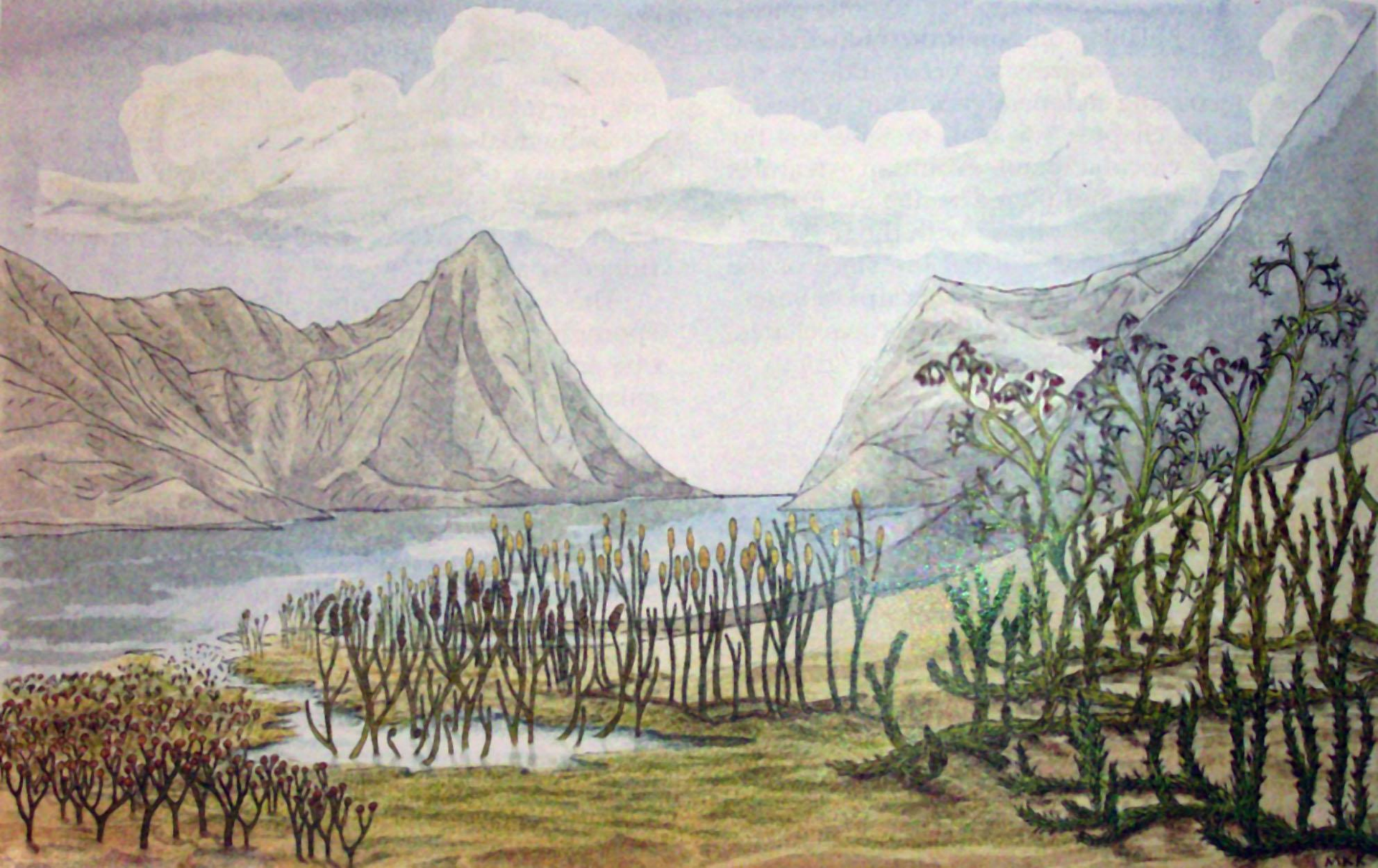




Отдел
Lycorodiorphyta

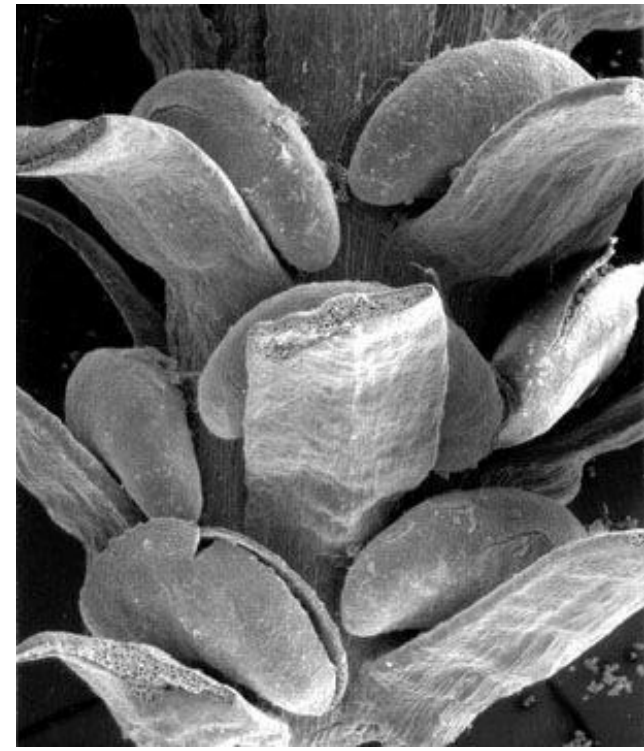
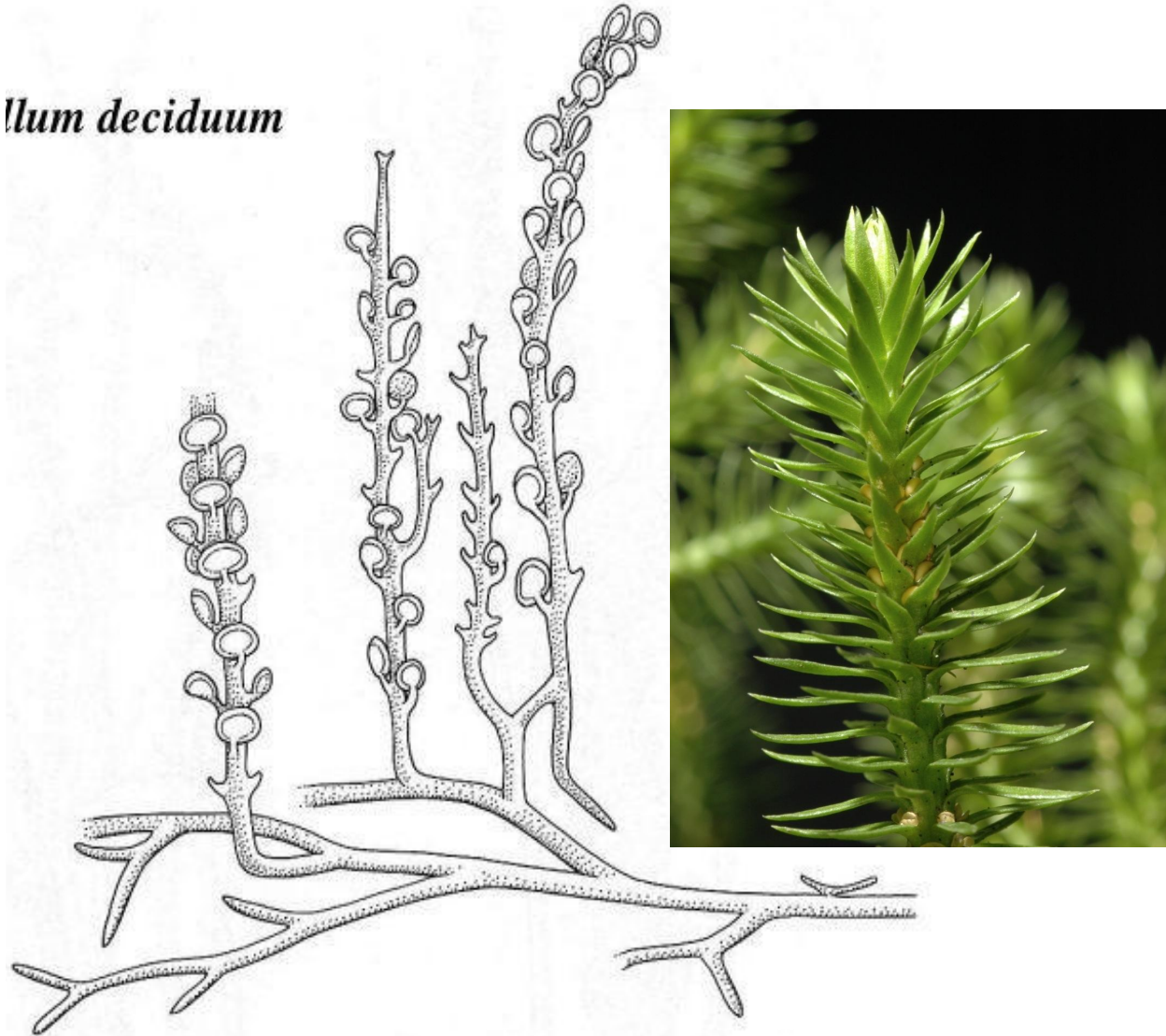
**Возникли 400 млн. лет назад.
Самые древние из нынеживущих
растений спорофитной линии
эволюции.**



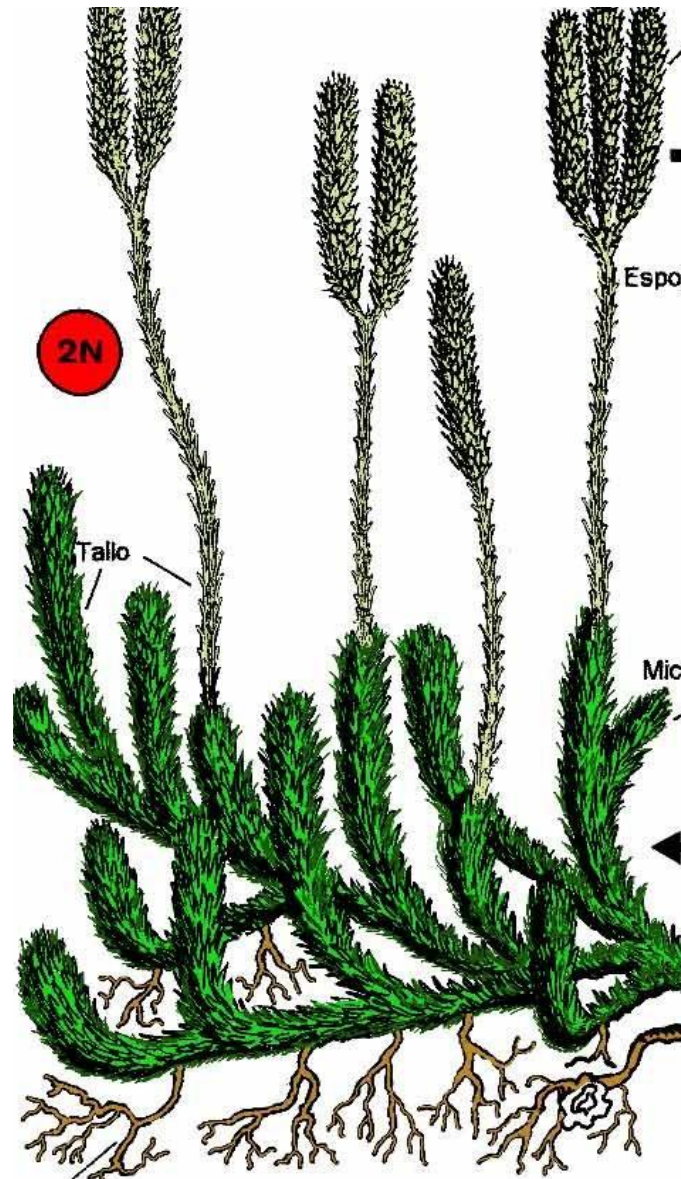
Ландшафт среднего Девона. Раннедевонские (408 - 387 млн лет назад) *Cooksonia*, *Zosterophyllum*, *Aglaophyton*. Среднедевонский *Psilophyton* (387-374 млн лет назад), плауны *Drepanophycus* и *Protolepidodendron*. На переднем плане - мхи, «вышедшие на сушу» 510-430 млн лет в Ордовике.

Одиночные пазушные спорангии эвспорангиатного типа, нет приспособлений для вскрывания

Plum deciduum



Появление листьев и корней



Возникновение разноспоровости

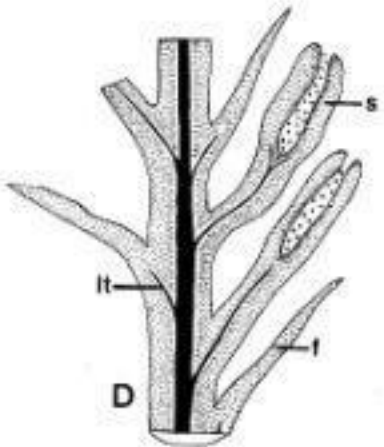


Класс Lycopodiopsida

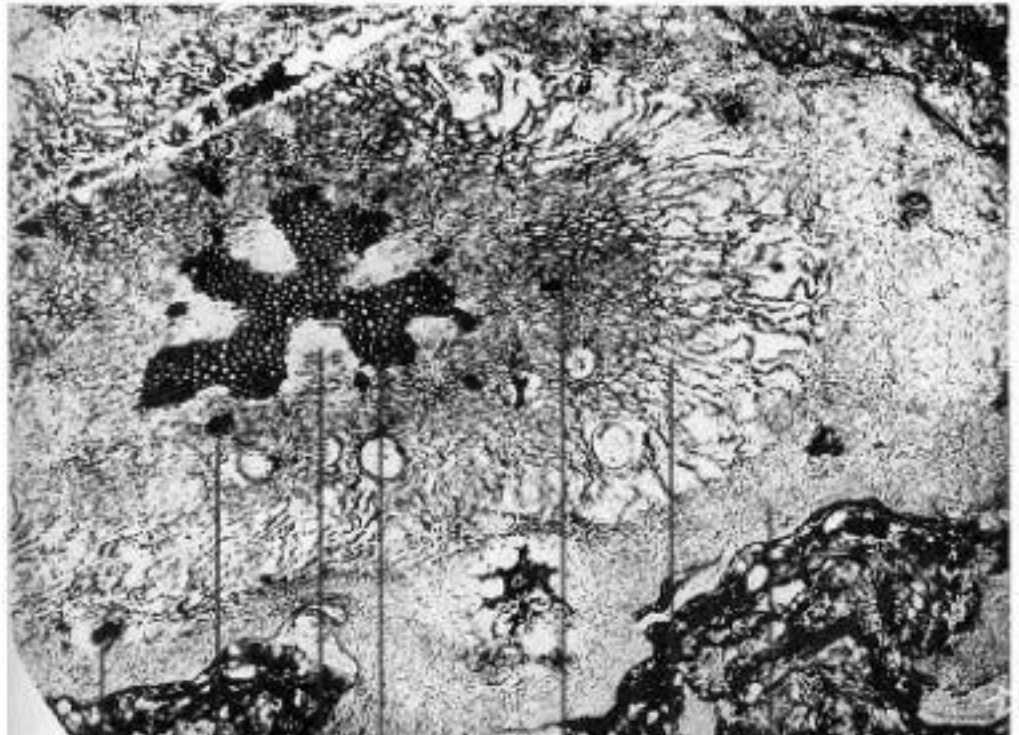
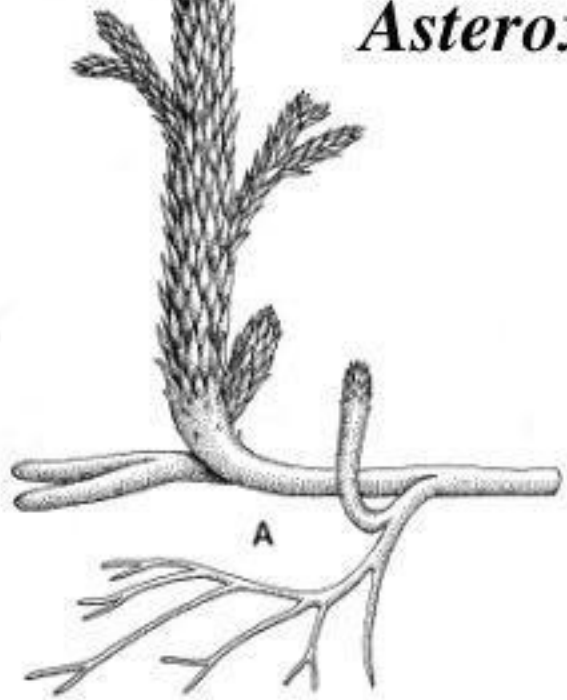
Нынеживущие и ископаемые равноспоровые плауны



Средний Девон 390-370 млн лет назад



Asteroxylon

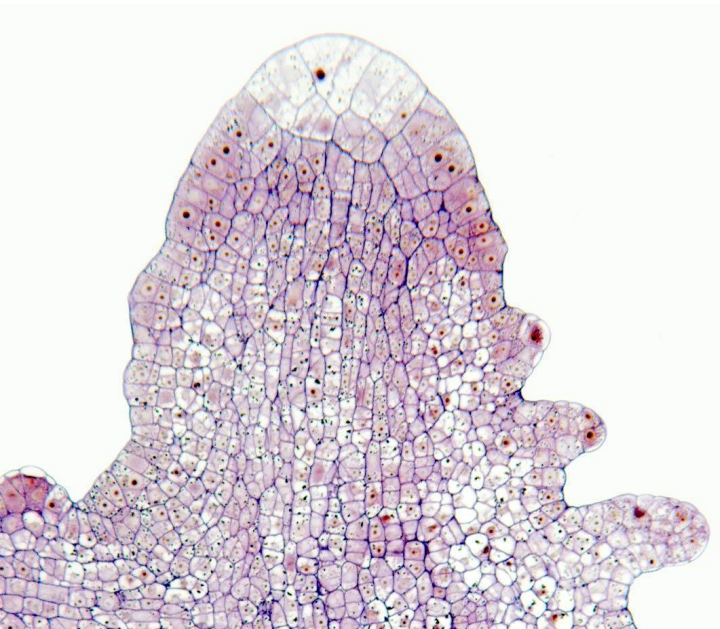




Особенности строения нынеживущих равноспоровых плаунов

У растений существует три структурных типа АМП.

