЕ –	
<i>XANTHOMONADOPHYCEAE</i> .....	51
Род Гетерохлорис – <i>Heterochloris</i> .....	51
Класс КСАНТОПОДОВЫЕ – <i>XANTHOPODOPHYCEAE</i> .....	51
Род Ризохлорис – <i>Rhizochloris</i> .....	51
Класс Ксантотриховые – <i>Xanthotrichophyceae</i> .....	51
Род Трибонема – <i>Tribonema</i> .....	51
Класс КСАНТОКАПСОВЫЕ – <i>XANTHOCAPSOPHYCEAE</i> .....	52
Род Гельминтоглея – <i>Helminthogloea</i> .....	52
Класс КСАНТОКОККОВЫЕ – <i>XANTHOCOCCOPHYCEAE</i> .....	52
Род Мишкококкус – <i>Mischococcus</i> .....	52
Отдел ЗОЛОТИСТЫЕ ВОДОРΟΣЛИ – <i>CHRYSTOPHYTA</i> .....	52
Класс ХРИЗОМОНАДОВЫЕ – <i>CHRYSOMONADOPHYCEAE</i> ..	53
Порядок Хризомонадовые – <i>Chrysomonadales</i> .....	53
Род Динобрион – <i>Dinobryon</i> .....	53
Класс ХРИЗОПОДОВЫЕ – <i>CHRYSOPODOPHYCEAE</i> .....	54
Род Хризамеба – <i>Chrysamoeba</i> .....	54
Класс ХРИЗОКАПСОВЫЕ – <i>CHRYSOCAPSOPHYCEAE</i> .....	54
Род Гидрурус – <i>Hydrurus</i> .....	54
Класс ХРИЗОСФЕРОВЫЕ – <i>CHRYSOSPHEROPHYCEAE</i> .....	55
Род Хризосфера – <i>Chrysosphaera</i> .....	55
Класс ХРИЗОТРИХОВЫЕ – <i>CHRYSOTRICHOPHYCEAE</i> .....	55
Род Феогамнион – <i>Phaeothamnion</i> .....	55
Отдел ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ – <i>DIATOMEAE</i> ,	
или <i>VACILLARIOPHYTA</i> .....	55
Класс ПЕННАТНЫЕ – <i>PENNATOPHYCEAE</i> .....	56
Порядок Двухшопные – <i>Diraphales</i> .....	56
Род Навикула – <i>Navicula</i> .....	56
Класс ЦЕНТРИЧЕСКИЕ – <i>CENTRICAEE</i> .....	57
Порядок Косцинодисковые – <i>Coscinodiscales</i> .....	57
Род Мелозира – <i>Melosira</i> .....	57

Отдел БУРЫЕ ВОДОРОСЛИ – <i>RHAEOPHYTA</i> .....	58
Класс ИЗОГЕНЕРАТНЫЕ – <i>ISOGENERATORPHYCEAE</i> .....	59
Порядок Эктокарпиевые – <i>Ectocarpales</i> .....	59
Род Эктокарпус – <i>Ectocarpus</i> .....	59
Класс ГЕТЕРОГЕНЕРАТНЫЕ – <i>HETEROGENERATORPHYCEAE</i> .....	61
Порядок Ламинариевые – <i>Laminariales</i> .....	61
Род Ламинария – <i>Laminaria</i> .....	61
Класс ЦИКЛОСПОРОВЫЕ – <i>CYCLOSPOROPHYCEAE</i> .....	62
Порядок Фукусовые – <i>Fucales</i> .....	62
Род Фукус – <i>Fucus</i> .....	62
Подцарство БАГРЯНКИ – <i>RHODOBIONTA</i> .....	64
Отдел КРАСНЫЕ ВОДОРОСЛИ – <i>RHODOPHYTA</i> .....	64
Класс БАНГИЕВЫЕ – <i>BANGIOPHYCEAE</i> .....	65
Порядок Бангиевые – <i>Bangiales</i> .....	65
Род Порфира – <i>Porphyra</i> .....	65
Класс ФЛОРИДЕЕВЫЕ – <i>FLORIDEOPHYCEAE</i> .....	66
Порядок Немалиевые – <i>Nemaliales</i> .....	66
Род Леманея – <i>Lemanea</i> .....	66
Порядок Церамиевые – <i>Ceramiales</i> .....	67
Род Полисифония – <i>Polysiphonia</i> .....	67
Порядок Криптонемиевые – <i>Creptonemiales</i> .....	68
Род Дюмонтия – <i>Dumontia</i> .....	68

