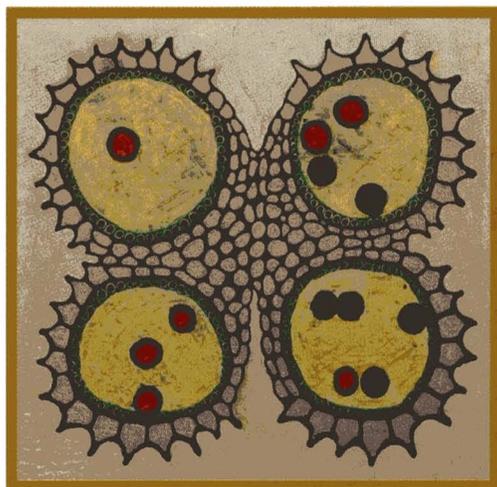


БОТАНИКА

А. А. Паутов

РАЗМНОЖЕНИЕ РАСТЕНИЙ



БОТАНИКА

САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

А. А. Паутов

РАЗМНОЖЕНИЕ РАСТЕНИЙ

УЧЕБНИК

Рекомендовано Ученым советом
Санкт-Петербургского государственного университета
в качестве учебника при реализации программ бакалавриата,
программ магистратуры, относящихся к направлениям подготовки
«Биология» и «Экология и природопользование»



ББК 28.56

П21

Р е ц е н з е н т ы: д-р биол. наук, проф. *Н. П. Битюцкий* (С.-Петерб. гос. ун-т), канд. биол. наук *О. В. Яковлева* (Ботан. ин-т им. В. Л. Комарова РАН)

*Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
биолого-почвенного факультета
С.-Петербургского государственного университета*

Паутов А. А.

П21 Размножение растений: учебник. — СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2013. — 164 с.
ISBN 978-5-288-05467-9

Предлагаемая вниманию читателей книга представляет собой заключительную часть учебника «Морфология и анатомия вегетативных органов растений» и содержит сведения о способах размножения сосудистых растений. Значительное место в ней отведено структурно-функциональной организации репродуктивных органов, основным тенденциям их преобразования в ходе эволюции, путям специализации при освоении различных условий жизни. Обсуждаются разные уровни организации репродуктивных структур — клеточный, тканевой, отдельных органов.

В основу учебника положен общий курс лекций, читаемый автором для студентов биолого-почвенного факультета Санкт-Петербургского государственного университета.

Учебник предназначен студентам и аспирантам биологических факультетов университетов, педагогических и сельскохозяйственных вузов, научным работникам ботанических и агрономических специальностей.

ББК 28.56

ISBN 978-5-288-05467-9

© А. А. Паутов, 2013

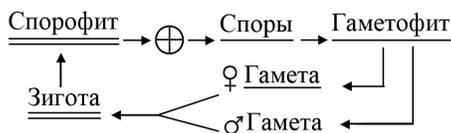
© С.-Петербургский
государственный
университет, 2013

Памяти заведующего кафедрой ботаники Ленинградского государственного университета (1978–1990), профессора Владимира Михайловича Шмидта

ВВЕДЕНИЕ

Предлагаемая вниманию читателей книга является продолжением учебника «Морфология и анатомия вегетативных органов растений» и содержит материалы второй части курса «Разнообразие живого: высшие растения», который читается автором для студентов бакалавриата биологического факультета СПбГУ. В этой части учебника рассмотрено размножение сосудистых растений. Данная группа включает в себя высшие споровые (риниевидные, псилотовидные, плауновидные, хвощевидные, папоротниковидные) и семенные (голосеменные, покрытосеменные) растения. Под размножением мы будем понимать образование представителями вида новых особей, сохраняющих видоспецифичные черты структурно-функциональной организации. Благодаря размножению происходит увеличение числа особей вида и их расселение.

Всем сосудистым растениям свойствен одинаковый жизненный цикл, или цикл воспроизведения, в котором чередуются две фазы — гаплоидная (гаплофаза) и диплоидная (диплофаза) (рисунок). Переход из дипло- в гаплофазу происходит при образовании в результате мейоза гаплоидных спор (от. греч. *spora* — сеяние, посев, семя), или мейо-



Цикл воспроизведения сосудистых растений.

Гаплофаза обозначена на схеме одинарным, диплофаза — двойным подчёркиванием.