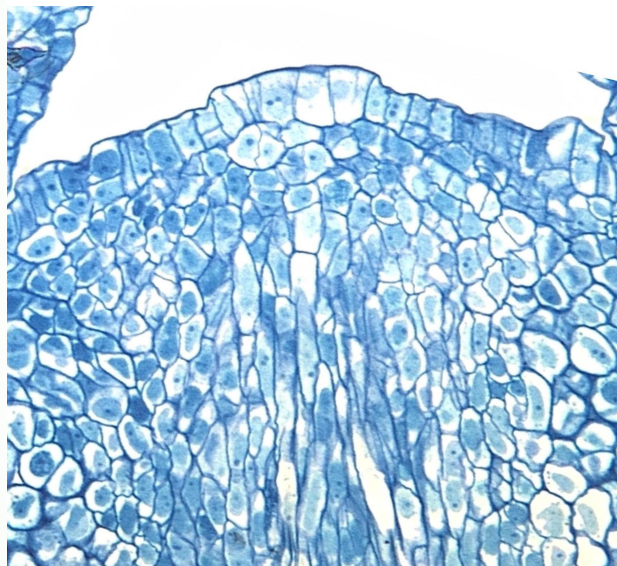
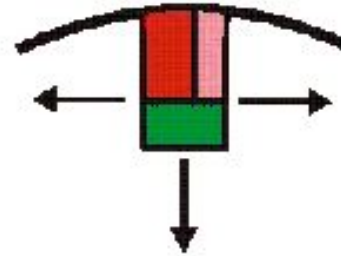
АМП с единственной АК



Апекс побега *Selaginella kraussiana*
моноплексный тип

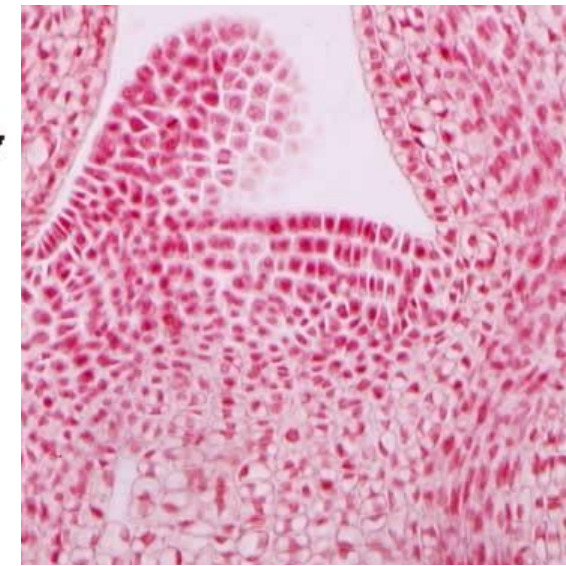
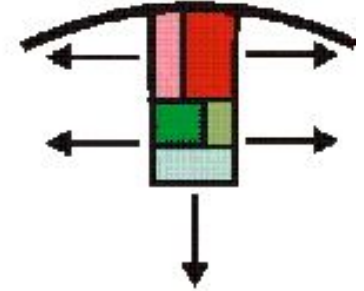
АМП с множественными АИ

АИ делятся
анти- и периклиально



Апекс побега *Huperzia selago*
симплексный тип

АИ 1-3 наружных слоев делятся только
антиклинально, остальные – в разных
направлениях



Апекс побега *Syringa vulgaris*
дуплексный тип=туника-корпус

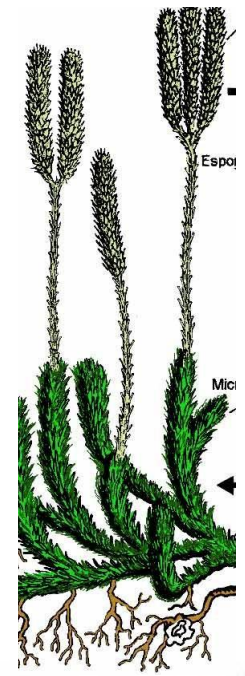
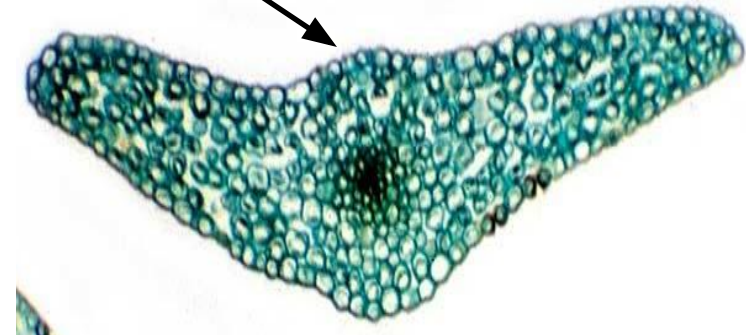
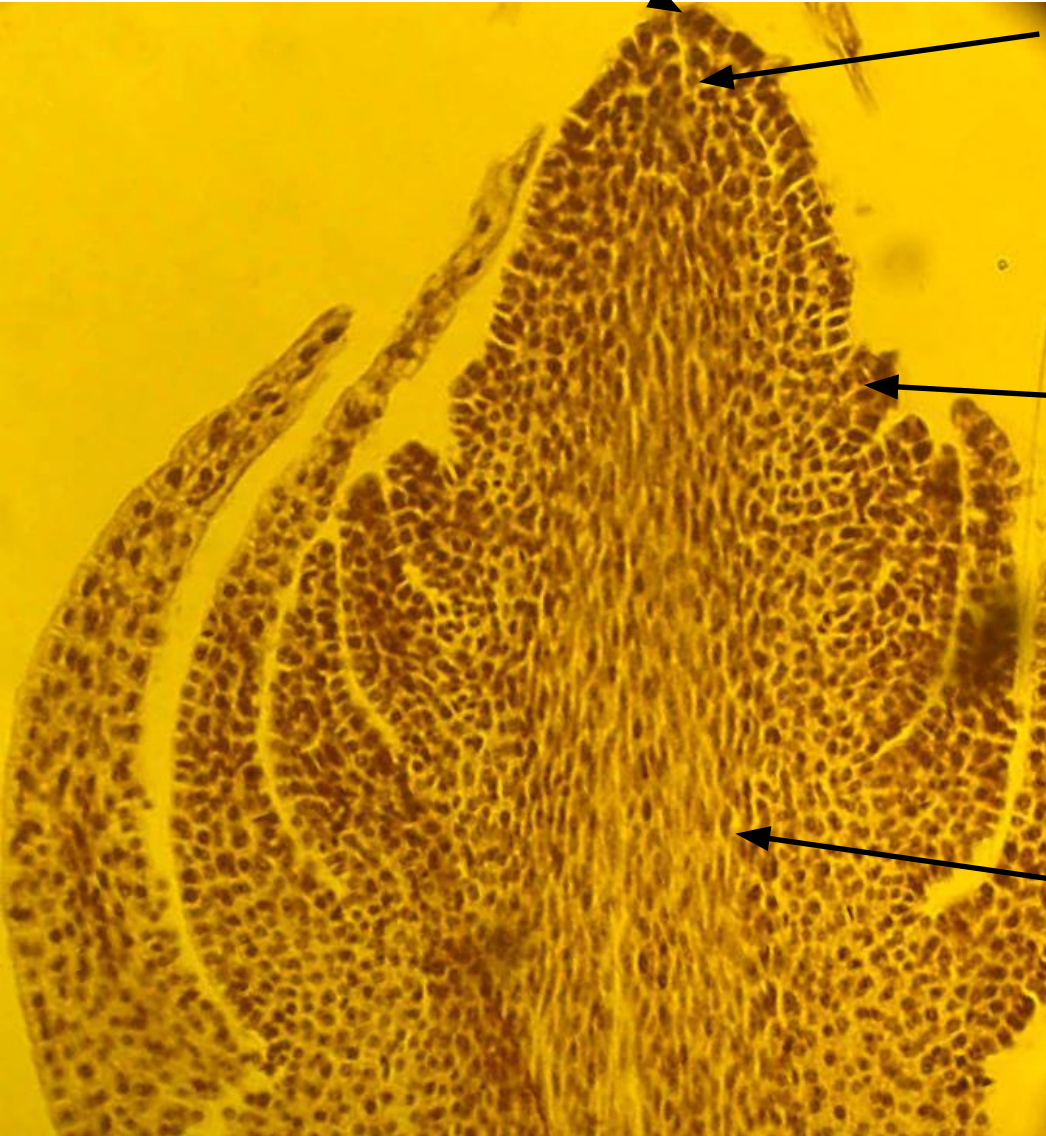
Lycopodium sp.

Поверхностные инициали

Подповерхностные инициали

Зачаток листа

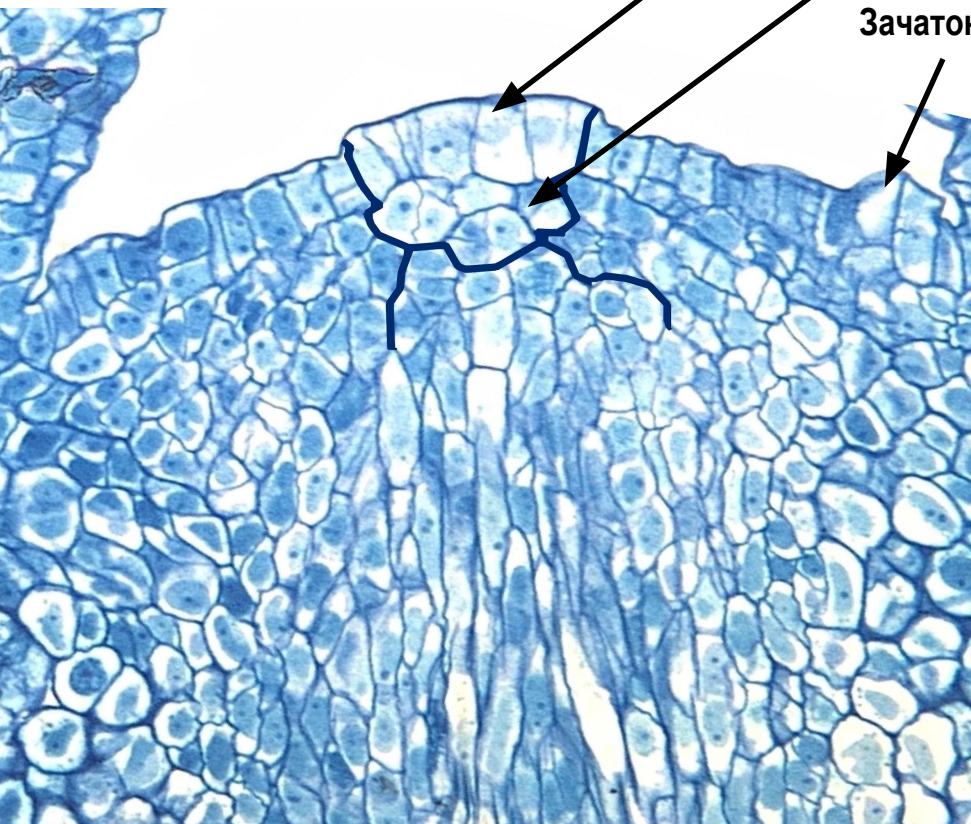
Прокамбий



Huperzia selago



Строение апикальной меристемы *Huperzia selago*

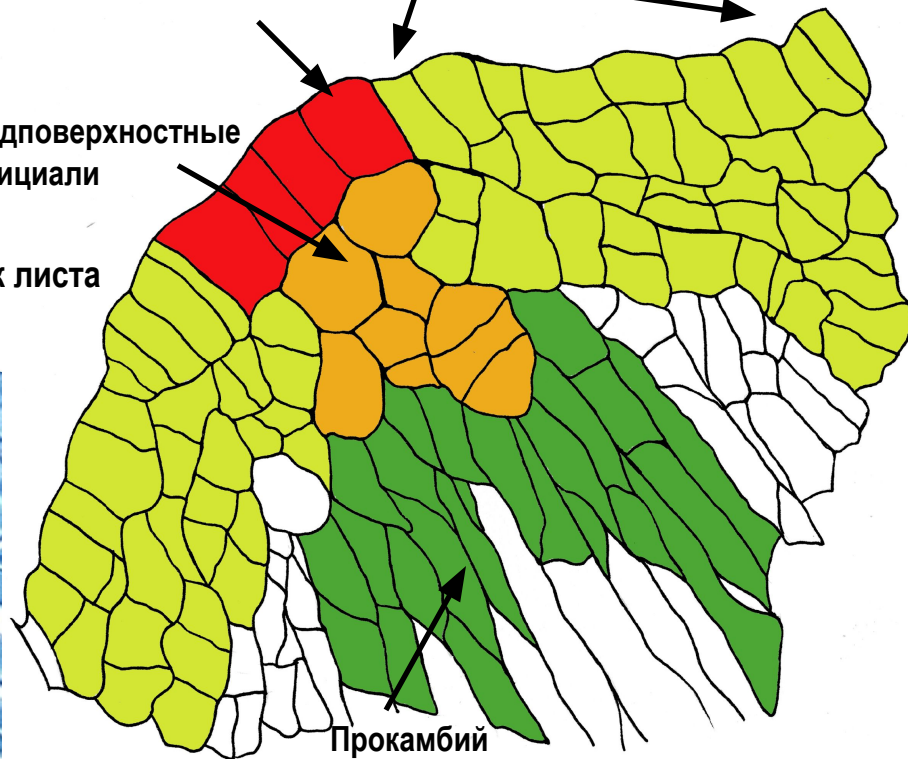


Группа поверхностных апикальных инициалей

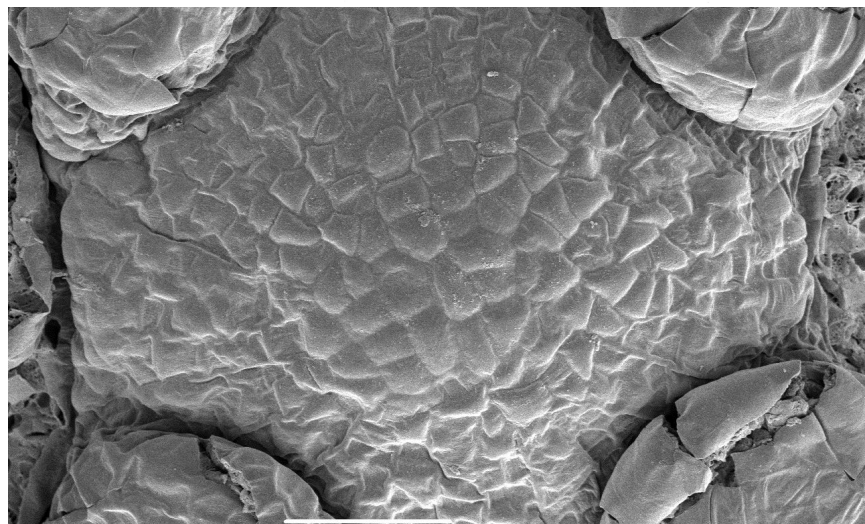
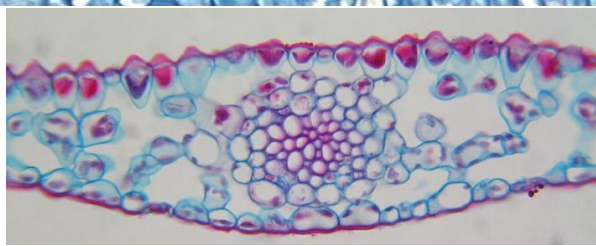
Периферическая зона

Подповерхностные инициали

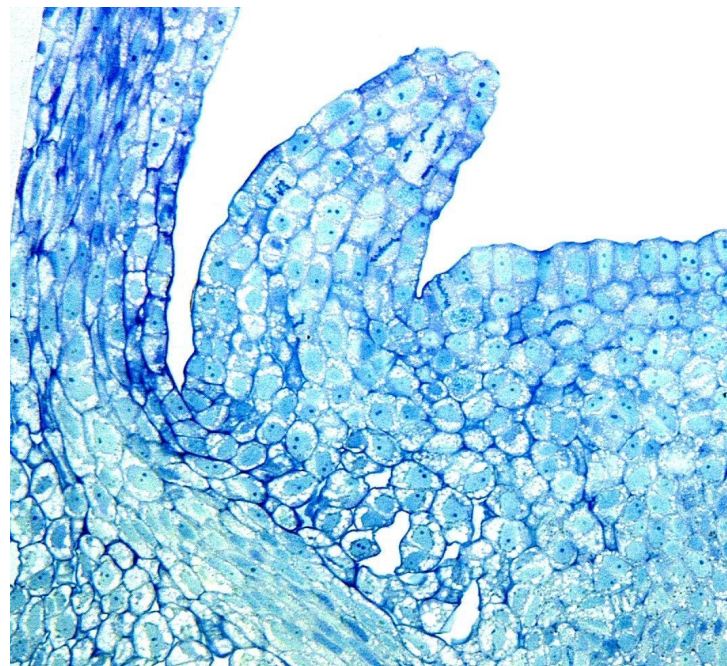
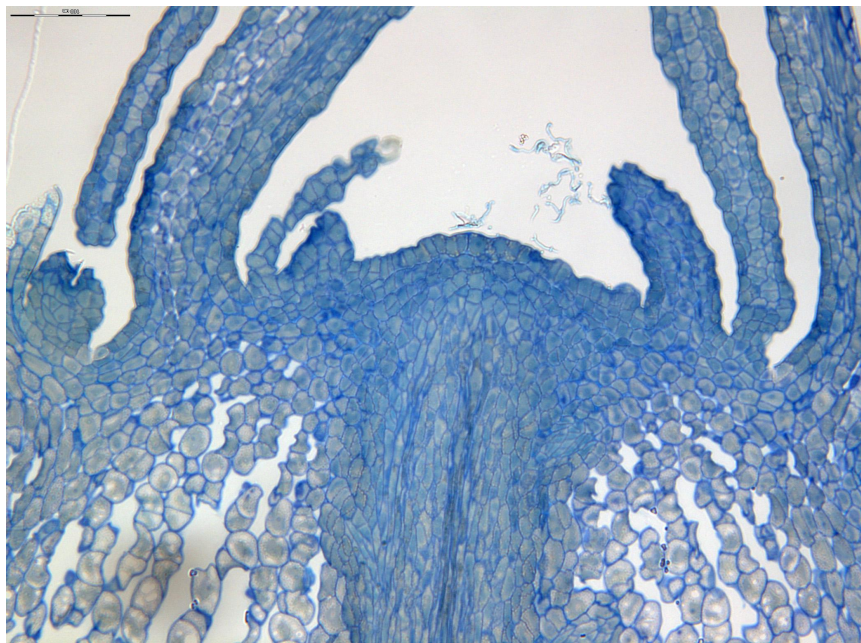
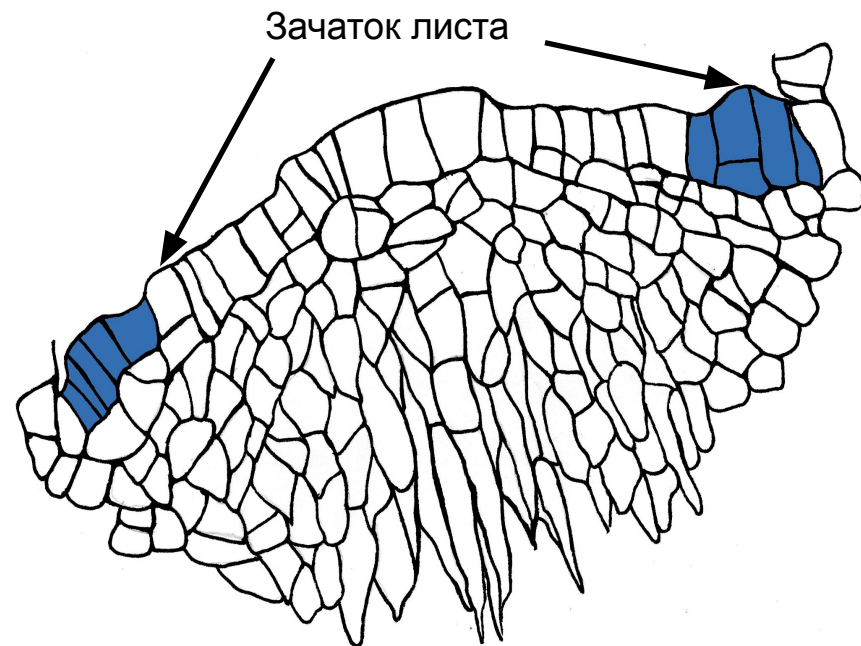
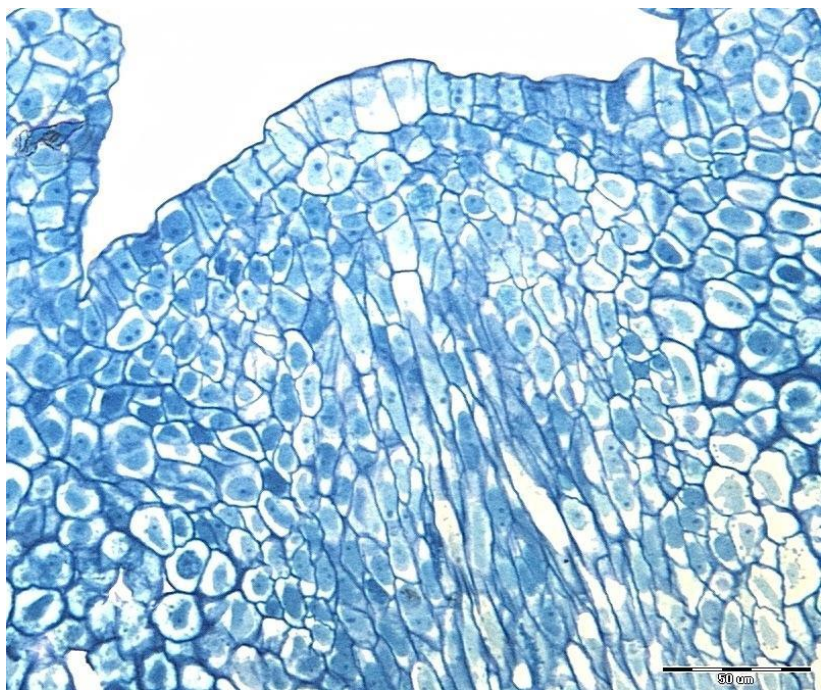
Зачаток листа