## **Модуль 2. ВЫСШИЕ СПОРОВЫЕ И ГОЛОСЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ**

Размножение .....	70
Классификация циклов воспроизведения .....	73
Характеристика циклов воспроизведения .....	74
Циклы воспроизведения.....	78
Подцарство ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ – <i>EMBRYOBIONTA</i> .....	78
Отдел МОХОВИДНЫЕ – <i>BRYOPHYTA</i> .....	78
Класс ПЕЧЕНОЧНЫЕ МХИ – <i>HEPATICOPSIDA</i> .....	79
Порядок Маршанциевые – <i>Marchantiales</i> .....	79
Род Маршанция – <i>Marchantia</i> .....	79
Класс ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ МХИ – <i>BRYOPSIDA</i> .....	81
Порядок Сфагновые – <i>Sphagnales</i> .....	81
Род Сфагнум – <i>Sphagnum</i> .....	81
Порядок Политриховые – <i>Polytrichales</i> .....	83
Род Политрихум, или Кукушкин лён – <i>Polytrichum</i> .....	83
Отдел ПЛАУНОВИДНЫЕ – <i>LYCOPODIOPHYTA</i> .....	85
Класс ПЛАУНОВЫЕ – <i>LYCOPODIOPSIDA</i> .....	86
Порядок Плауновые – <i>Lycopodiales</i> .....	86
Род Плаун – <i>Lycopodium</i> .....	86
Класс ПОЛУШНИКОВЫЕ – <i>ISOETOPSIDA</i> .....	88

Порядок Селагинелловые – <i>Selaginellales</i> .....	88
Род Селягинелла, или плаунок – <i>Selaginella</i> .....	88
Отдел ХВОЩЕВИДНЫЕ – <i>EQUISETOPHYTA</i> .....	91
Класс ХВОЩОВЫЕ – <i>EQUISETOPSIDA</i> .....	91
Порядок Хвощовые – <i>Equisetales</i> .....	91
Род Хвощ – <i>Equisetum</i> .....	91
Отдел ПАПОРОТНИКОВИДНЫЕ – <i>POLYPODIOPHYTA</i> .....	93
Класс ОФИОГЛОССОВЫЕ – <i>OPHIOGLOSSOPSIDA</i> , или	
УЖОВНИКОВЫЕ.....	94
Порядок Ужовниковые – <i>Ophioglossales</i> .....	94
Род Ужовник – <i>Ophioglossum</i> .....	94
Класс МАРАТТИЕВЫЕ – <i>MARATTIOPSIDA</i> .....	95
Порядок Мараттиевые – <i>Marattiales</i> .....	95
Род Ангиоптерис – <i>Angiopteris</i> .....	95
Класс ПОЛИПОДИОПСИДЫ – <i>POLYPODIOPSIDA</i> .....	96
Порядок Полиподиевые – <i>Polypodiales</i> .....	96
Род Щитовник – <i>Dryopteris</i> .....	96
Порядок Сальвиниевые – <i>Salviniales</i> .....	99
Род Сальвиния – <i>Salvinia</i> .....	99
Отдел ГОЛОСЕМЕННЫЕ – <i>GYMNOSPERMAE</i> ,	
или СОСНОВЫЕ – <i>PINOPHYTA</i> .....	101
Класс САГОВНИКОВЫЕ – <i>CYCADOPSIDA</i> .....	102
Порядок Саговниковые – <i>Cycadales</i> .....	102
Род Саговник – <i>Cycas</i> .....	102
Класс ГИНКГОВЫЕ – <i>GINKGOOPSIDA</i> .....	105
Порядок Гинкговые – <i>Ginkgoales</i> .....	105
Род Гинкго – <i>Ginkgo</i> .....	105
Класс ХВОЙНЫЕ, или СОСНОВЫЕ – <i>PINOPSIDA</i> .....	108
Порядок Сосновые – <i>Pinales</i> .....	108
Род Сосна – <i>Pinus</i> .....	108
Класс ГНЕТОВЫЕ – <i>GNETOPSIDA</i> .....	112
Порядок Эфедровые – <i>Ephedrales</i> .....	112
Род Хвойник – <i>Ephedra</i> .....	112
Порядок Вельвичиевые – <i>Welwitschiales</i> .....	115
Род Вельвичия – <i>Welwitschia</i> .....	115
Порядок Гнетовые – <i>Gnetales</i> .....	118
Род Гнетум – <i>Gnetum</i> .....	118

## СЛОВАРЬ

Введение.....	121
Модуль 1. НИЗШИЕ СПОРОВЫЕ РАСТЕНИЯ.....	125
Модуль 2. ВЫСШИЕ СПОРОВЫЕ И ГОЛОСЕМЕННЫЕ	
РАСТЕНИЯ.....	139

## ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ

Модуль 1. НИЗШИЕ СПОРОВЫЕ РАСТЕНИЯ.....	153
---	-----

Модуль 2. ВЫСШИЕ СПОРОВЫЕ И ГОЛОСЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ .....	154
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	156
<b>БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК</b>	
Обязательная литература.....	158
Дополнительная литература .....	159
УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ РОДОВЫХ НАЗВАНИЙ.....	160
УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ РОДОВЫХ НАЗВАНИЙ.....	161
ПРИЛОЖЕНИЕ .....	162

*Учебное издание*

Тупицына Наталья Николаевна

РАЗМНОЖЕНИЕ И ЦИКЛЫ ВОСПРОИЗВЕДЕНИЯ  
СПОРОВЫХ И ГОЛОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ

Учебное пособие

Редактор *С. Ю. Глазунова*  
Корректор *М. А. Исакова*  
Верстка *М. Л. Гукайло*

660049, Красноярск, ул. А. Лебедевой, 89.  
Редакционно-издательский отдел КГПУ,  
т. 217-17-52, 217-17-82

Подготовлено к изданию 12.08.10.  
Формат 60x84 1/16.  
Усл. печ. л. 10,93. Заказ 265.

ИПК КГПУ,  
т. 263-95-59