спор; переход из гапло- в диплофазу сопровождается слиянием гамет с образованием диплоидной зиготы. В ходе жизненного цикла из споры развивается гаплоидный *гаметофит* (от греч. *gametē* — жена, *gametēs* — муж и *phyton* — растение). Он продуцирует половые клетки — гаметы, поэтому гаметофит часто называют половым поколением. Из зиготы, в свою очередь, развивается диплоидный *спорофит*. Он не имеет половых органов и продуцирует не гаметы, а споры. Соответственно спорофит получил название бесполого поколения.

У всех сосудистых растений спорофит доминирует в жизненном цикле. Он структурно сложнее гаметофита и крупнее его. Спорофиты — это окружающие нас привычные растения — деревья, кустарники, травы. Тем не менее гаметофиты высших споровых растений также являются свободноживущими организмами. Увеличение их числа в природе напрямую зависит от количества производимых спорофитами спор. По окончании полового процесса на гаметофитах и первоначально за их счёт начинают развиваться новые спорофиты. Соответственно расселение и численность не только гаметофитов, но и спорофитов коррелирует со спороношением.

В отличие от высших споровых, гаметофиты семенных растений сильно редуцированы. Возникшие в результате мейоза споры и развивающиеся из них женские гаметофиты не покидают тела материнского спорофита, где протекает вся гаплофаза и начальные этапы диплофазы — формирование зародышей дочерних спорофитов. В результате этих процессов развиваются семена. Семя — структурное образование, содержащее зачаток спорофита и часто специализированную запасную ткань, которые заключены в защищающую их семенную кожуру. От семенной продуктивности растений зависит количество новых спорофитов.

Развитие дочерних особей может происходить также из фрагментов, отделившихся от вегетативного тела как спорофитов, так и свободно живущих гаметофитов.

Итак, в процессах размножения и расселения сосудистых растений могут участвовать споры, семена, части вегетативного тела, из которых развиваются новые организмы. В соответствии с этим различают следующие способы размножения: спорами, семенами, вегетативное.

Перейдём к их рассмотрению.

ГЛАВА 1

РАЗМНОЖЕНИЕ РАСТЕНИЙ СПОРАМИ

Размножение спорами, или бесполое размножение свойственно высшим споровым растениям. Когда-то их относили к тайнобрачным, или тайноцветковым растениям и полагали, что они обладают цветками и семенами, которые, однако, не видимы для глаза. Так, за цветки некоторые авторы принимали сорусы, за плоды — спорангии, а за семена — споры. Пластинчатые гаметофиты папоротников считали семядолями развивающихся из таких семян проростков. Ситуация начала меняться в первой половине XIX века, а к середине века был описан цикл воспроизведения папоротников и доказано наличие у них оплодотворения на фазе гаметофита.

1.1. СПОРАНГИЙ

Споры образуются в многоклеточных органах спорофитов — спорангиях. Спорангии разных видов растений различаются по типу производимых спор, характеру развития и строению, положению на теле растения. Спорангии, развивающиеся из группы клеток, — *эвспорангии* обычно имеют многослойную стенку (рис. 1.1, *и-м*). Спорангии, развивающиеся из одной клетки, — *лептоспорангии* имеют однослойную стенку (рис. 1.1, *а-з*). Эвспорангии свойственны псилюмовидным, хвощевидным, плауновидным и части папоротниковидных; лептоспорангии — остальным папоротниковидным. Стенка спорангия защищает его содержимое от внешних воздействий, в частности иссушения. Внутреннюю часть развивающегося спорангия занимает *образовательная* ткань, или *археспорий* (от греч. *arche* — начало и спора). Наружные клетки археспория, подстилающие стенку спорангия, дифференцируются в *тапетум* (от греч. *tapes* — ковёр, покрывало); глубже лежащие клетки претерпевают митотические деления, приводящие к образованию материнских клеток спор — *спороцитов*. Каждый спороцит производит в результате мейоза тетраду гаплоидных спор. Питание развивающихся спороцитов и спор осуществляет тапетум. Вокруг находя-