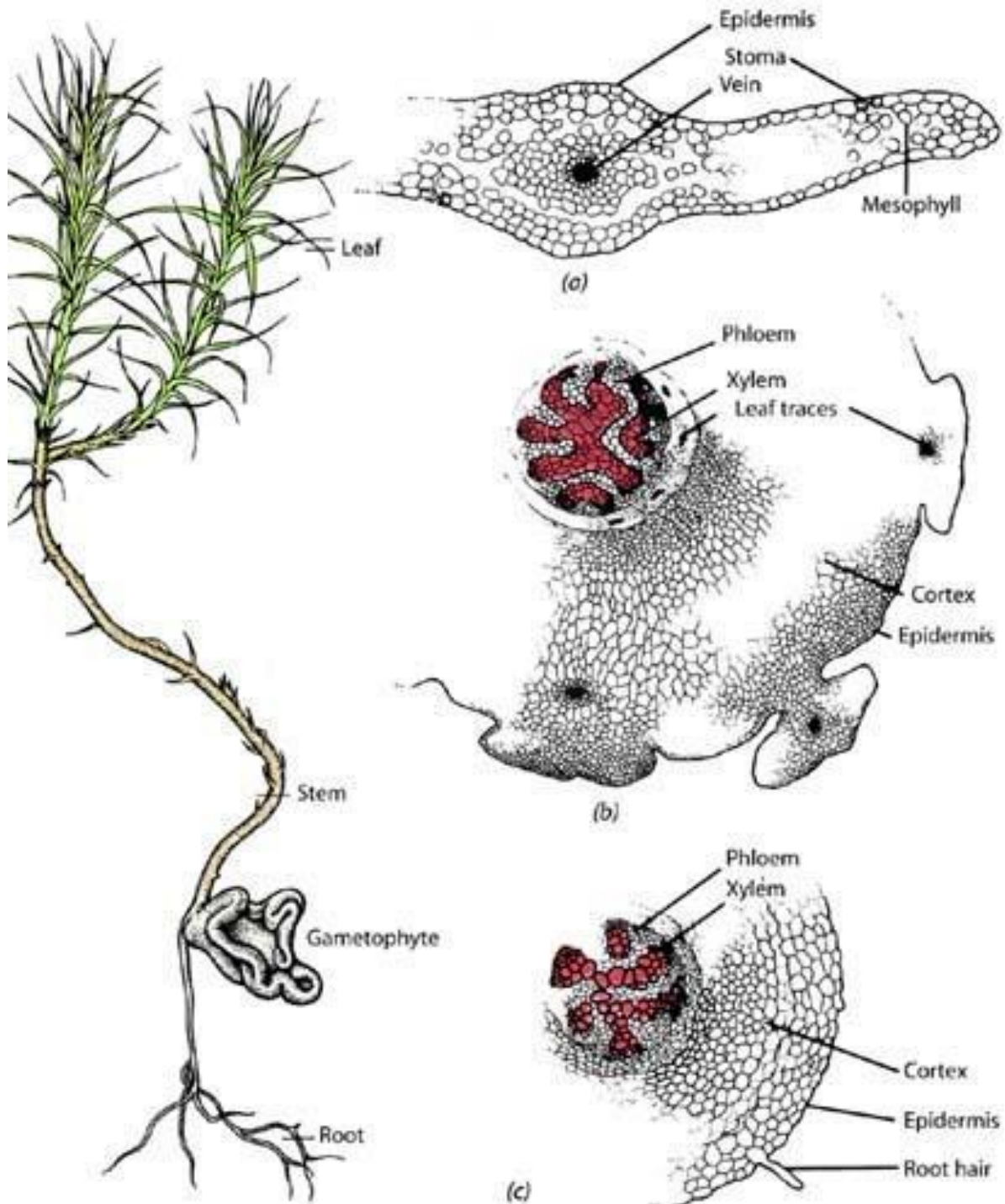
Прокамбий



Заложение листа в апикальной меристеме *Huperzia selago*



Внутренне строение побегов и корней





Плектостела на поперечном срезе корневища *Lycopodium*,

ФОРМИРОВАНИЕ ПЛЕКТОСТЕЛЫ

Плауна булавовидного (*Lycopodium clavatum*)

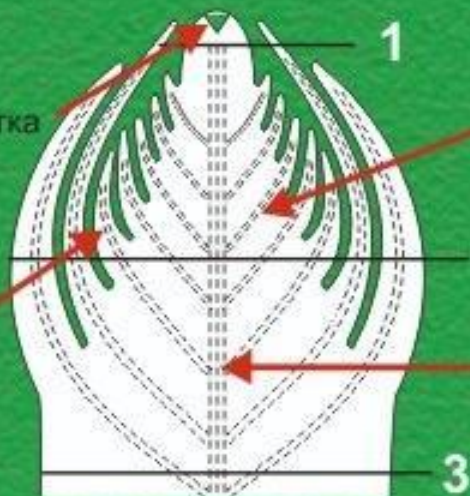
Продольный срез верхушки побега

Схемы поперечных срезов через верхушку побега



инициальная клетка

зачатки листьев



прокамбий листовых следов

центральный тяж прокамбия



1

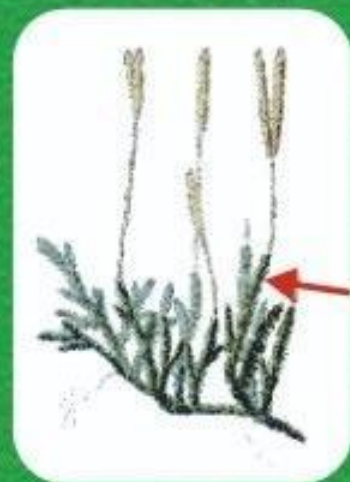


2



3

Внешний вид



энационные листья

Поперечный срез стебля



протоксилема

метаксилема

первичная флоэма

перицикл

основание листа

Плектостела

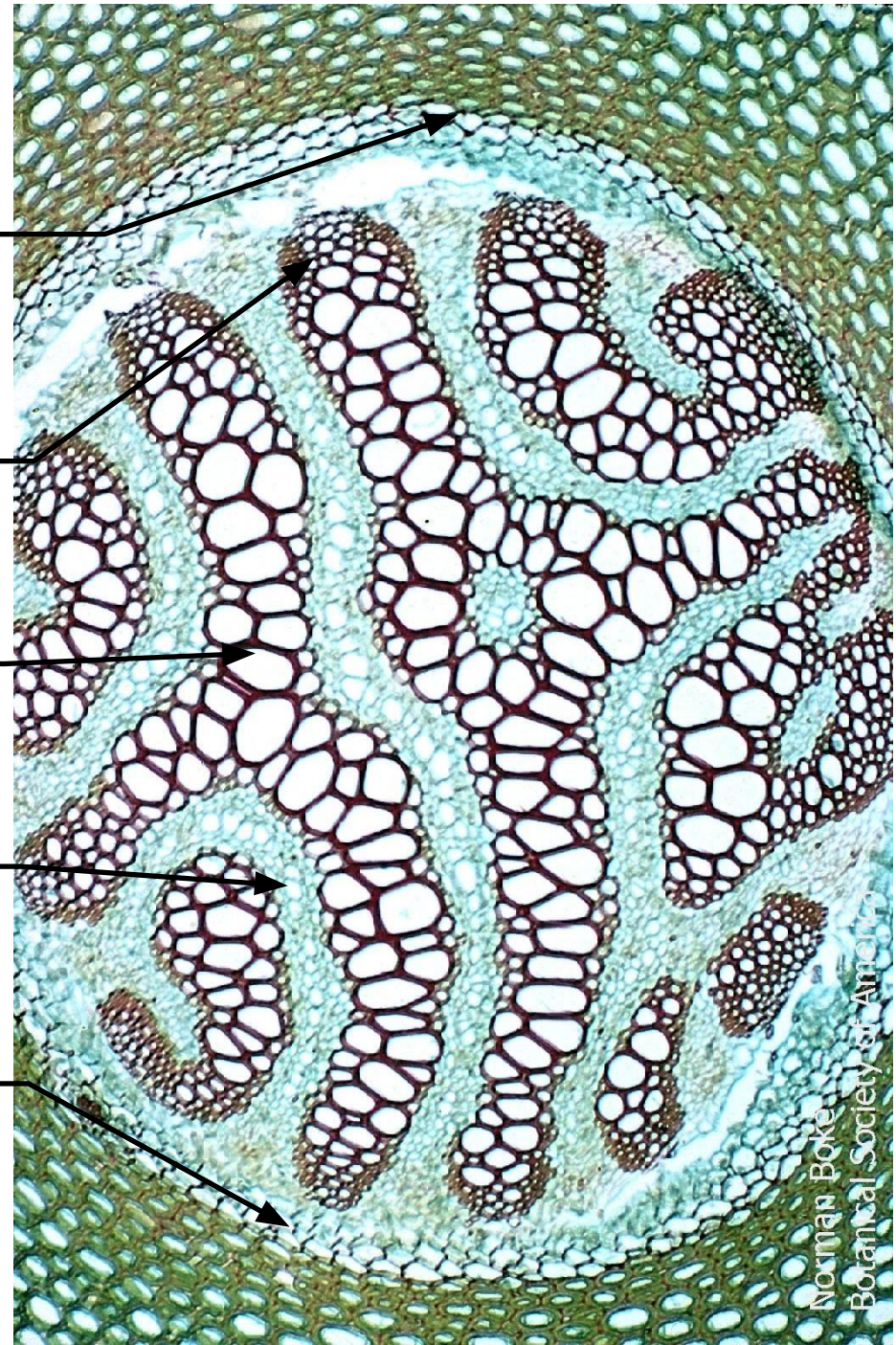
эндодерма

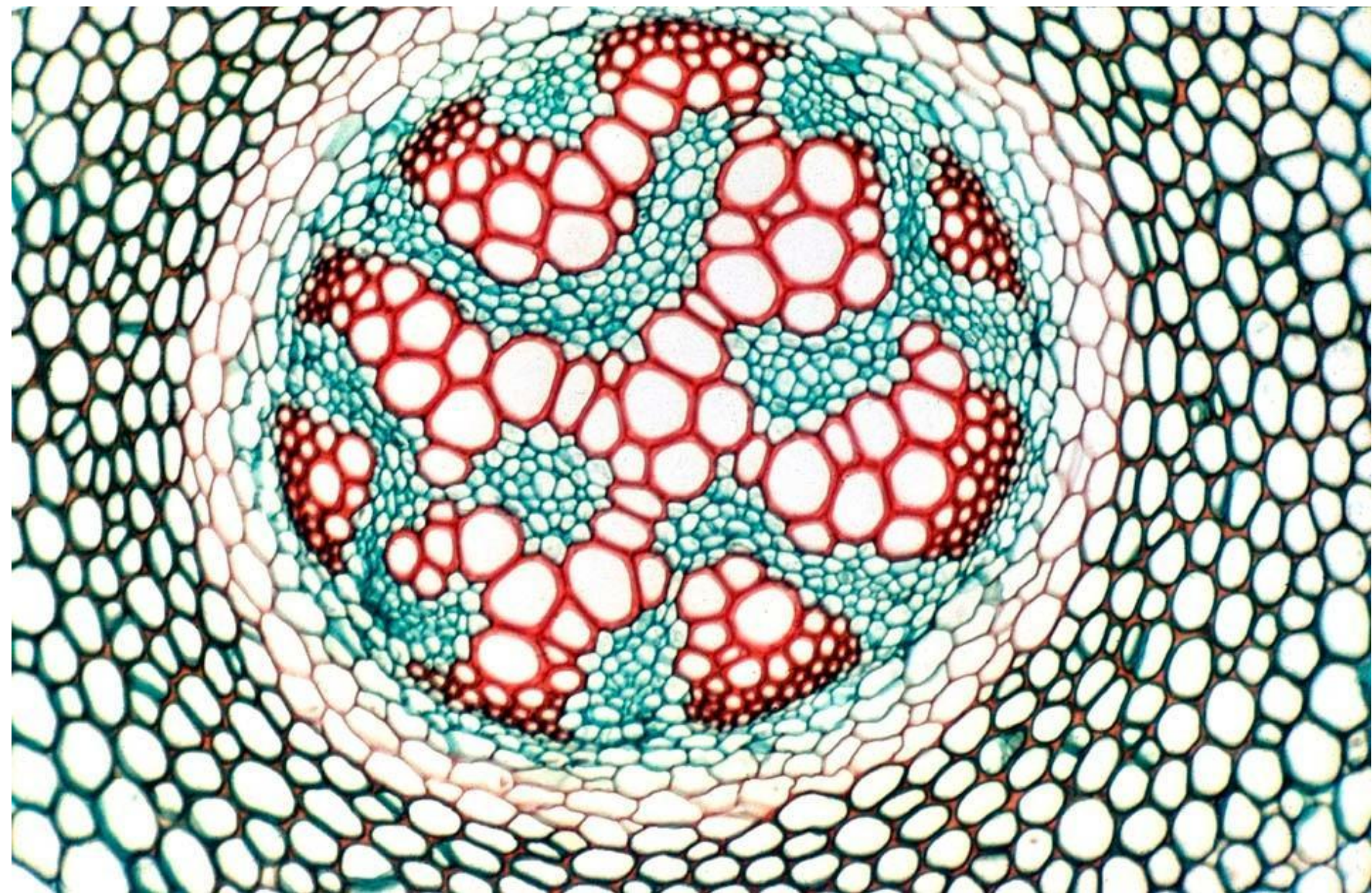
протоксилема

метаксилема

Флоэма (ситовидные клетки
и лубяная паренхима)

перицикл





Актиностела на поперечном срезе корня *Lycopodium* sp.

Класс Isoetopsida

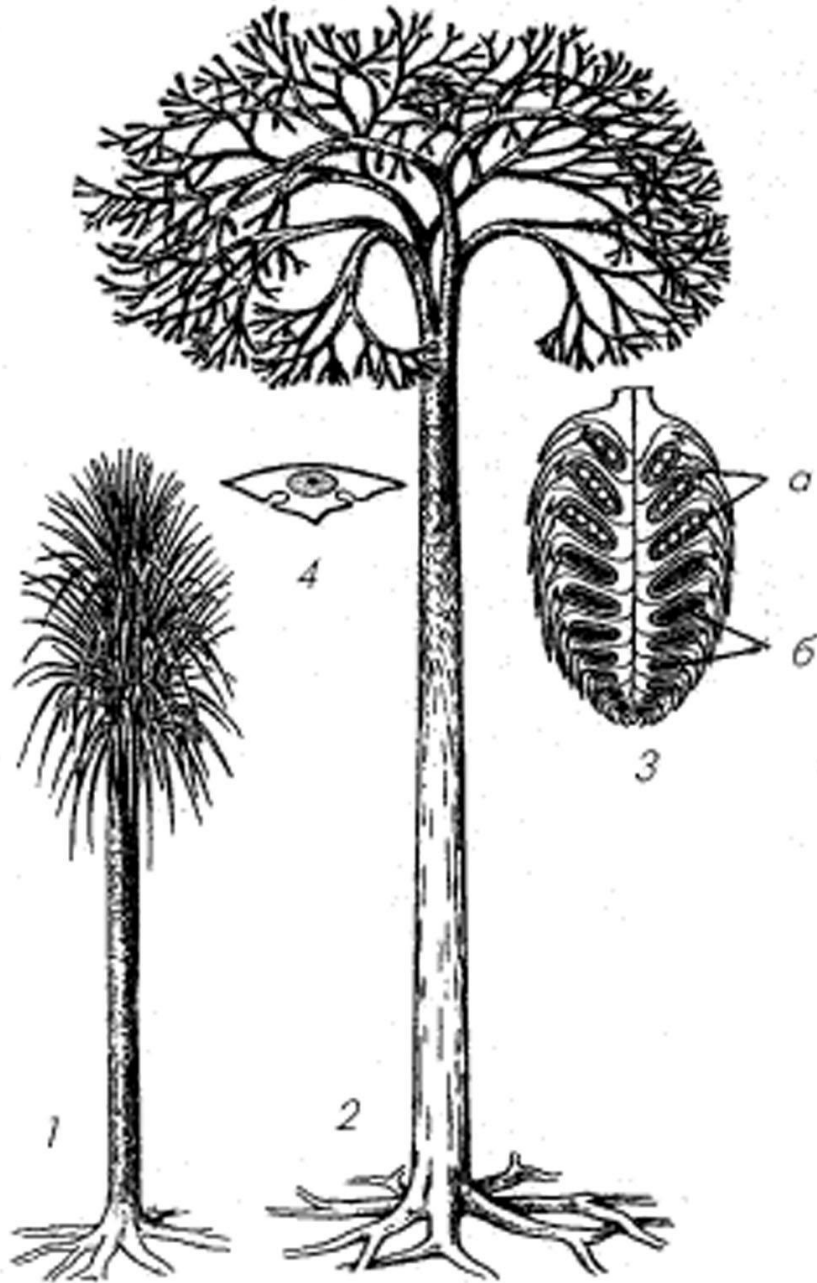
Нынеживщие и ископаемые разноспоровые плауны

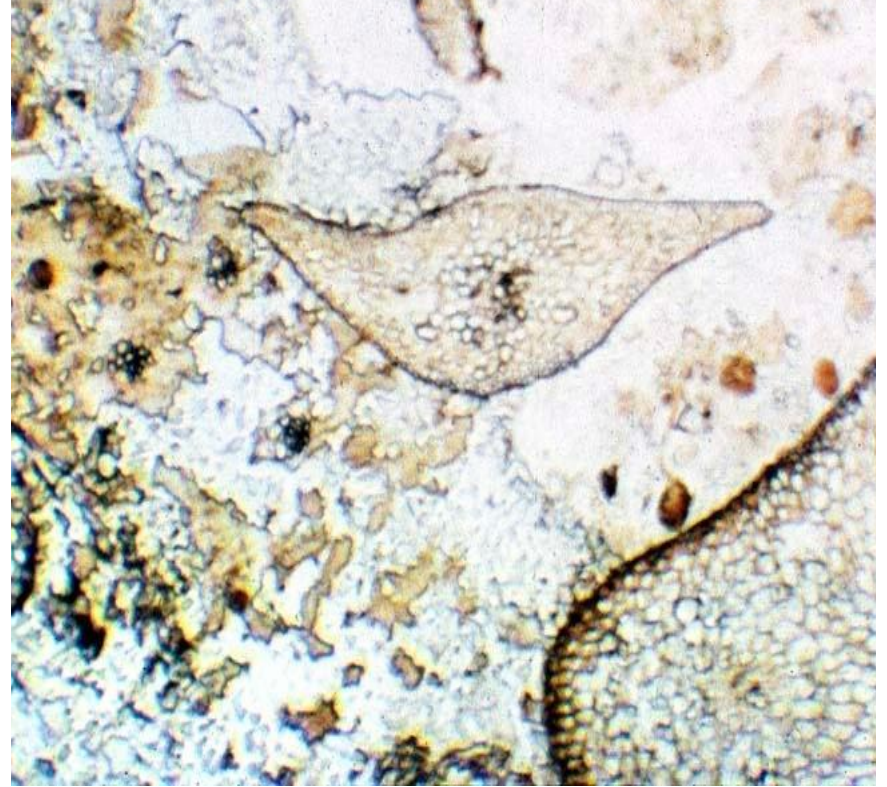




Каменноугольный период - эра ископаемых плаунов (345-280 млн лет назад)

Lepidodendron sp.