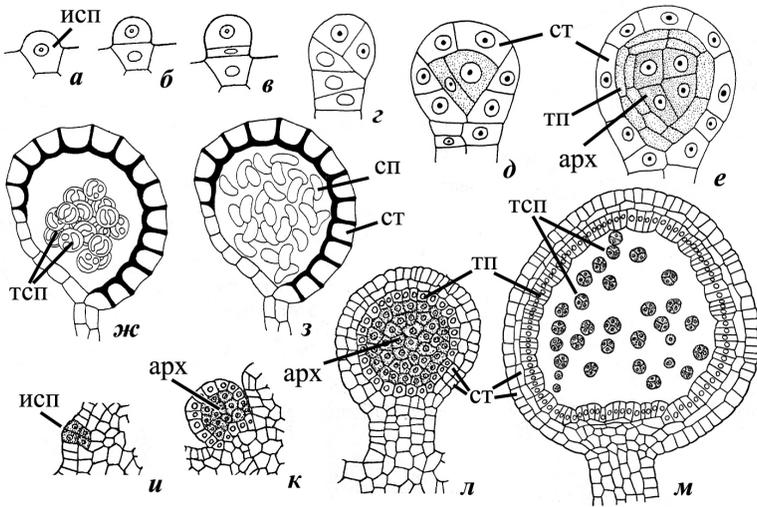


Рис. 1.1. Стадии развития лепто- (а-з) и эвспорангия (и-м).

исп — инициали спорангиев, ст — стенки спорангиев, тп — тапетум, арх — археоспорий, тсп — тетрады спор, сп — споры.

щихся в спорангии спор формируется оболочка — *спородерма* (от греч. *spora* и *derma* — кожа). Она имеет сложное строение и состоит из внутреннего слоя — *эндоспория*, гомологичного оболочке клеток высших растений, и наружного слоя — *экзоспория*, содержащего главным образом спорополленин. *Спорополленин* — чрезвычайно стойкое высокомолекулярное вещество, способное обеспечить, в частности, сохранность спор в геологических отложениях в течение многих тысячелетий, является продуктом окислительной полимеризации каротиноидов и их эфиров. Поверхность экзоспория у разных видов часто скульптурирована. Нередко имеется ещё одна более или менее выраженная дополнительная оболочка — *периспорий*. Он образуется в результате отложения на экзоспории периплазмодимальной массы, возникшей из клеток тапетума. У хвощей периспорий дифференцируется на длинные расширенные на концах ленты — *элатеры* (от греч. *elater* — приводить в движение, погонщик) (рис. 1.2, а-в). Сначала элатеры туго закручены вокруг спор. Они очень гигроскопичны и по мере подсыхания раскручиваются. В результате усиливается давление споровой массы на стенку спорангия, что способствует его вскрыванию. Элатеры участвуют также в распространении спор.

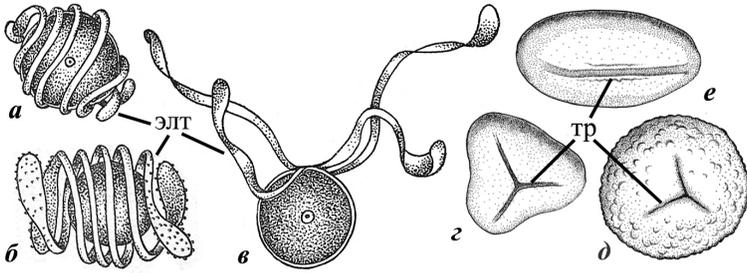


Рис. 1.2. Разнообразие спор.

Споры: *а-в* — с элатерами; *г, д* — трилетные (трёхлучевые); *е* — монолетная (однолучевая).

элт — элатеры, тр — тетрадные рубцы.

Споры разных растений различаются формой, размерами, деталями строения. Их форма в значительной степени зависит от расположения плоскостей деления при образовании в ходе мейоза тетрад (рис. 1.3). У каждой споры можно выделить проксимальный (от лат. *proximus* — ближайший), обращённый внутрь тетрады полюс и противоположный ему, находящийся на внешней стороне споры, дистальный полюс (от лат. *distalis* — дальше отстоящий). Благодаря жёсткости экзоспория распавшиеся споры нередко в той или иной мере сохраняют ту же фор-

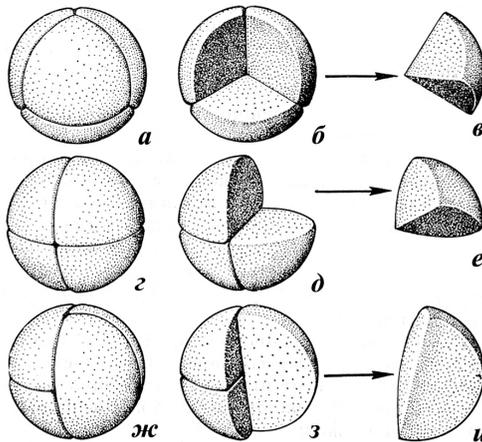


Рис. 1.3. Основные типы тетрад спор (*а, г, ж*) и расположение в них трилетных (*б, в*) и монолетных (*д, е, з, и*) спор.

му, что и в составе тетрады. При этом каждая из них несёт на проксимальной стороне след прежней связи с соседними клетками — тетрадный рубец, на котором расположена щель разверзания, или *апертура* (от лат. *aperture* — отверстие). Тетрадный рубец может быть трёхлучевым и однолучевым (см. рис. 1.2, *г-е*). Споры с трёхлучевым тетрадным рубцом называют *трёхлучевыми*, или *трилетными*, с однолучевым — *однолучевыми*, или *монологными*. В том случае, когда образование экзоспория происходит после распада тетрады на отдельные клетки, споры приобретают более или менее выраженную сферическую форму. Тип спор обычно видоспецифичен, но у некоторых видов даже в одном спорангии обнаруживаются различные споры.

В процессе эволюции в отдельных группах несеменных растений возникли те или иные структурные особенности, способствующие вскрыванию спорангиев. Наиболее показательны в этом отношении многочисленные папоротники, в стенке спорангия которых имеется *кольцо механических клеток*. Оно может располагаться по-разному, но чаще занимает вертикальное (продольное) положение. Такое кольцо имеется, в частности, у видов щитовника. Стенка их спорангия сложена одним слоем клеток. По гребню спорангия, от ножки до ножки, проходит кольцо механических клеток. На треть оно состоит из клеток с относительно тонкими оболочками, образующими так называемое *устье*, или *стомий* (от греч. *stoma* — рот), на 2/3 — из клеток с неравномерно утолщёнными оболочками (рис. 1.4, *а, б*). У последних утолщены вну-

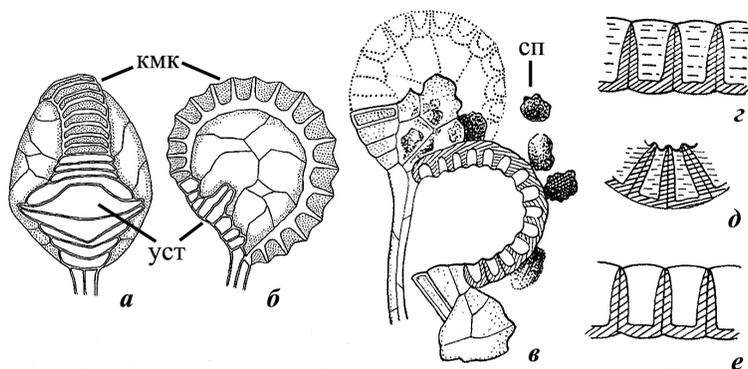


Рис. 1.4. Спорангий щитовника мужского.
а-в — внешний вид спорангия до (*а, б*) и после (*в*) вскрывания; *г-е* — клетки кольца до (*г*), во время (*д*) и после (*е*) вскрывания спорангия.
 кмк — кольцо механических клеток, уст — устье, сп — спора.

трение тангентальные и две радиальные стенки. Остальные стенки, в том числе наружные тангентальные, остаются тонкими. По мере созревания спорангия клетки кольца теряют воду и уменьшаются в объёме. При этом тонкие наружные стенки прогибаются внутрь кольца, а концы утолщённых радиальных стенок стягиваются (рис. 1.4, з, д). В результате уменьшается длина внешней окружности кольца, создаётся большое натяжение в области его устья, происходит разрыв клеток. После этого кольцо выворачивается наружу, а затем быстро выпрямляется, выбрасывая споры из спорангия (рис. 1.4, в, е).