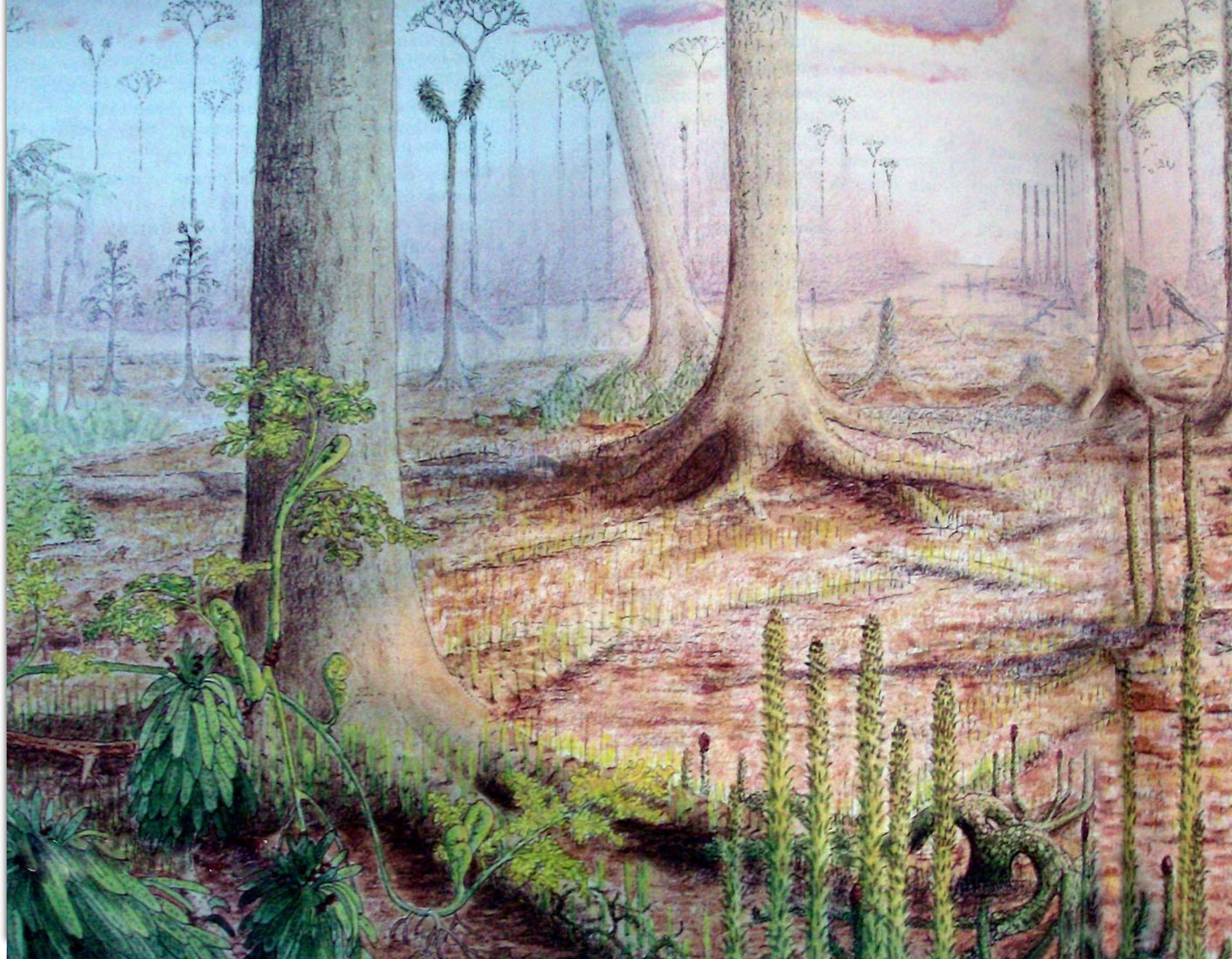
Lepidodendron реконструкция олиственной ветви с листьями до 70 см длиной и стробилами микроспорангиев



“Окаменевшая роцца” Victoria Park, Glasgow, Scotland

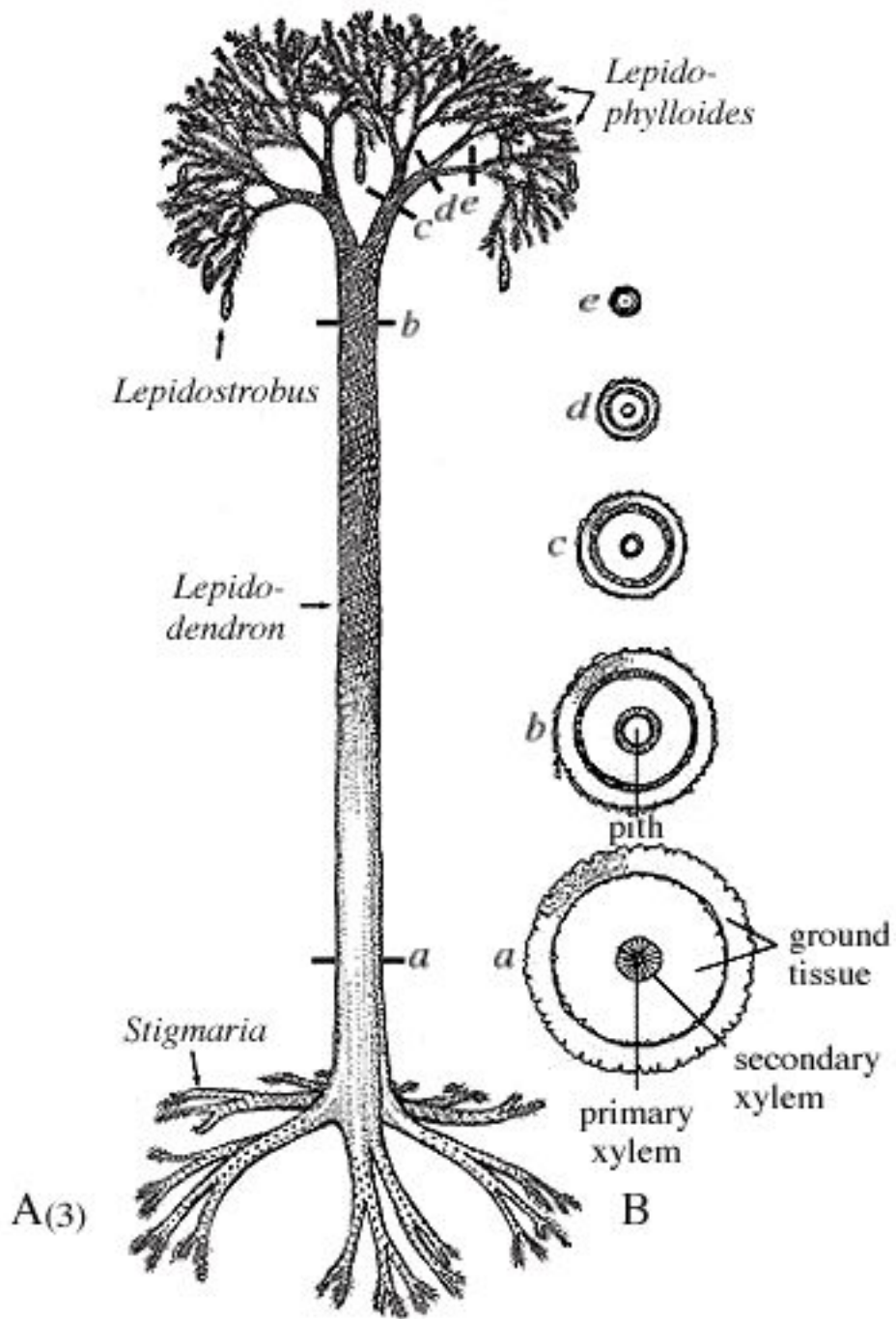


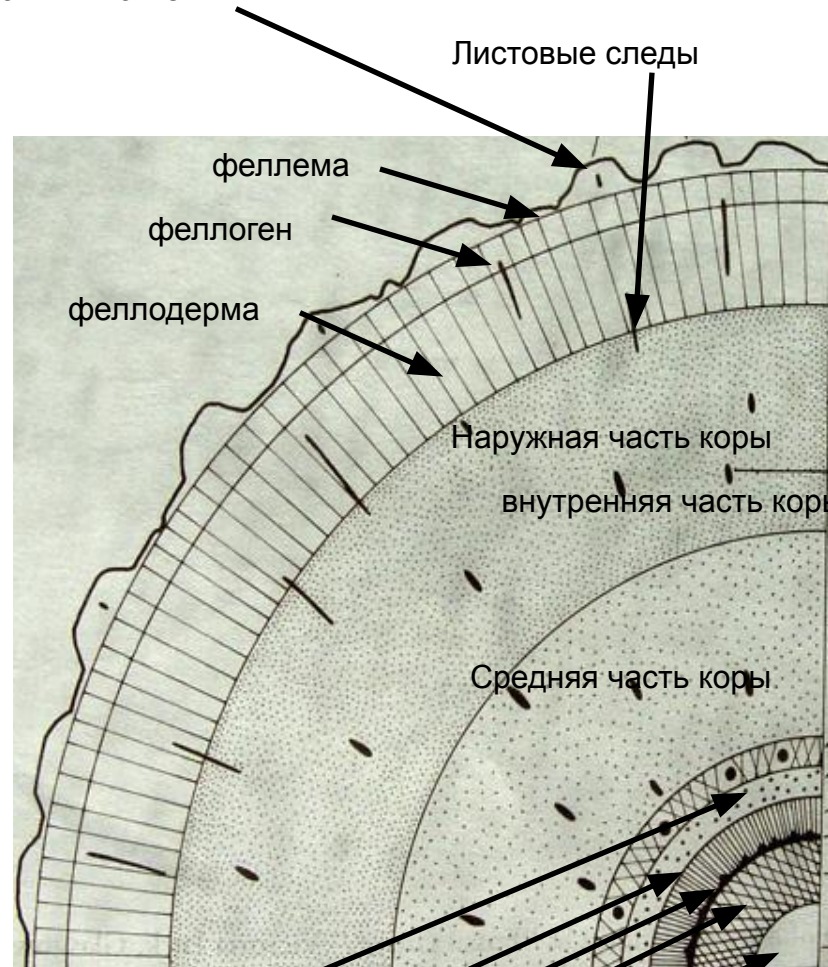
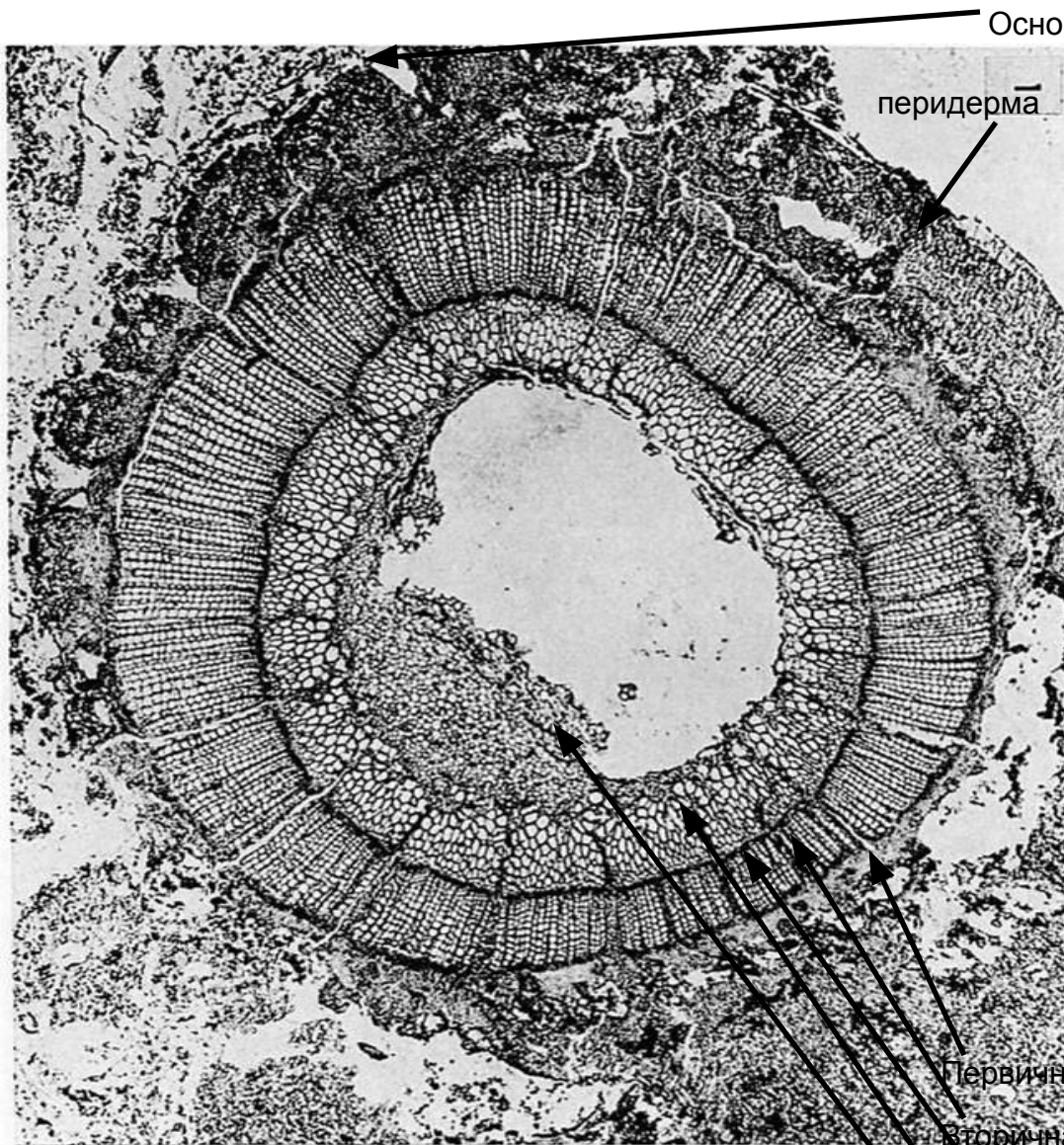
Окаменевшие ризофоры (род *Stigmaria*)





Stigmaria – слепок, на котором видны места прикрепления корней





Первичная флоэма

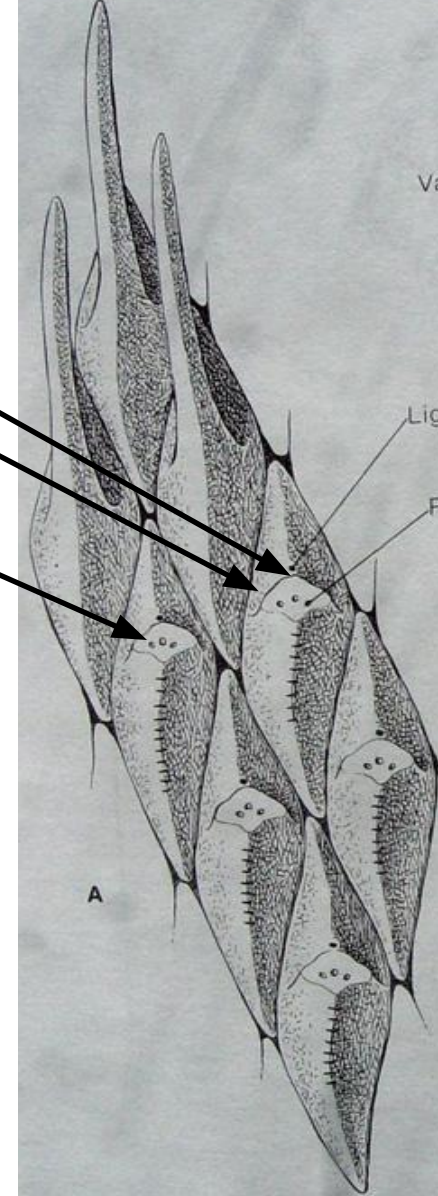
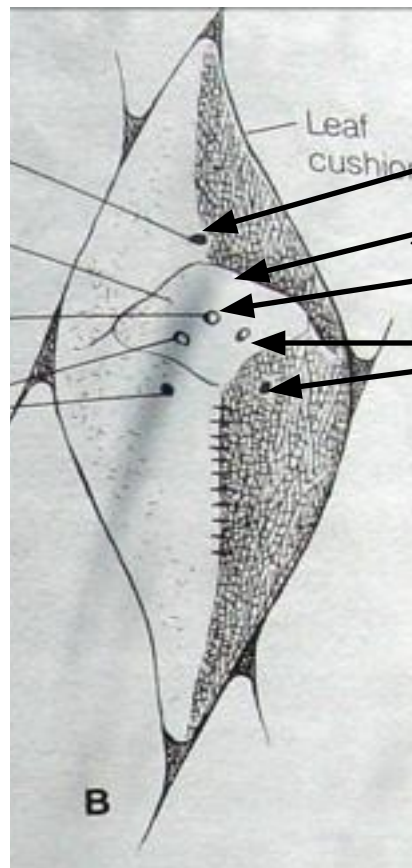
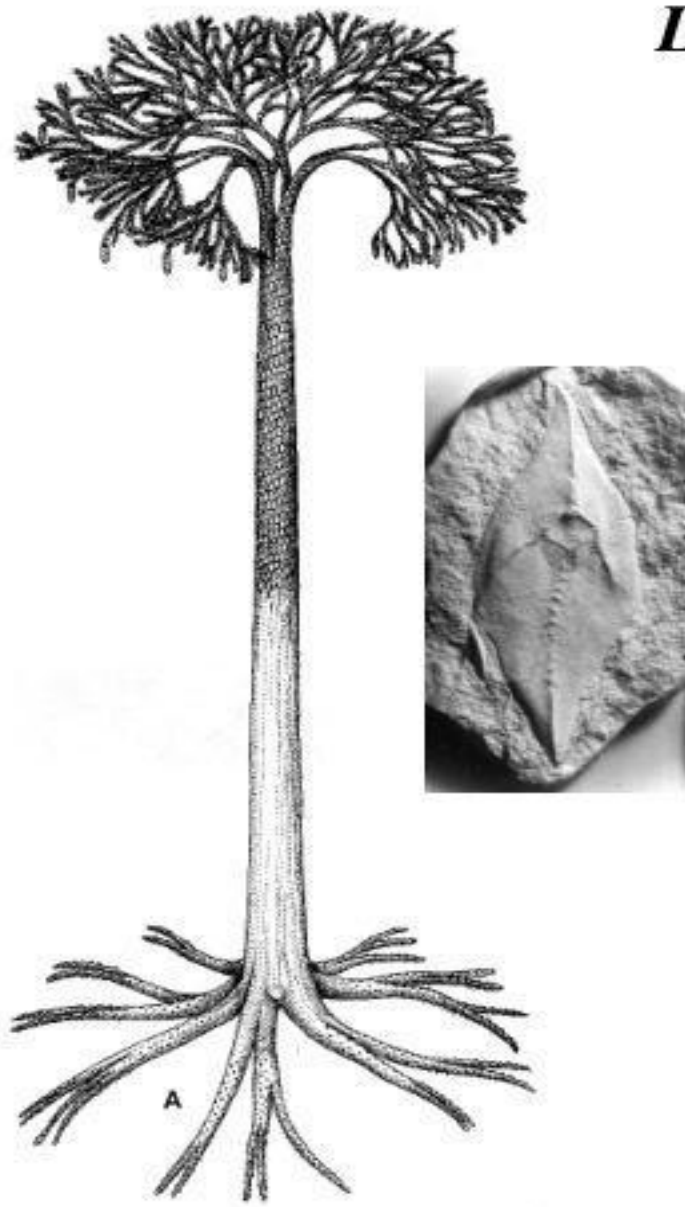
Вторичная ксилема

протоксилема

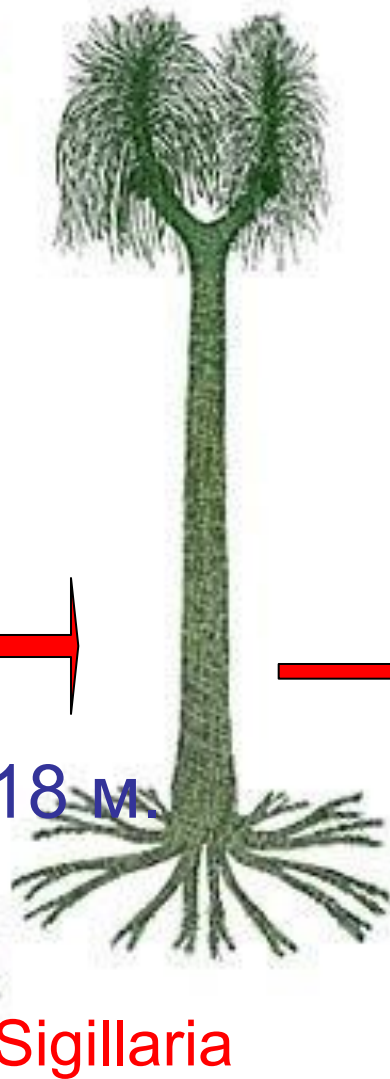
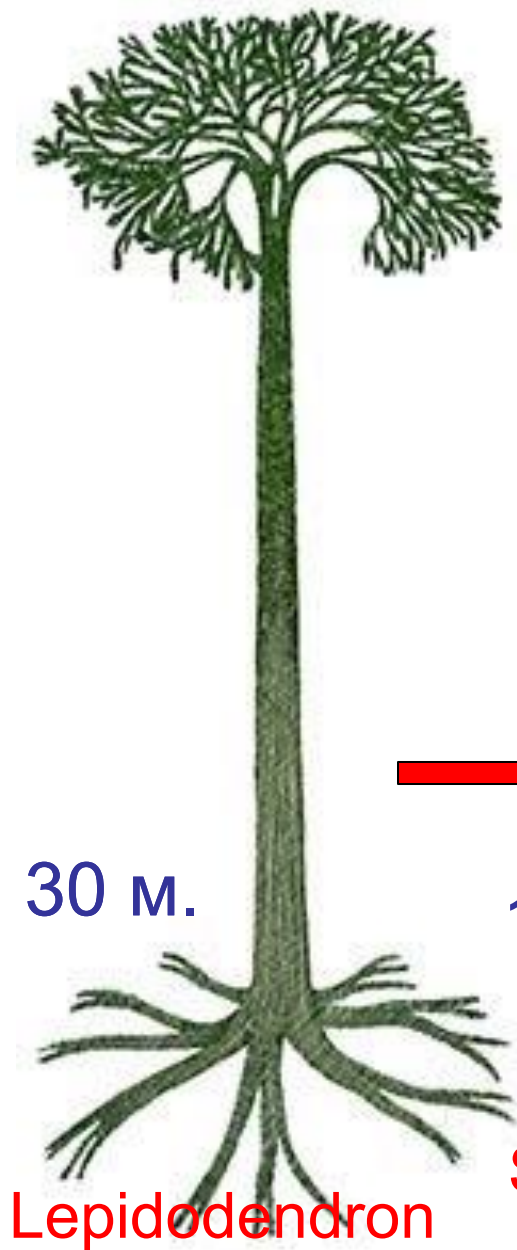
метаксилема

сердцевина

Lepidodendron sp.

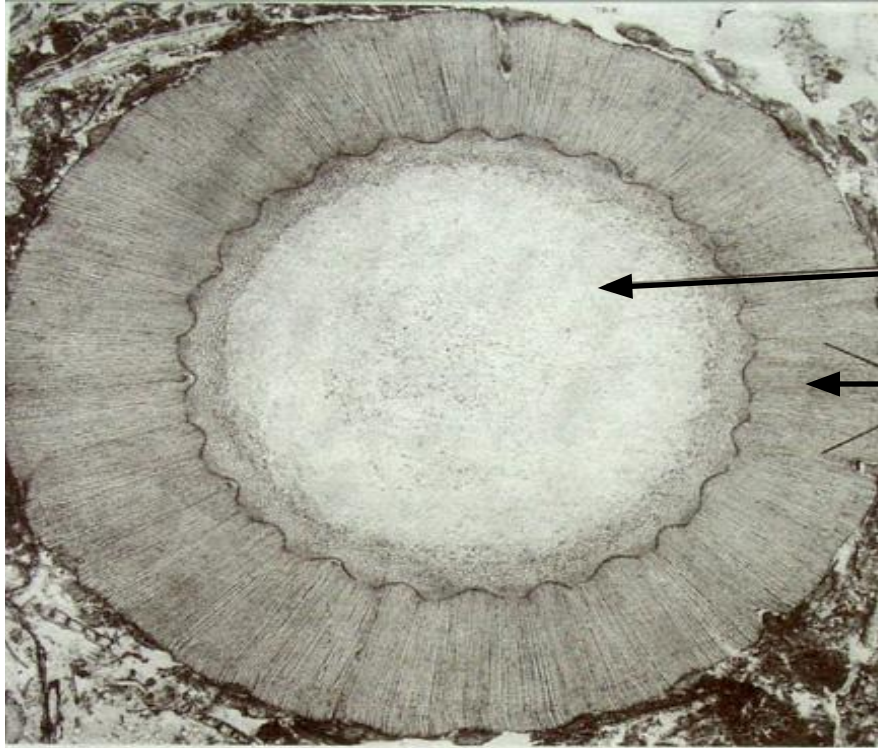


Почему вымерли “чешуедревы”: структурные причины



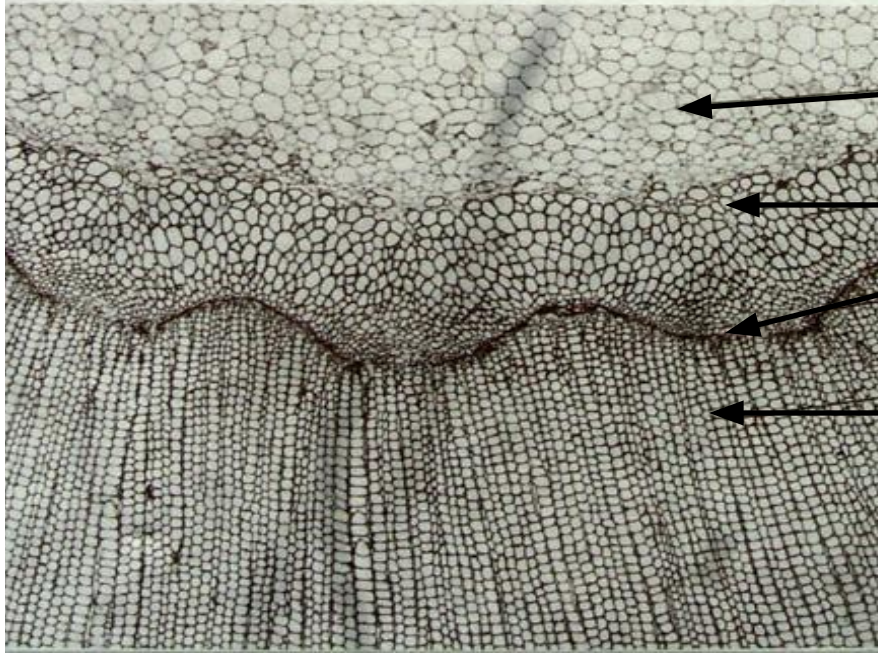


Sigillaria sp



серцевина

Вторичная ксилема



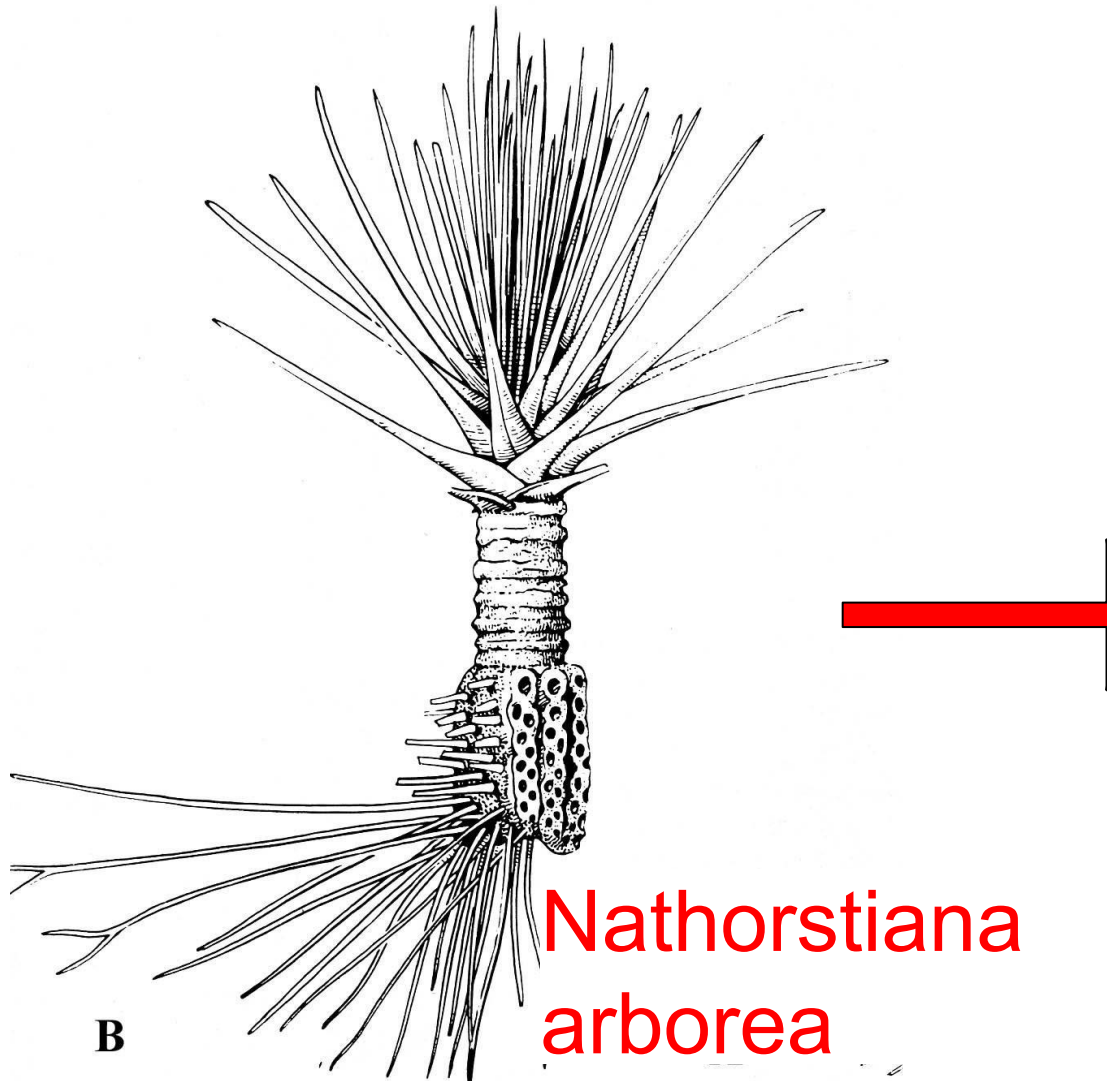
серцевина

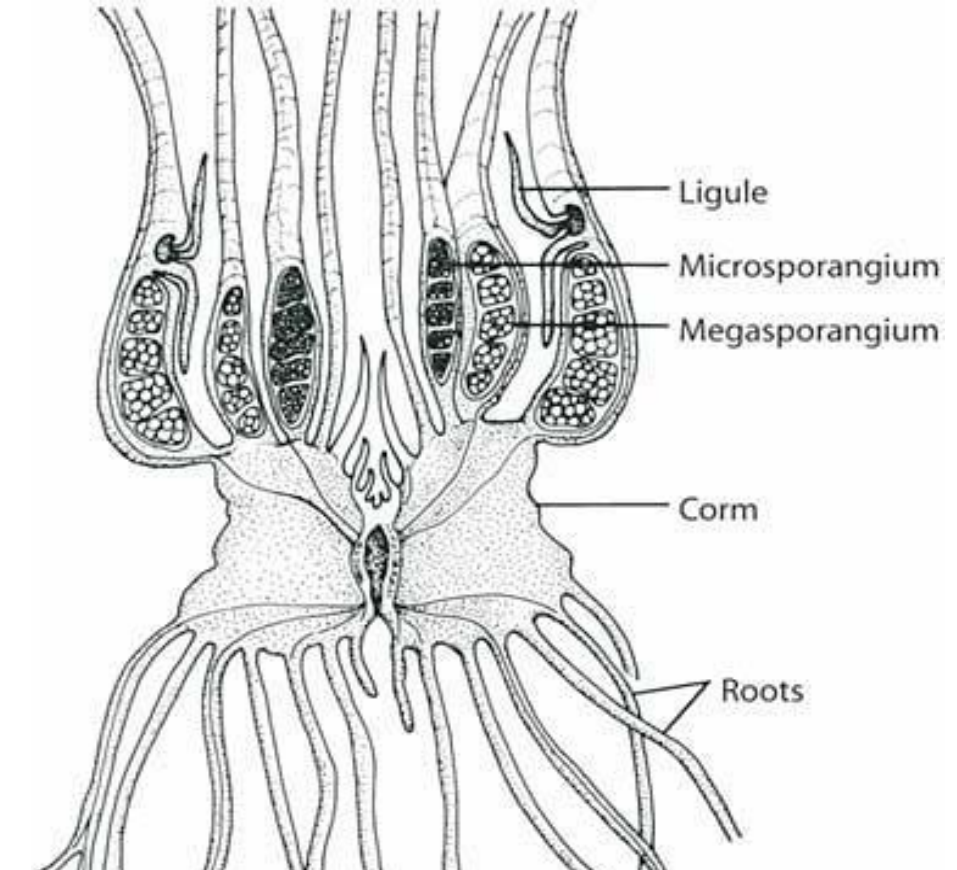
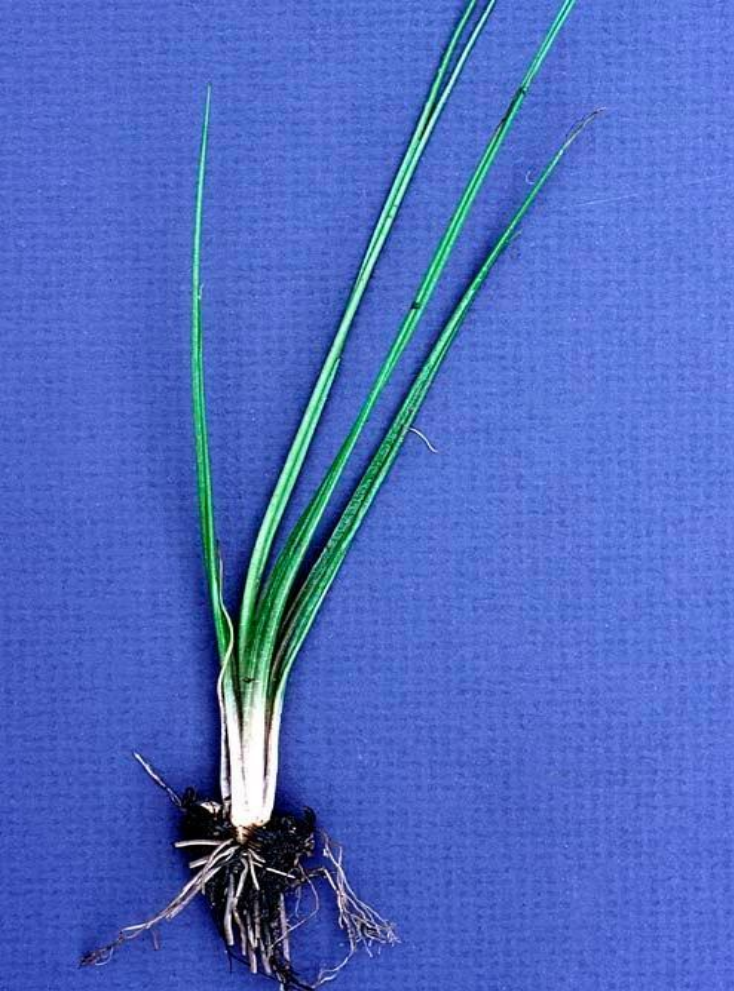
метаксилема

протоксилема

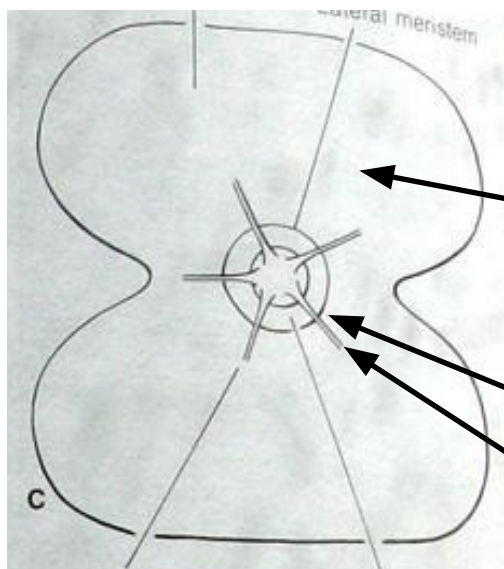
Вторичная ксилема

Низкорослые формы Lepidodendrales





- *Isoetes lacustris*



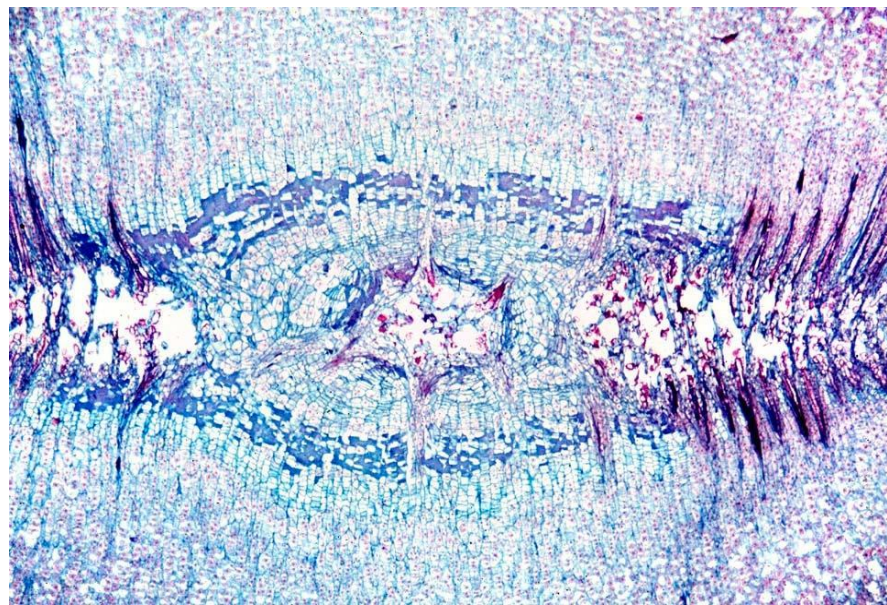
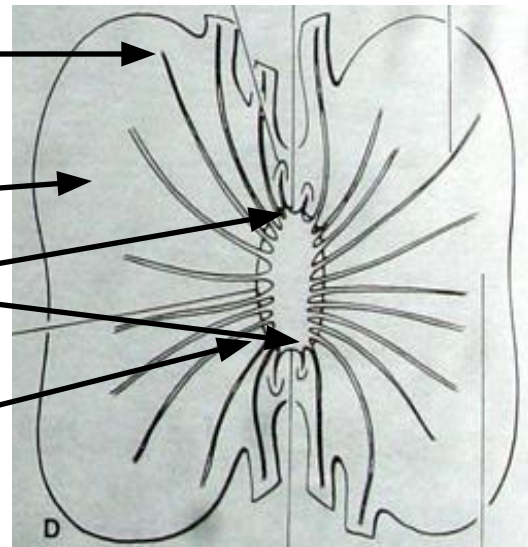
Зачатки корней

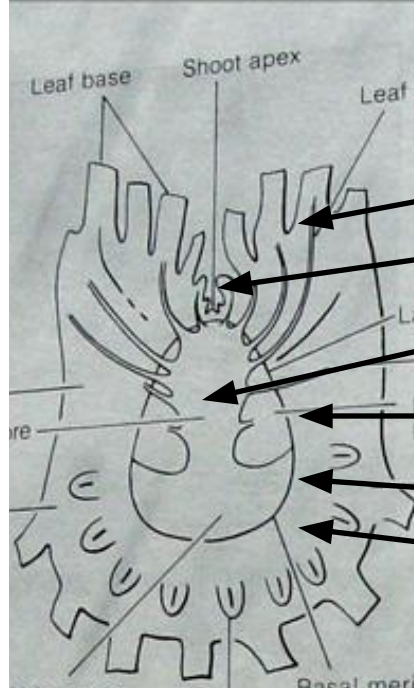
Вторичная кора

Базальная меристема

Призматический слой

Листовой след





Основания листьев

Листовой след

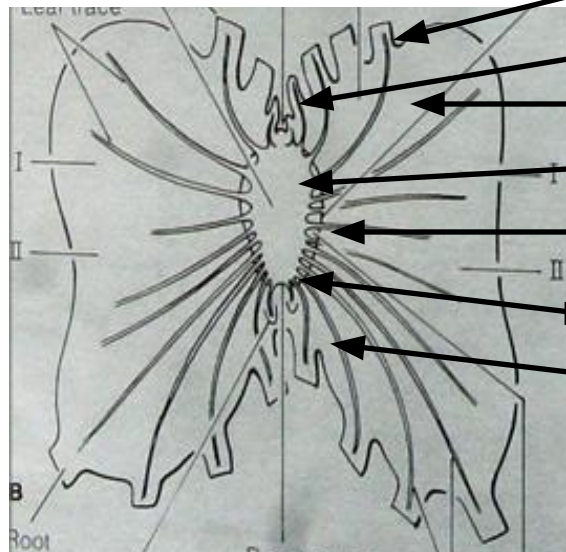
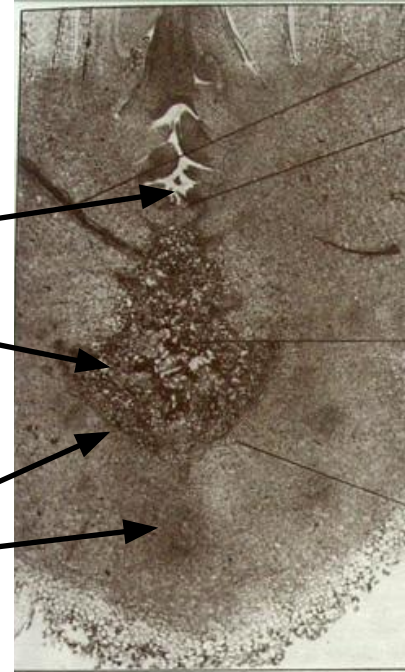
Апекс побега