Спорангии могут: размещаться по одному (рис. 1.5, а); быть собранными в группы — *сорусы* (от греч. *sorus* — куча), в которых остаются свободными; срастаться друг с другом, образуя *синангии* (от греч. *syn* — вместе и *angeion* — вместилище, сосуд).

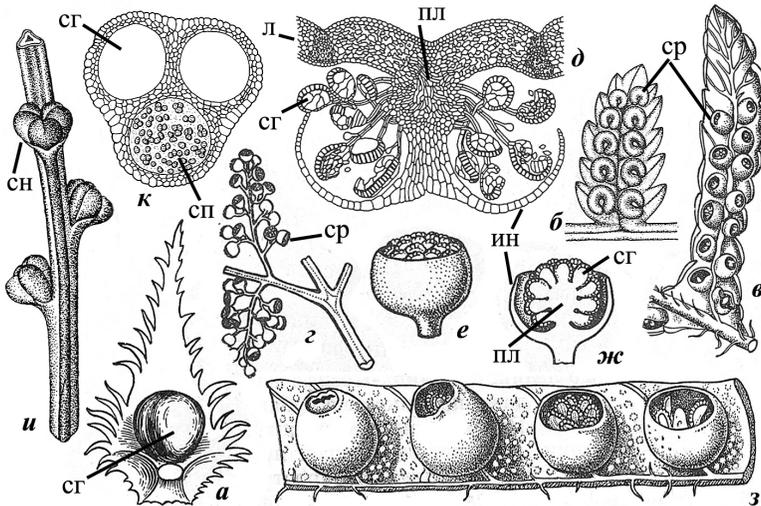


Рис. 1.5. Различные варианты размещения спорангиев у споровых растений.

а — одиночный спорангий на спорофилле плауна поникшего; б–г — сорусы папоротников на нижней стороне сегментов споротрофиллов у щитовника (б), циатеи (в) и на спороносном сегменте листа у тирсоптериса (г); д — продольный срез соруса щитовника; е, ж — внешний вид (е) и продольный срез (ж) соруса тирсоптериса; з — сорусы циатеи на разных стадиях развития; и — внешний вид синангиев псилопта; к — поперечный срез синангия.

сн — синангий, сг — спорангий, сп — споры, л — листовая пластинка, пл — плацента, ин — индузий, ср — сорусы.

Сорусы свойственны большому числу папоротников. У хорошо известного лесного папоротника щитовника мужского они размещаются на нижней стороне листьев (рис. 1.5, б). Каждый сорус состоит из *плаценты* — выроста листовой пластинки, на котором находятся сидящие на ножках спорангии (рис. 1.5, д). В своей верхней части плацента разрастается в *покрывальце*, или *индузий* (от лат. *indusium* — женская верхняя туника), который выполняет защитную функцию. Существуют и иные варианты строения сорусов (рис. 1.5, в, з, е–з). Индузии, как правило, характерны для сорусов, спорангии которых созревают не одновременно. При этом повышается вероятность того, что при высыпании из спорангиев хотя бы часть спор окажется в благоприятных для распространения и развития условиях. Однако такое развитие длится дольше и, соответственно, сорус нуждается в лучшей защите, чем при более быстром одновременном развитии спорангиев.

В качестве примера растений с синангиями назовём роды псилотовидных — тмезиптерис и псилот. У видов первого рода синангии образованы двумя сросшимися между собой спорангиями, у второго — тремя (рис. 1.5, и, к). Они свойственны также некоторым папоротникам.

Спорангии и их собрания занимают разное положение на растениях. У риниевидных они находились на верхушках теломов. Для ныне живущих высших споровых растений характерно их расположение в пазухе листа, на верхней (рис. 1.5, а) или нижней (рис. 1.5, б, в) стороне пластинки, по её краю. Листья, на которых развиваются спорангии, были названы *спорофиллами* (рис. 1.6, а), не несущие их и выполняющие ассимиляционную функцию — *трофофиллами* (от греч. *trophe* — пища, питание и *phylon* — лист) (рис. 1.6, б). В случаях выраженной специализации эти типы листьев резко различаются размерами и формой. Возможны, однако, и иные варианты. Так, у одних папоротников листья разделены на вегетативные и спороносные сегменты (рис. 1.6, в), у других спорангии размещаются на обычных фотосинтезирующих листьях (рис. 1.6, з). Совмещающие ассимиляционную и спороносную функцию листья иногда называют *споротрофофиллами*.