Масса ксилемы

Призматический слой

Базальная меристема

Зачатки корней



Листовой след

Апекс побега

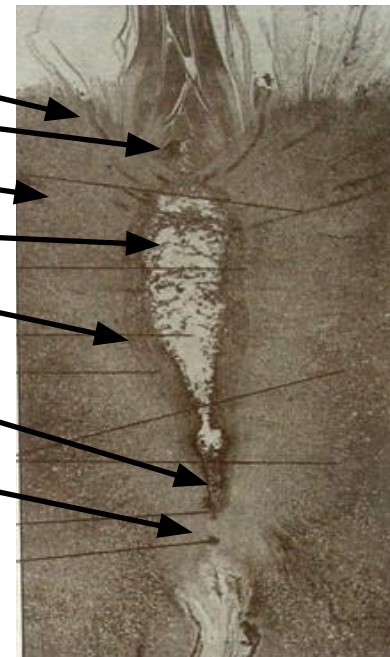
Вторичная кора

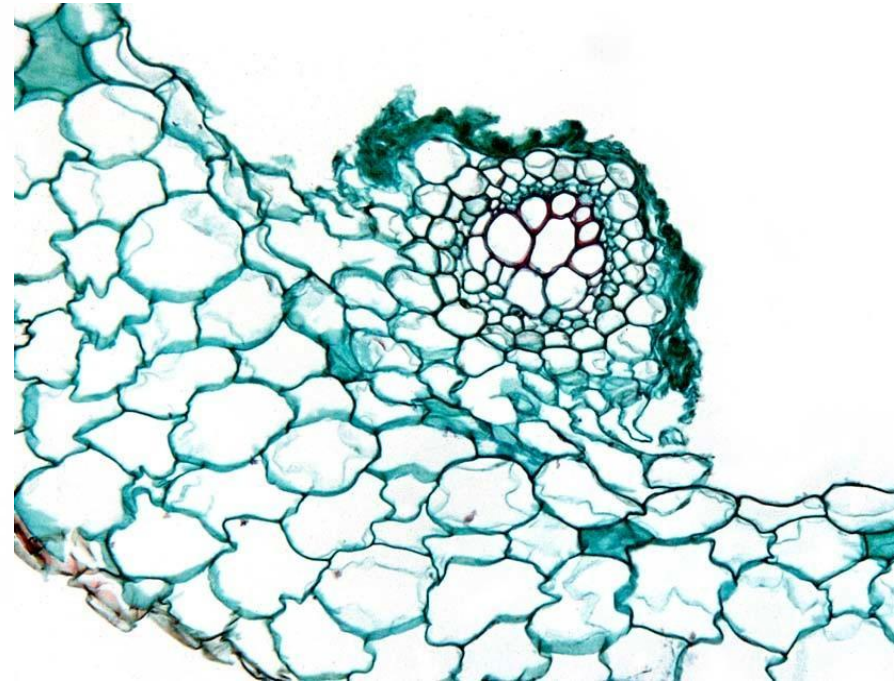
Масса ксилемы

Призматический слой

Базальная меристема

Зачатки корней





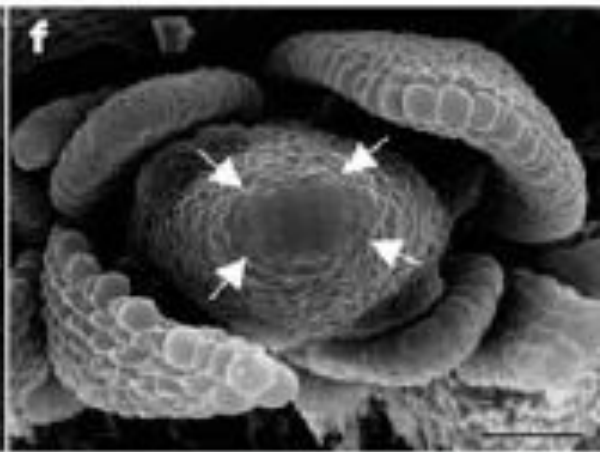
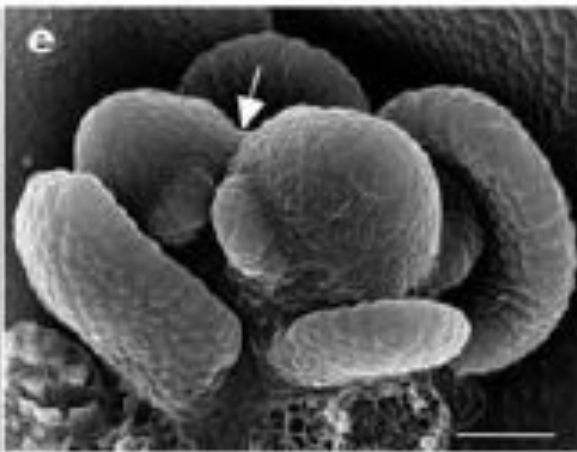
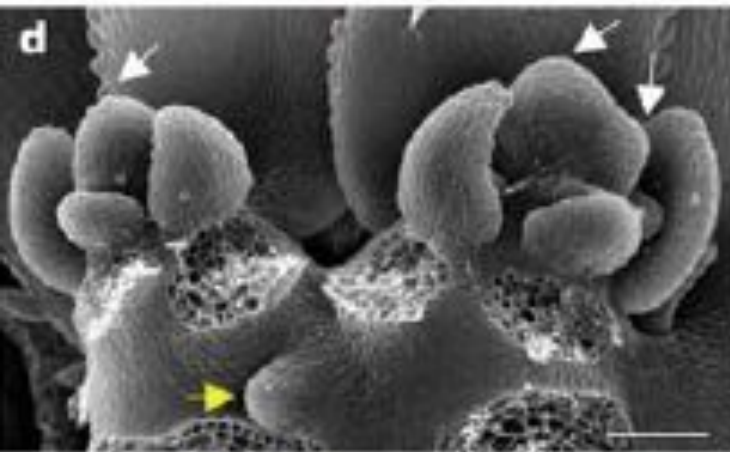
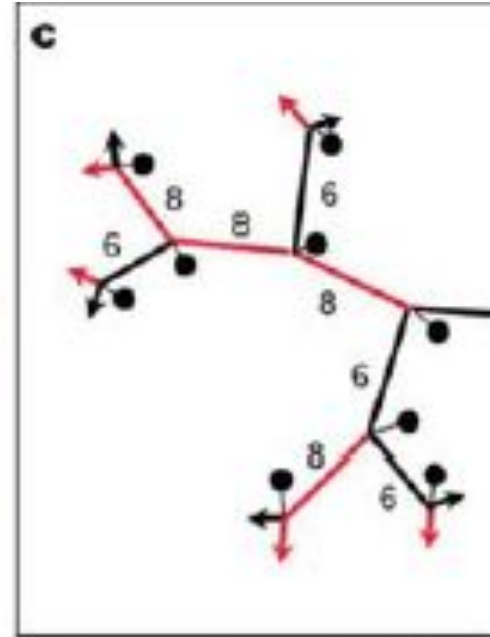
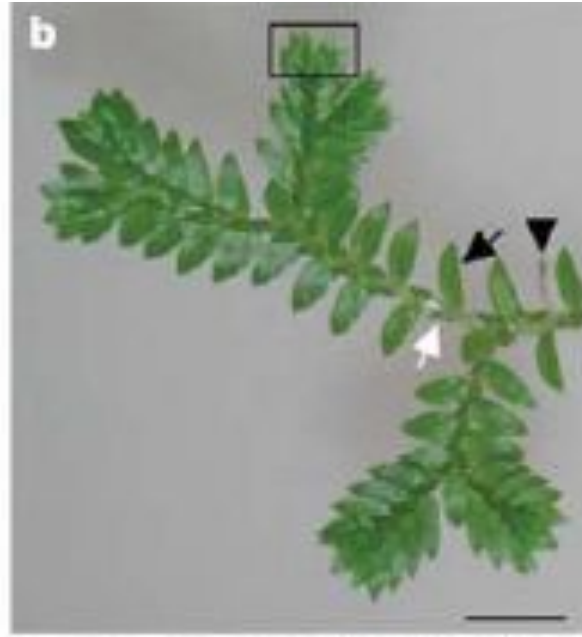
Монархный корень *Isoetes* с воздухоносной полостью

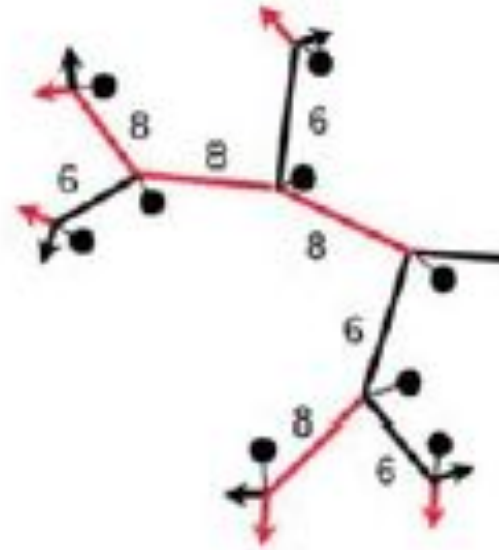
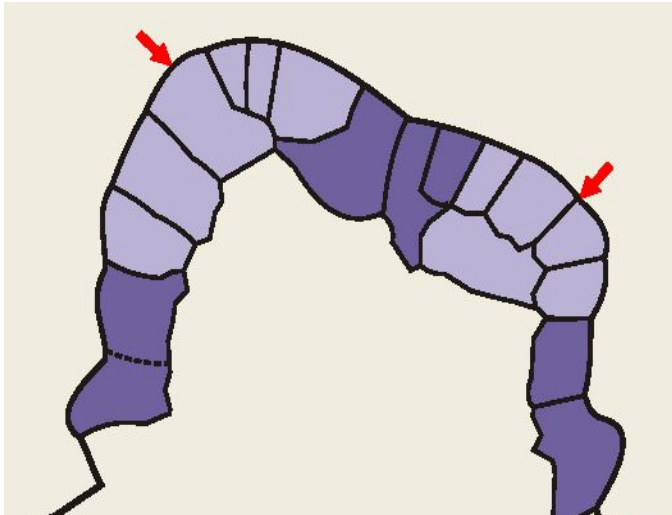
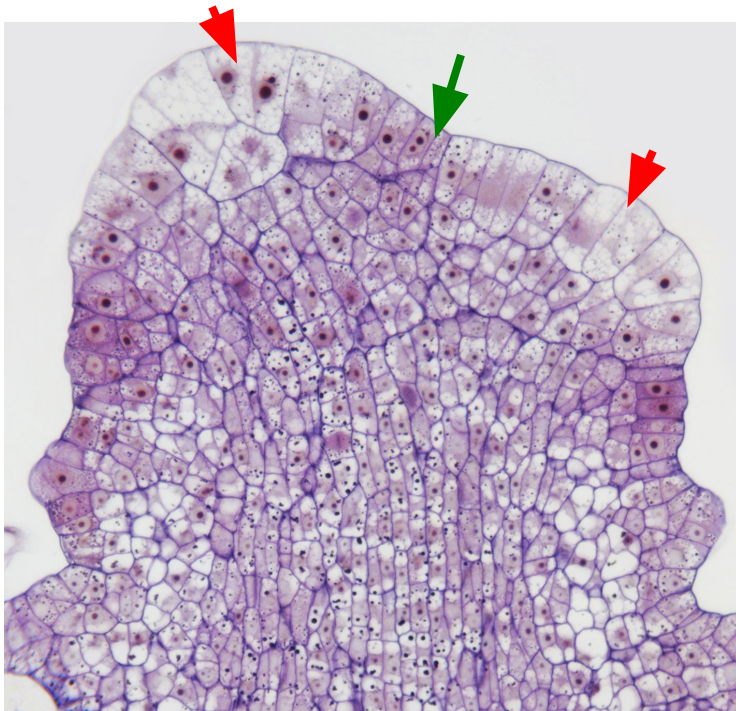
Разноспоровые плауны

Род *Selaginella* – 700 видов

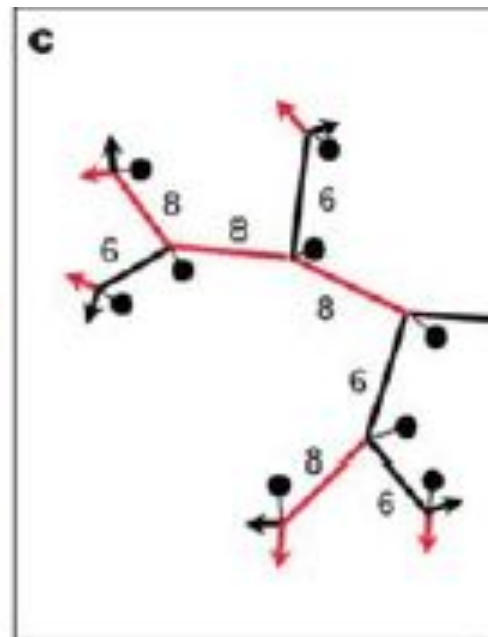
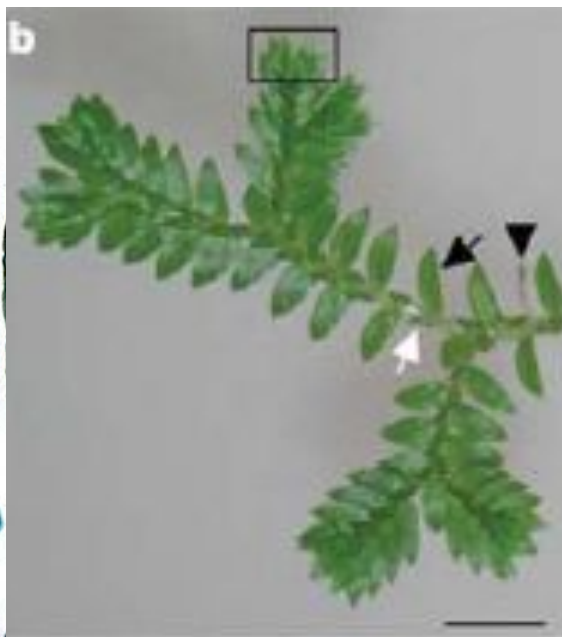


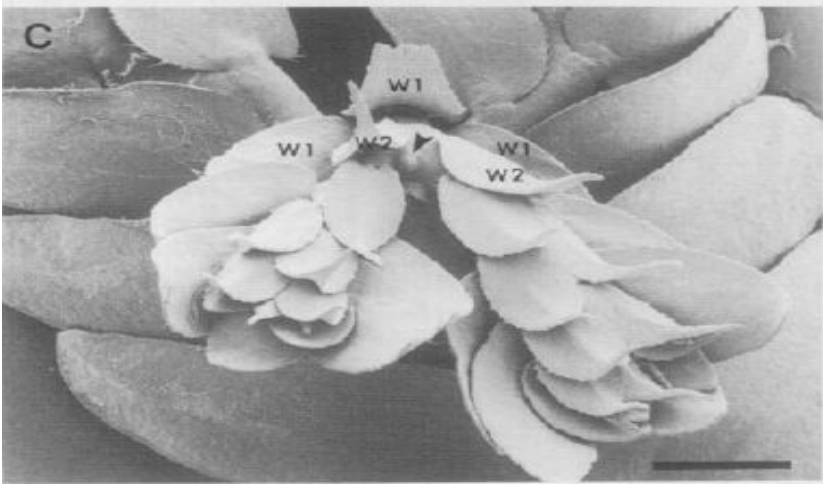
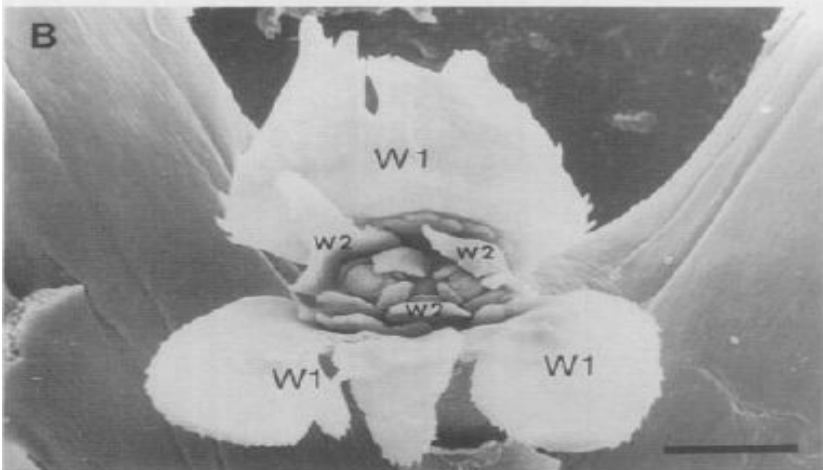
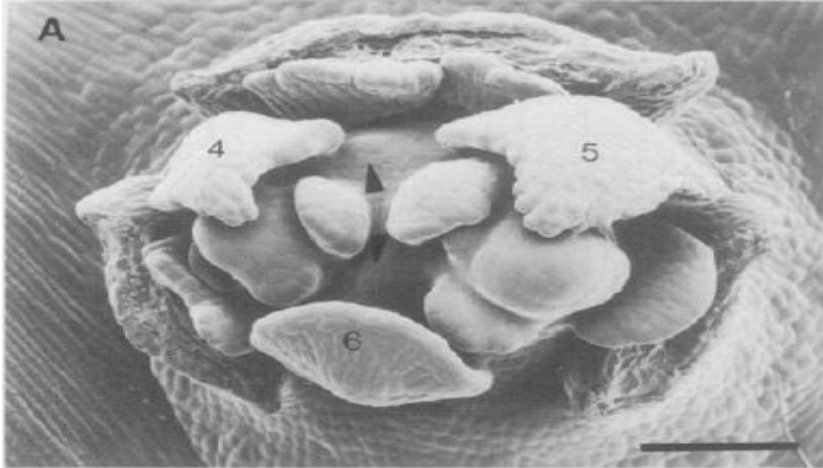
Selaginella kraussiana Микрофильные листья , дихотомически ветвящиеся побеги, органы неясной морфологической природы ризофоры



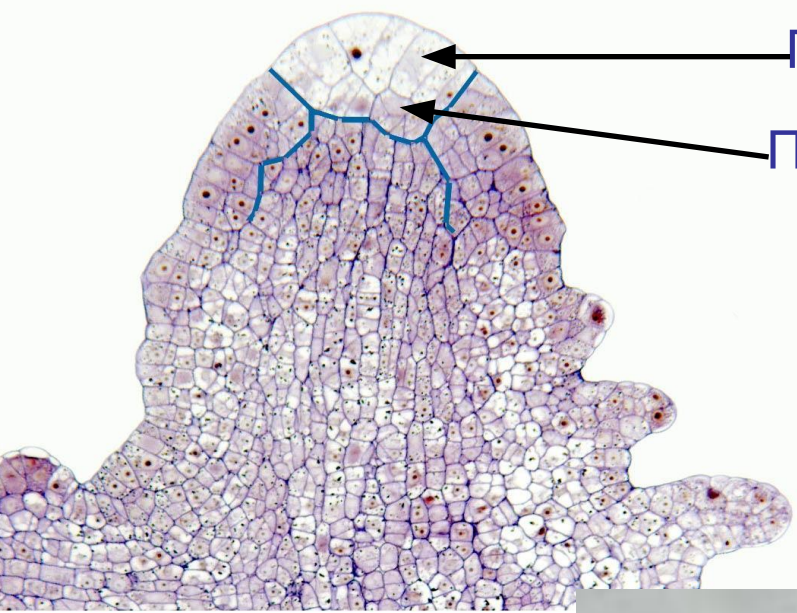


Анизодихоподиальное нарастание. Переход в генеративную фазу коррелирует с терминацией морфогенеза.