Спорофиллы могут быть собраны в *колоски* или *стробилы* (от греч. *strobilos* — сосновая или еловая шишка). Последние свойственны, в частности, видам рода плаун. Их стробилы состоят из оси с сидящими на ней чешуевидными листьями, несущими на верхней стороне или в пазухе одиночные спорангии (рис. 1.6, д; 1.5, а). Иначе устроены стробилы у хвощей (рис. 1.6, е–и). Их спорофиллы, так называемые *спорангиофоры* (от греч. *spora* —, *angeion* — сосуд и *phoros* — несущий), имеют

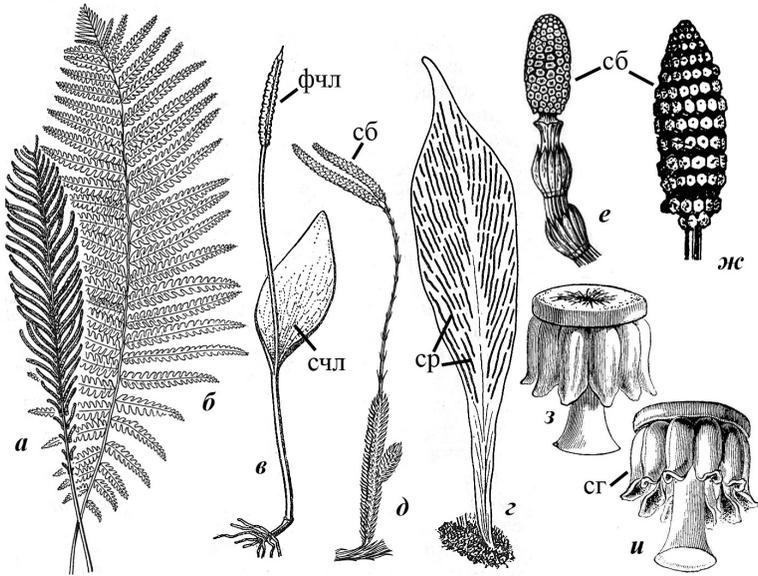


Рис. 1.6. Спороносные листья.

a, б — споро- (*a*) и трофофилл (*б*) страусника обыкновенного; *в, з* — споротрофофиллы ужомника обыкновенного (*в*) и антрофиума подорожникового (*з*); *д-ж* — стробилы плауна (*д*) и хвоща (*е, ж*); *з, и* — спорангиофоры.

Части листа: фчл — фертильная, счл — стерильная; сб — стробил; ср — сорусы; сг — спорангий.

вид сидящих на ножках обычно шестиугольных щитков, несущих на внутренней, обращённой к оси стробила стороне спорангии (рис. 1.6, *з, и*). Первоначально щитки плотно сомкнуты (рис. 1.6, *е*). Это обеспечивает защиту формирующимся спорангиям. При созревании спор ось стробила вытягивается и щитки раздвигаются (рис. 1.6, *ж*). Необходимо отметить, что вопрос о природе спорангиофоров остаётся открытым.

Существуют разные взгляды на происхождение спорангиев у высших растений. Согласно одной из гипотез предки высших растений несли многочисленные одноклеточные спорангии, продуцировавшие тетрады спор. В процессе становления вегетативного тела риниевидных спорогенные клетки аккумулировались на верхушках теломов, располагаясь в их коре под защитой эпидермы (рис. 1.7).

Всё разнообразие в расположении спорангиев у высших сосудистых растений можно вывести, по мнению значительного числа исследовате-

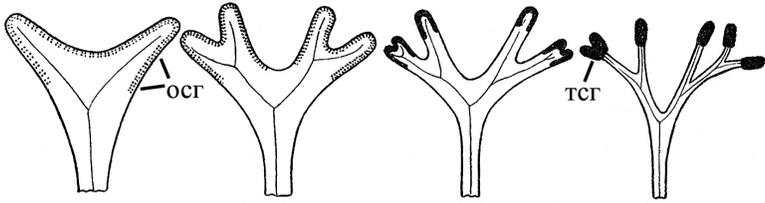


Рис. 1.7. Происхождение терминальных спорангиев из дискретных одноклеточных спорангиев предков высших растений.