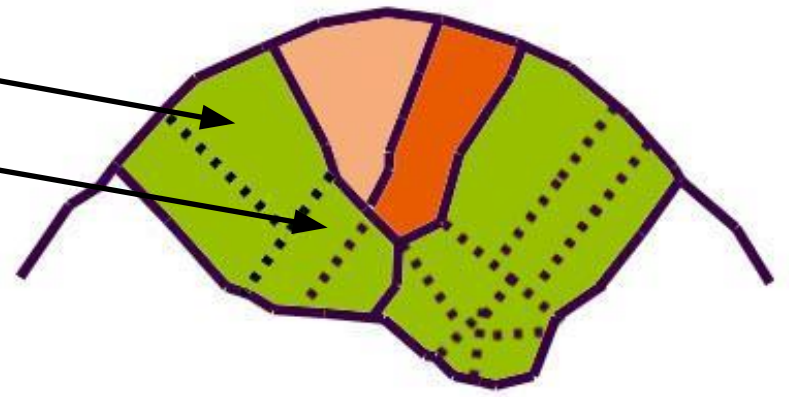


Апикальная меристема с единственной инициальнойю; зональность формируется за счет неравных периклиналильных делений в мерофитах



ПИ

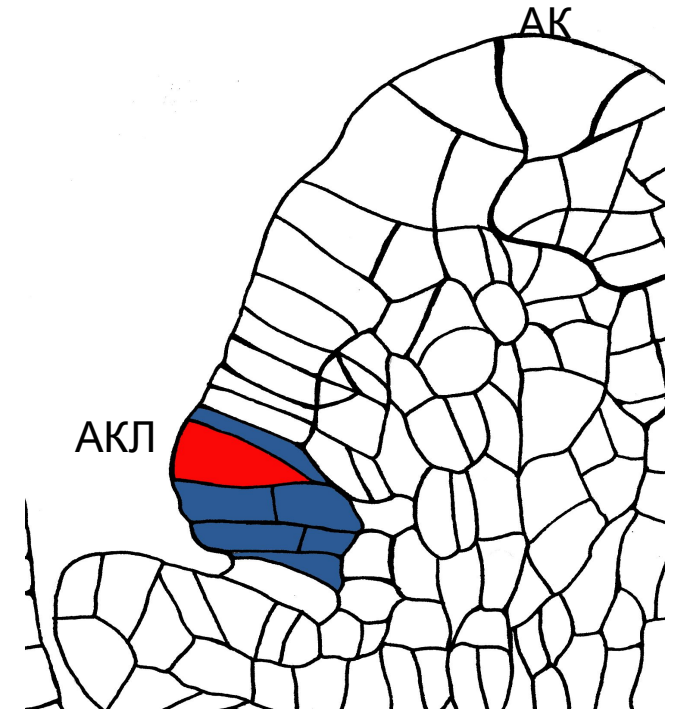
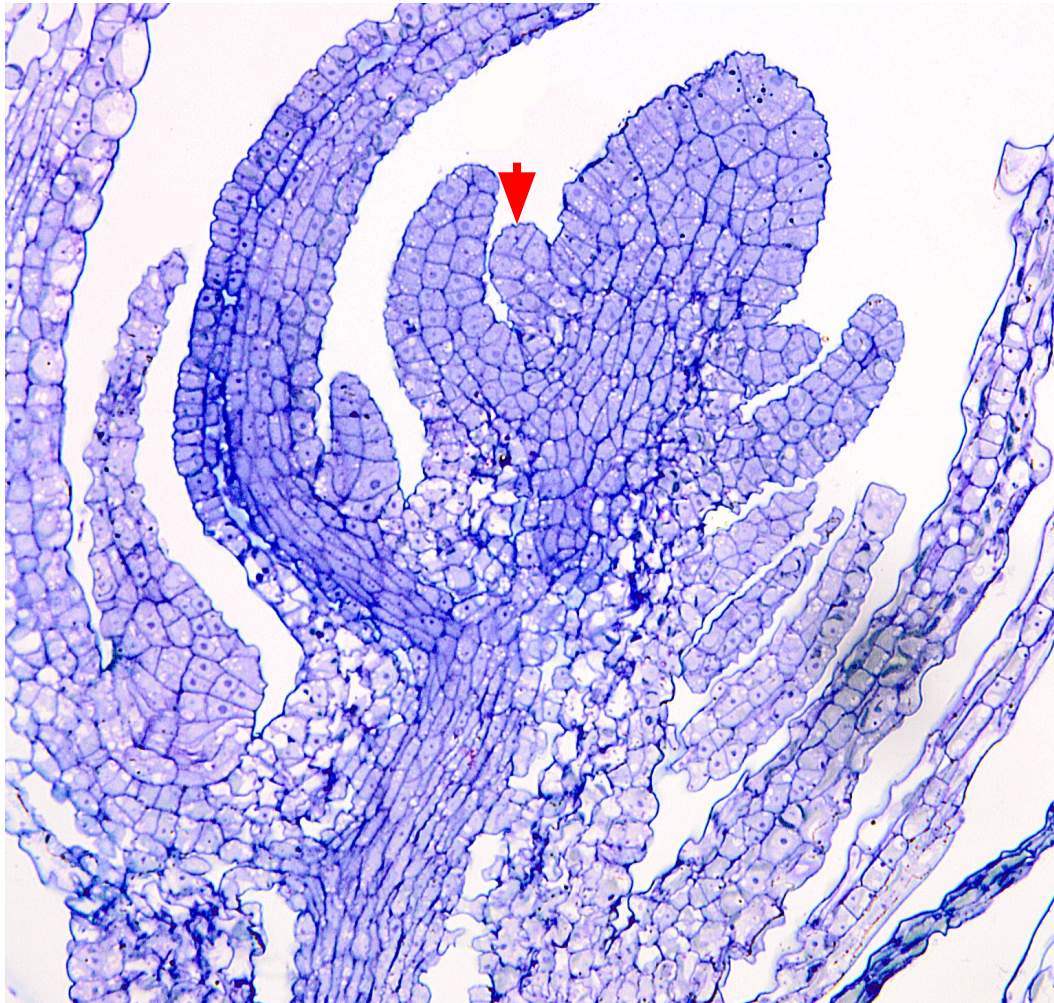
ППИ



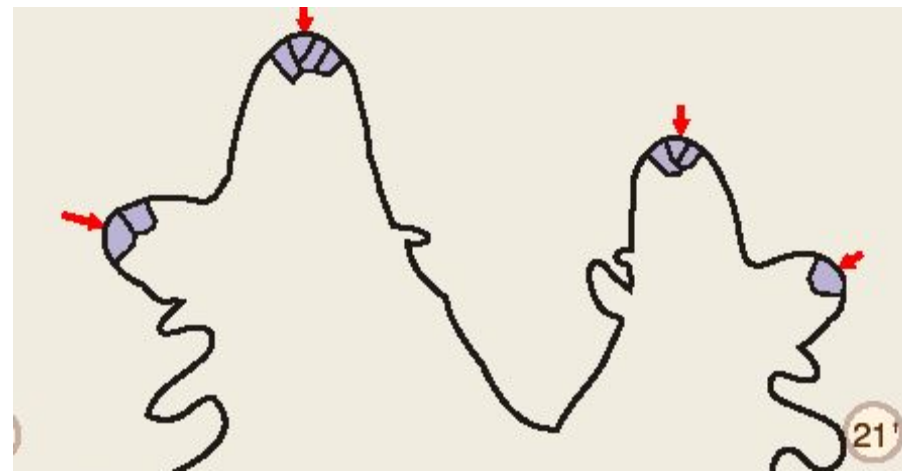
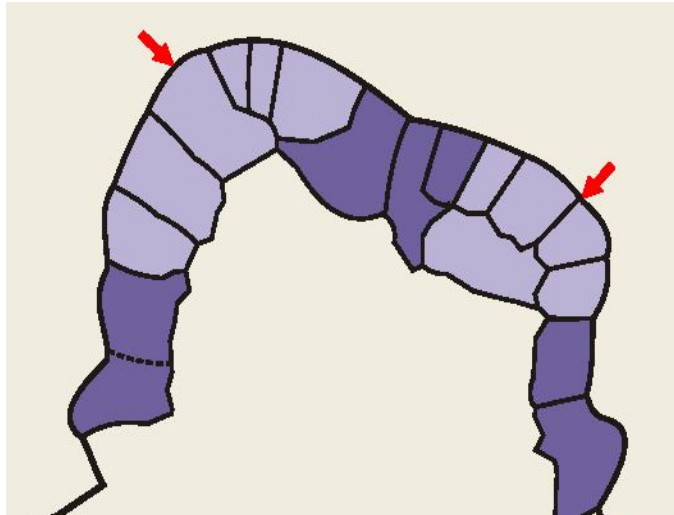
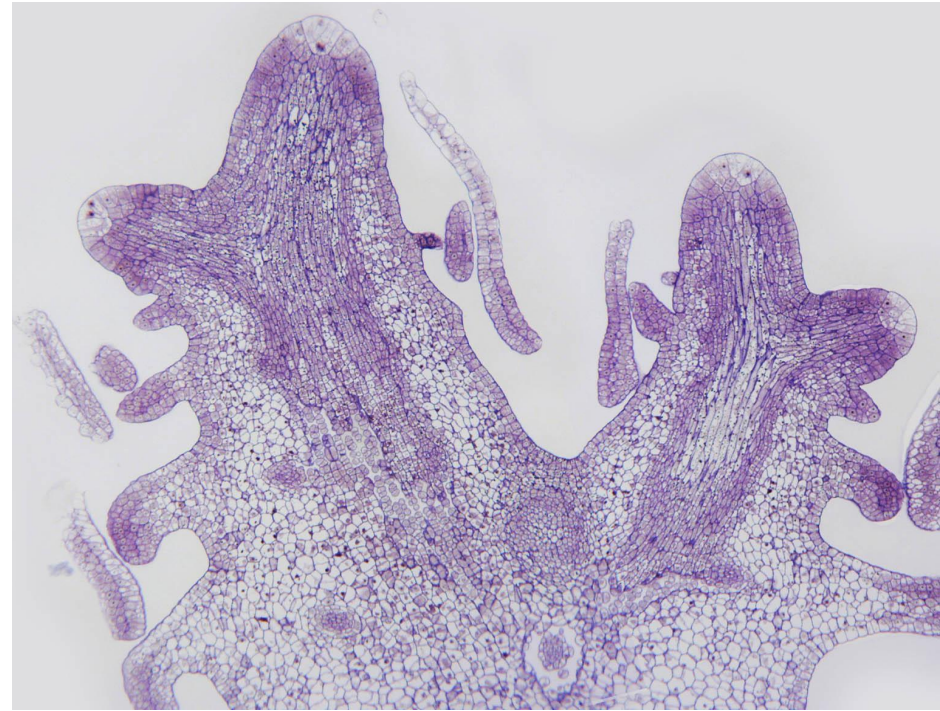
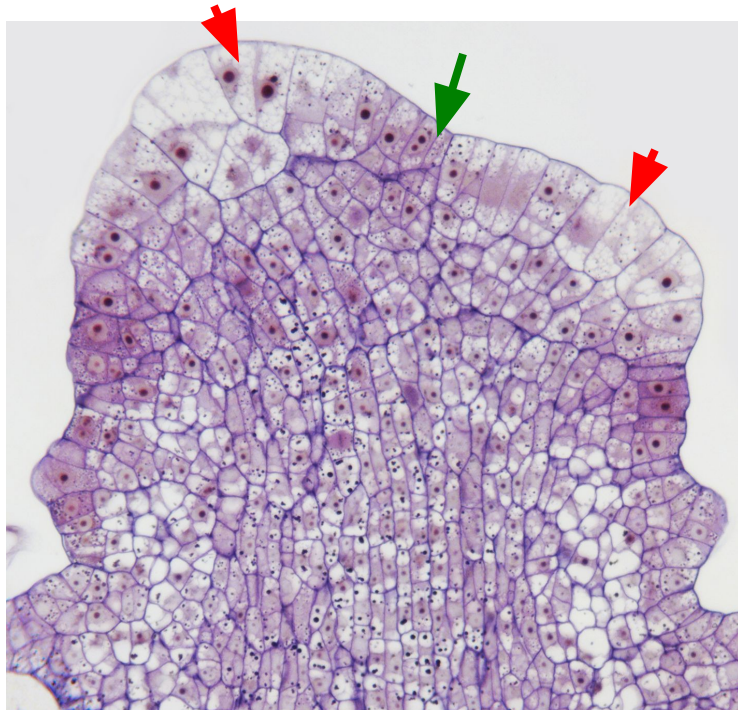
АК

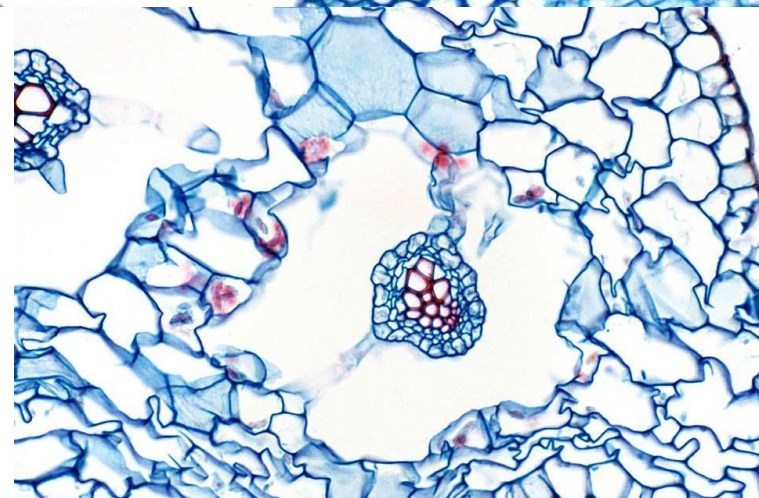
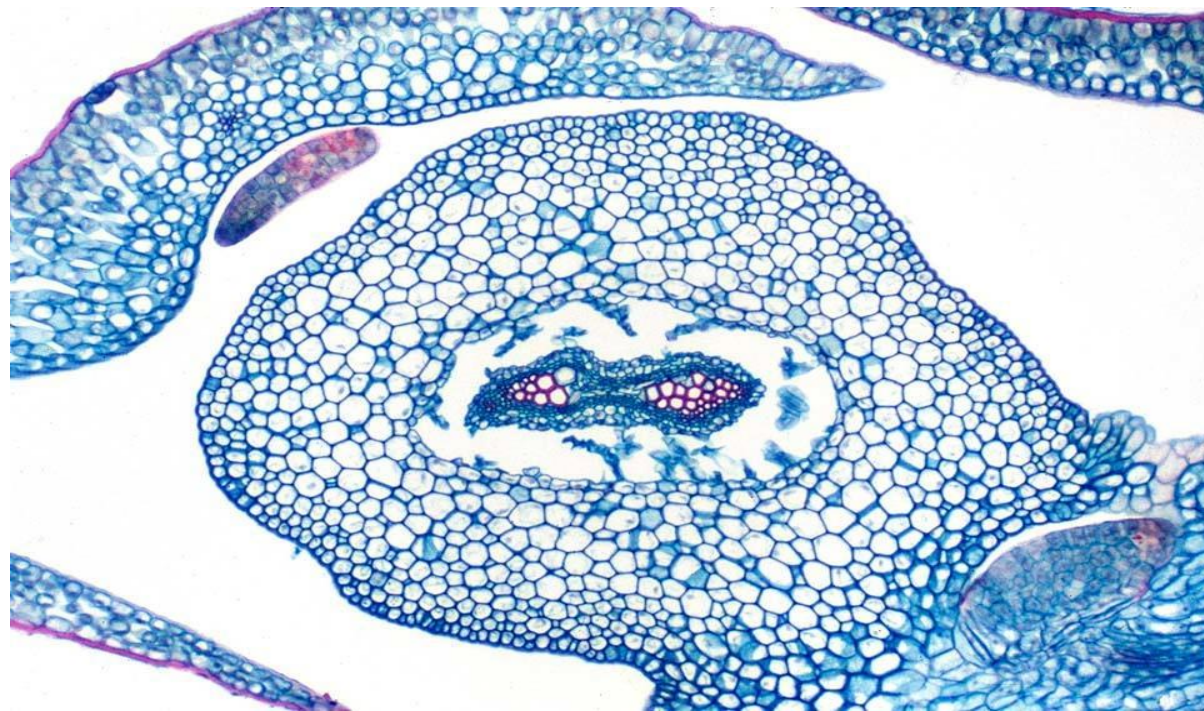
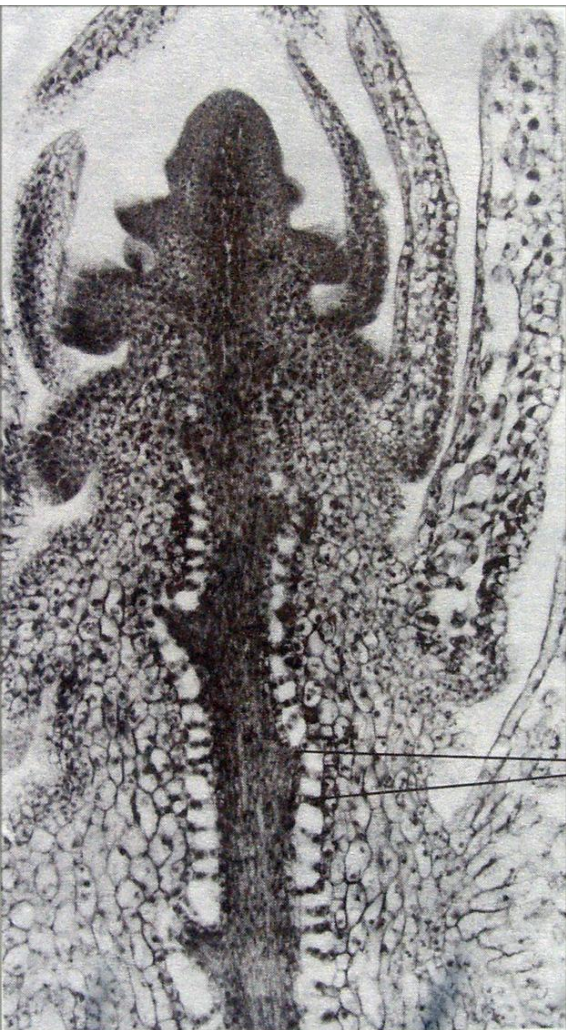


Заложение листа в апикальной меристеме *Selaginella kraussiana*



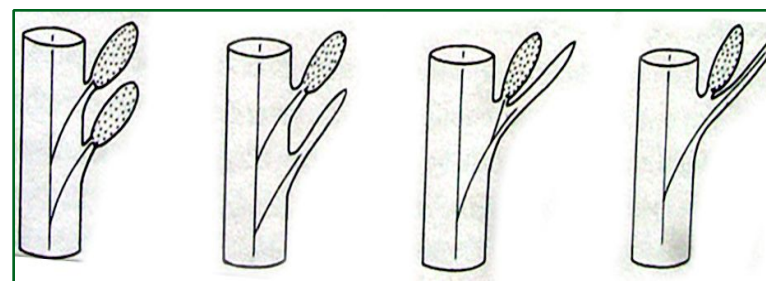
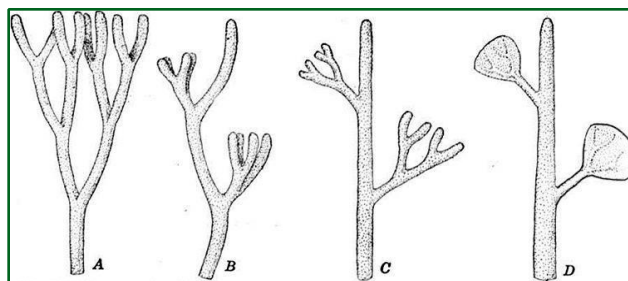
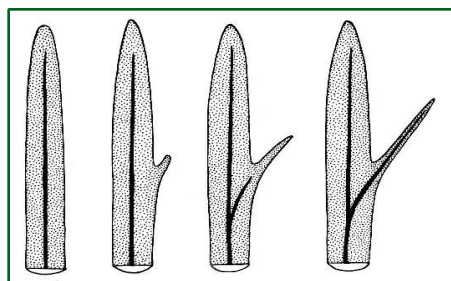
Дихотомическое ветвление со сменой апикальных инициалей.





Проводящая система - стела из двух меристел с экзархной ксилемой (разновидность актиностелы), окруженная воздухоносной полостью. Корень и ризофор - единственный тяж.