Спорангии: осг — одноклеточные, тсг — терминальные.

лей, из их терминального положения на телом риниевидных. Согласно теломной теории появлению трофофиллов у большей части, а возможно и всех сосудистых растений, предшествовало перевершинивание стерильных теломов. Каждый раз один из возникающих при верхушечном ветвлении теломов получал более мощное развитие, чем другой. Результатом этого стало образование морфологически выраженной лидирующей оси, на которой располагались верхушечно разветвлённые «боковые» теломы. Считается, что теломные листья возникли из таких боковых групп теломов в результате планации — расположения теломов каждой из них в одной плоскости, их последующего уплощения и срастания.

В результате перечисленных, а также ряда других, сходных с ними процессов из фертильных теломов возникли и спорофиллы с разным положением спорангиев (рис. 1.8).

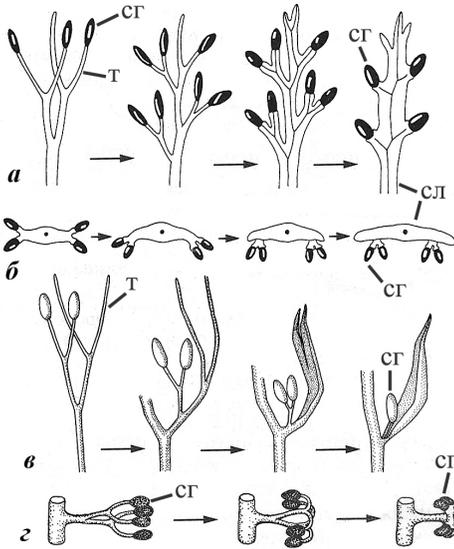


Рис. 1.8. Ряды переходных форм от терминального к иным вариантам расположения спорангиев у споровых растений.

Стадии: а — возникновения спорофилла с краевыми спорангиями, б — перемещения спорангиев на нижнюю сторону спорофилла, в — становления пазушного и эпифильного расположения спорангиев, г — возникновения спорангиофора.

сг — спорангии, т — теломы, сл — спорофиллы.

Различают *равно-* и *разноспоровые* растения. Первым из них свойственна *изоспория* (от греч. *isos* — равный, одинаковый, подобный и *spora*), или равноспоровость. В этом случае все споры, образуемые растением, одинаковы (*изоспоры*). Для вторых характерна *гетероспория* (от греч. *heteros* — иной, другой и *spora*), или разноспоровость — образование растением двух видов спор: *макро-*, или *мегаспор* (от греч. *takros, megas* — большой) и *микроспор* (от греч. *mikros* — маленький). Из числа ныне живущих споровых сосудистых растений разноспоровыми являются водные папоротники — марсилеевые, сальвиниевые и азолловые, а также селлагинелловые и полушниковые из плауновидных; равноспоровыми — все остальные растения.

1.2. РАВНОСПОРОВЫЕ РАСТЕНИЯ

Количество спор, производимых равноспоровым растением, очень велико. Единственная особь щитовника или кочедыжника — папоротников, растущих в умеренной зоне, может продуцировать от 750 тыс. до 750 млн. спор; древовидный тропический папоротник циатея — от 600 млн. до 6 млрд. спор. В отдельно взятой спорангии насчитываются десятки, сотни и тысячи спор, у некоторых ужовниковых — до 15 000 спор.

Споры равноспоровых растений высыпаются из спорангия обычно в одноклеточном состоянии. Реже формирование гаметофита начинается ещё в спорангии. Последнее свойственно, например, ряду папоротников, в спорах которых содержатся дифференцированные хлоропласты. Высыпающиеся споры разносятся ветром. Их жизнеспособность у разных видов не одинакова. Нередко способность к прорастанию утрачивается в течение нескольких недель или даже дней. У части видов выпавшие споры, напротив, переживают состояние покоя. Так, у ряда плаунов они прорастают под землей через 3–8 лет после выпадения. За это время споры постепенно погружаются в почву с дождевой и талой водой, в результате деятельности живущих в почве беспозвоночных животных и др. Вообще же жизнеспособность спор некоторых растений может сохраняться десятилетиями. Например, из папоротников у одного из видов пеллеи описано прорастание спор через 50 лет хранения в гербарии, асплениума — 48 лет, лигодиума — через 27 лет.

Прорастание спор происходит при благоприятных условиях. Ему предшествует их набухание за счёт абсорбированной воды. Поскольку экзоспорий не эластичен, он разрывается в зоне апертурных борозд.

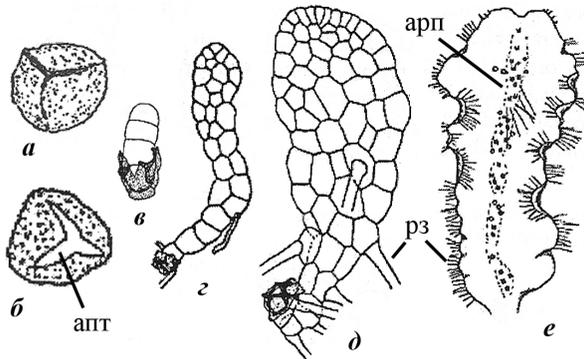


Рис. 1.9. Разные стадии развития гаметофита папоротника рипидоптериса щитовидного.

а, б — споры до (а) и после (б) разрыва экзоспория; в–д — гаметофит на разных стадиях формирования; е — завершивший развитие гаметофит.

апт — апертюра, арп — архегониальная подушка, рз — ризоиды.

Из спор развиваются гаметофиты, или *заростки*, или иначе *проталлии* (от греч. *pro* — перед, раньше и *thallos* — отпрыск, ветвь) (рис. 1.9). Это самостоятельные организмы, которые различаются внешним обликом, способом питания, продолжительностью жизни и др. Общим для них является наличие половых органов — *гаметангиев* (от греч. *gametē* и *angeion* — сосуд), в которых в результате митотических делений образуются гаметы: сперматозоиды и яйцеклетки. Мужские половые органы — *антеридии* (от греч. *anthēros* — цветущий) представляют собой мешковидные образования сферической формы. Антеридий состоит из однослойной стенки и расположенных под ней *сперматогенных клеток*, из которых формируются *сперматозоиды* (рис. 1.10, а, б).

Женский половой орган — *архегоний* (от греч. *archē* — начало и *gonē* — рождение, материнская утроба) имеет колбовидную форму и состоит из расширенного брюшка и узкой шейки (рис. 1.10, з, д). Стенка архегония однослойная. В брюшке располагается крупная *яйцеклетка*, в шейке — *брюшная* и *шейковые канальцевые клетки*. Яйцеклетка и брюшная канальцевая клетка образуются при делении общей для них материнской клетки, т. е. имеют общее происхождение.

Согласно наиболее распространённой версии гаметангии высших растений возникли из многоклеточных половых органов водорослей.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава 1. Размножение растений спорами	5
1.1. Спорангий	—
1.2. Равноспоровые растения	13
1.3. Разноспоровые растения	24
Глава 2. Размножение растений семенами	31
2.1. Голосеменные растения.....	32
2.1.1. Саговниковые	—
2.1.2. Хвойные	39
2.2. Покрытосеменные, или цветковые растения	45
2.2.1. Цветок.....	46
2.2.2. Опыление и оплодотворение.....	67
2.2.3. Семя и плод	77
2.2.5. Соцветия	97
2.2.6. Периодизация онтогенеза растений	104
Глава 3. Вегетативное размножение	115
Глава 4. Эволюция размножения растений: нерешённые проблемы (Вместо заключения)	130
Рекомендуемая литература	145
Источник иллюстраций	146
Указатель названий растений	150
Предметный указатель	156

Учебное издание

Анатолий Александрович Паутов

РАЗМНОЖЕНИЕ РАСТЕНИЙ

Учебник

Редактор *Т. Н. Пескова*
Компьютерная верстка *А. М. Вейшторт*

Подписано в печать 22.10.2013. Формат 60 × 90¹/₁₆.
Печать офсетная. Бумага офсетная.
Усл. печ. л. 10,25. Тираж 400 экз. Заказ № 208

Издательство Санкт-Петербургского университета.
199004, С.-Петербург, В.О., 6-я линия, 11/21.
Тел./факс (812)328-44-22
E-mail: editor@unipress.ru
www.unipress.ru

Типография Издательства СПбГУ.
199061, С.-Петербург, Средний пр., 41.