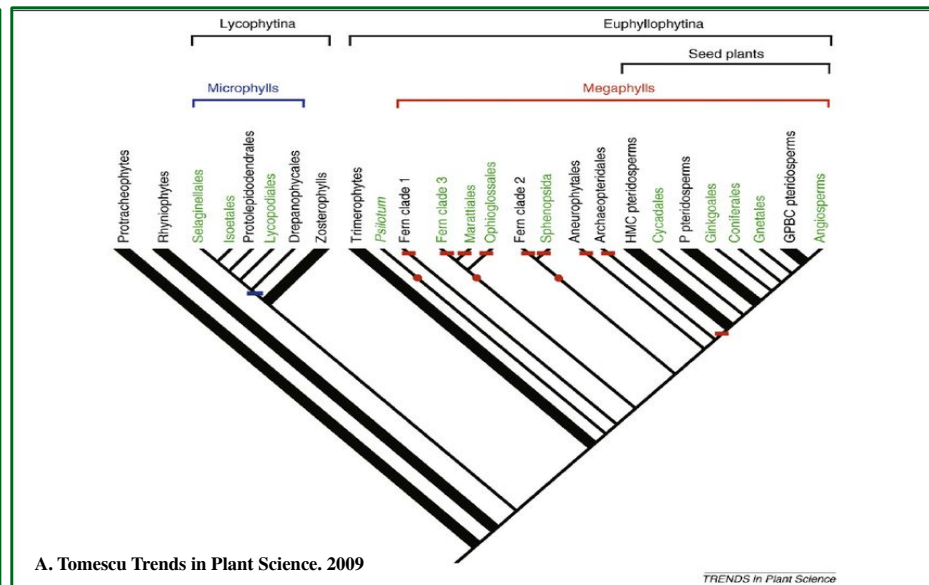
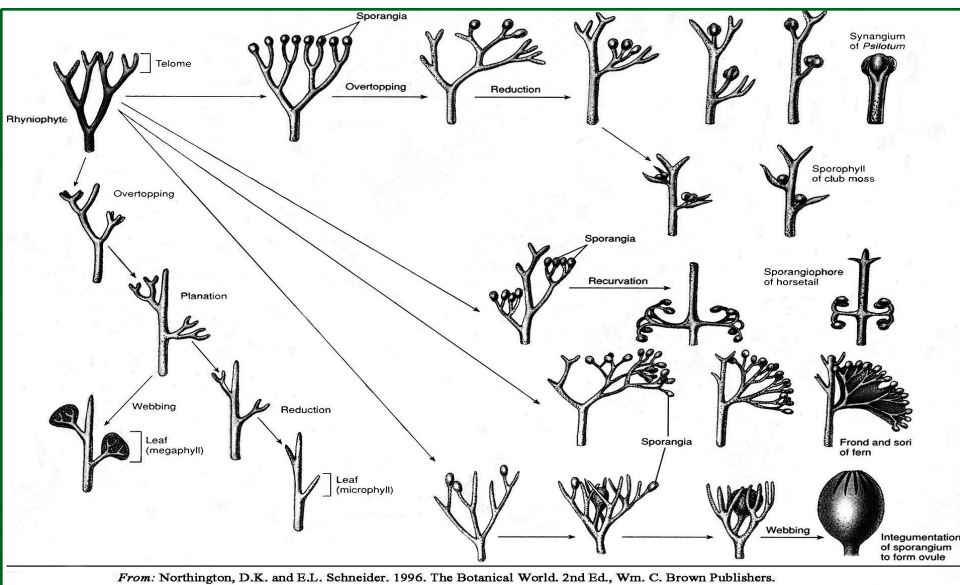
Нет общепринятого мнения относительно происхождения и эволюционных гомологий листьев у высших растений



Kenrick, Crane, 1997

Есть два независимо возникших типа листьев: теломные листья, или мегафиллы и энации, или микрофиллы

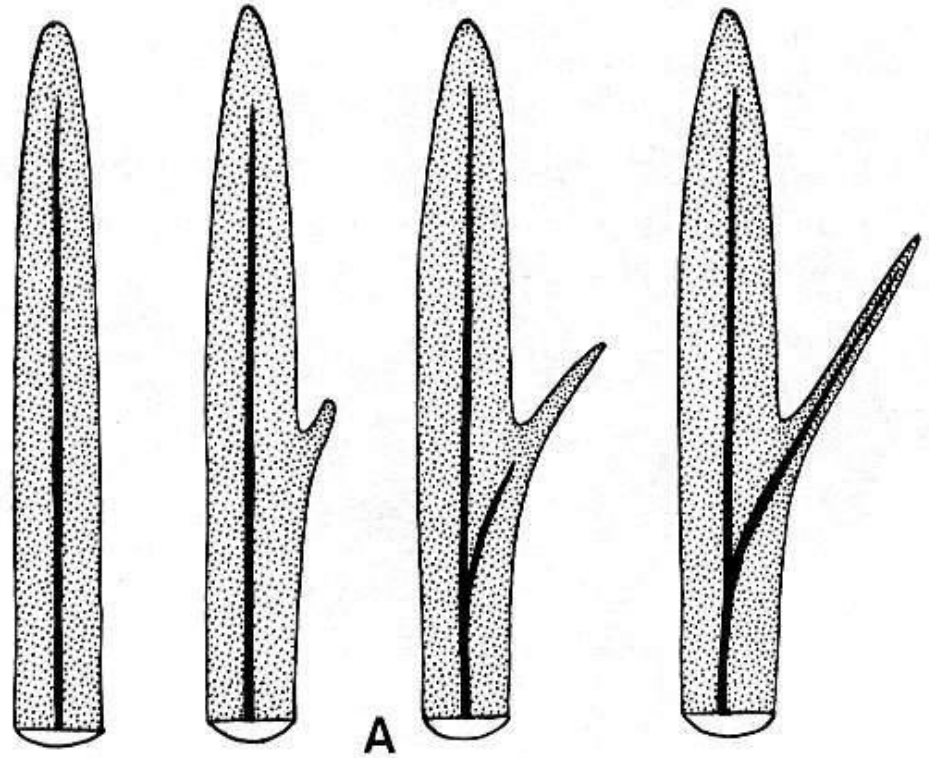
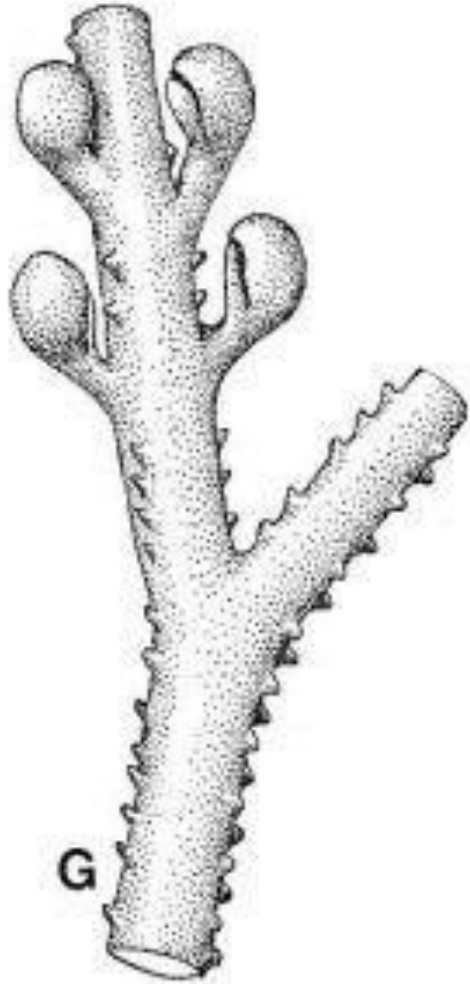
"Микрофилльные" листья возникли путем стерилизации спорангиев



Листья всех растений имеют единое происхождение.

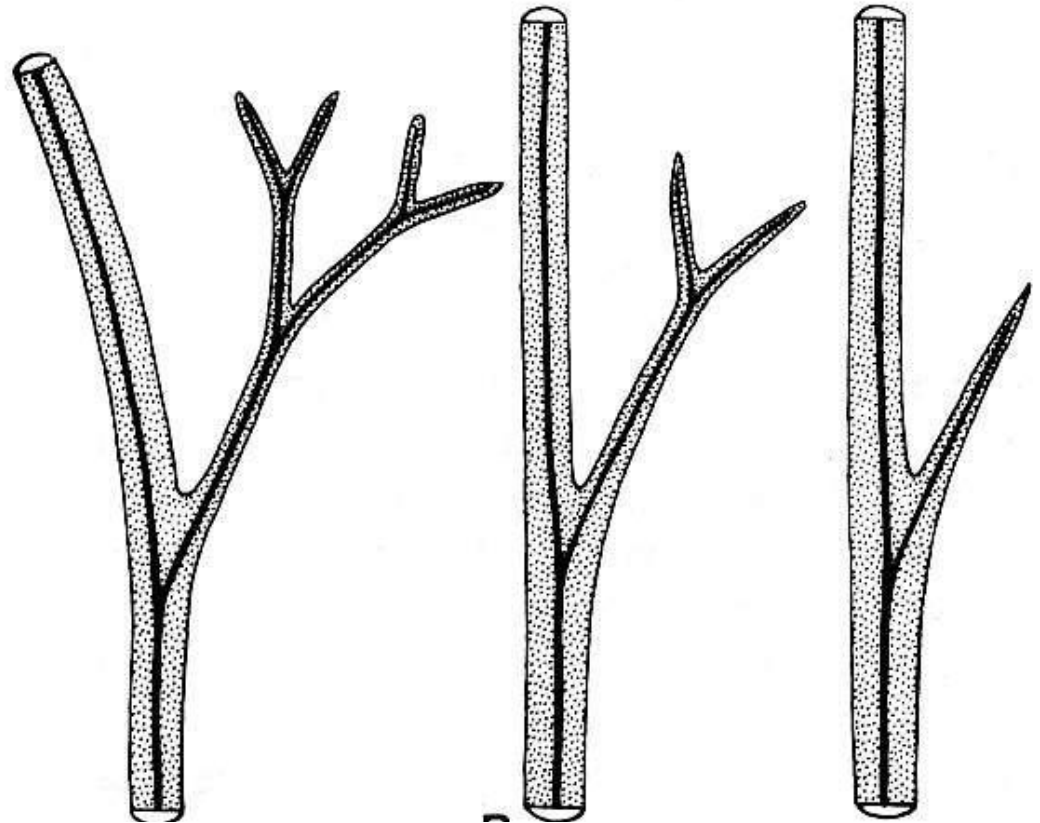
Листья в разных таксонах растений возникали независимо и многократно различными способами.

Энации



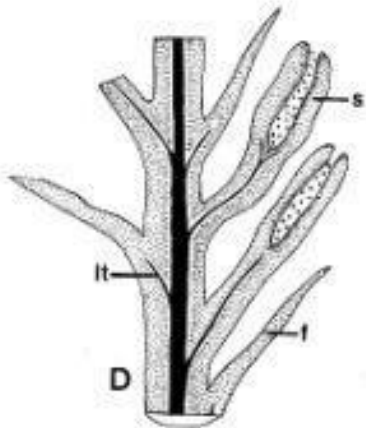
Nothia (Zosterophyllophyta)

Редукция теломов

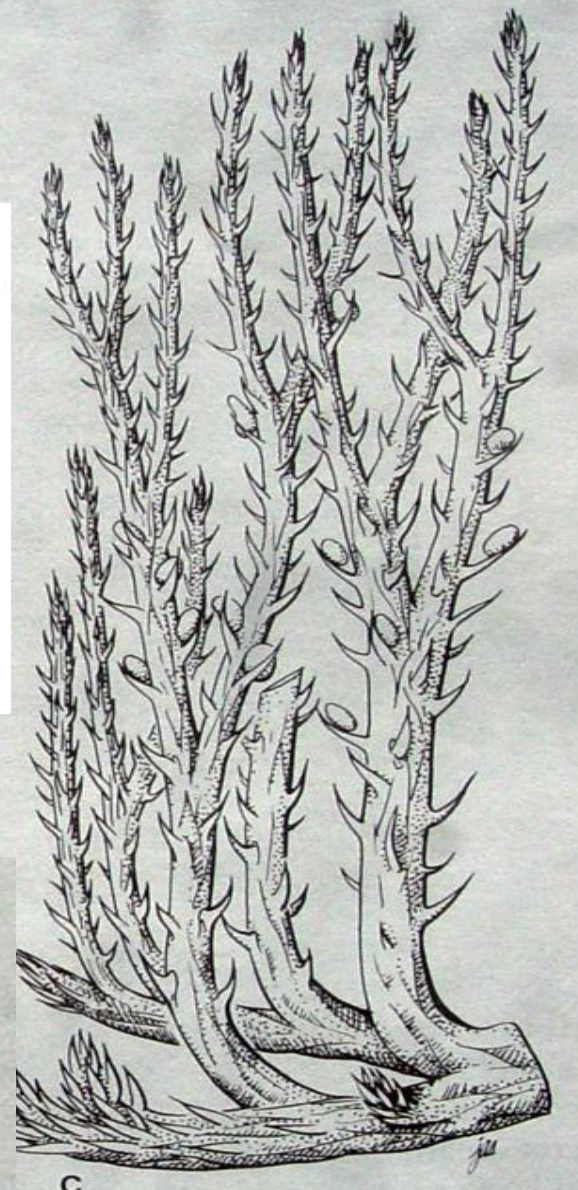


Protolopododendron (Lycopodiophyta)

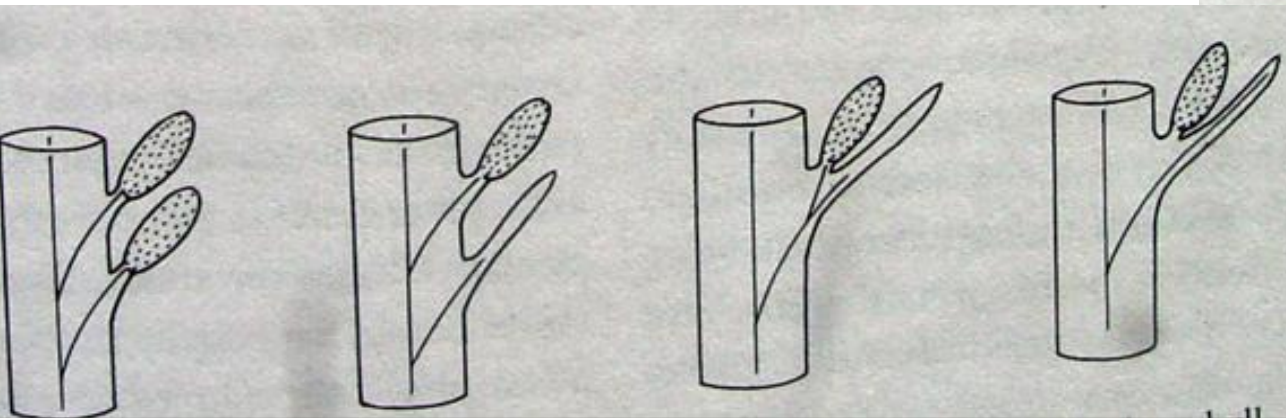
Стерилизация спорангиев

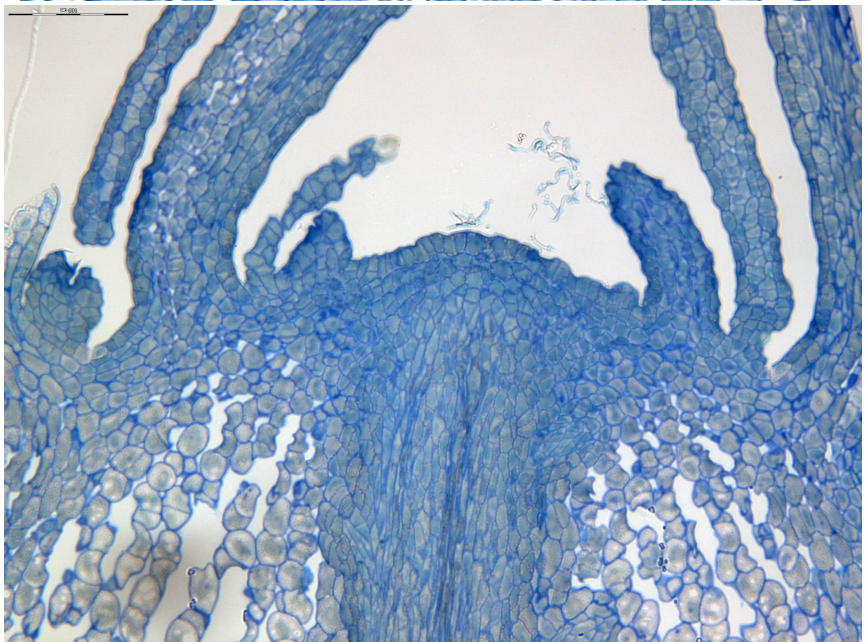
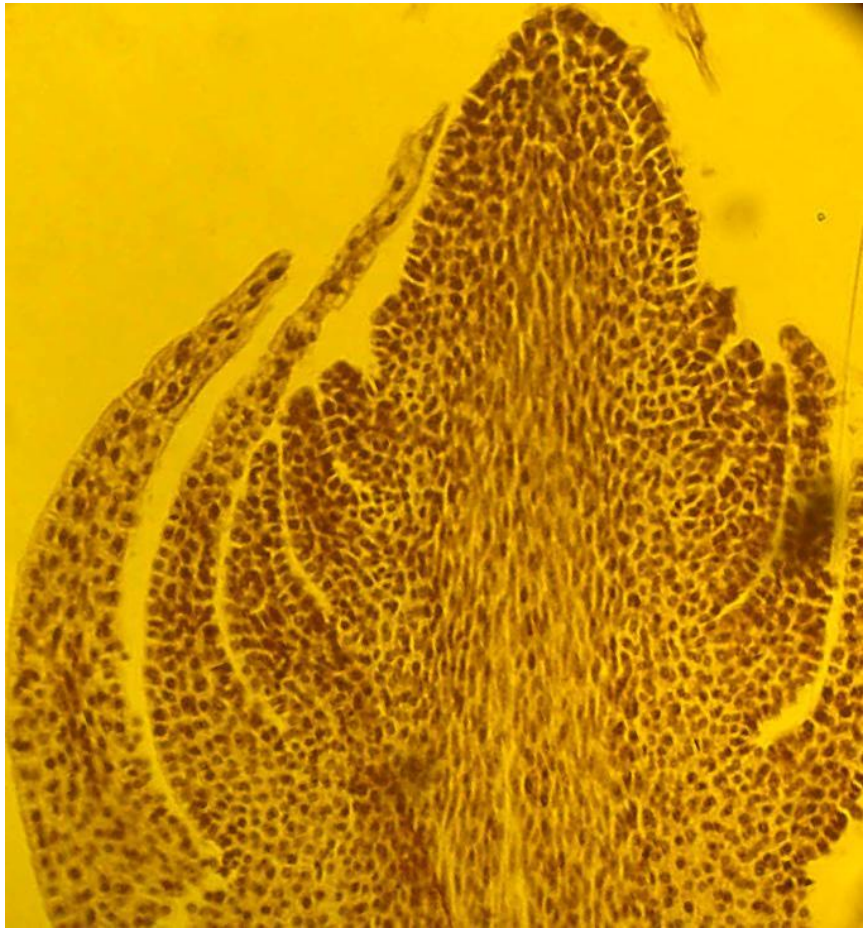
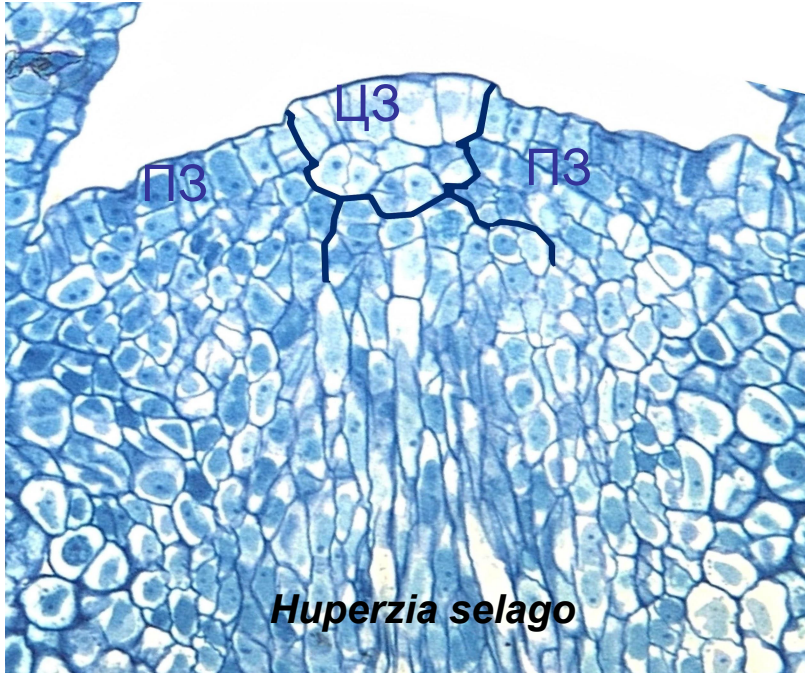


Asteroxylon (Lycopodiophyta)



Drepanophycus
(Lycopodiophyta)





Отд. Lycopodiophyta

- Появление листьев. 3 версии происхождения: (1) Энации (микрофилльная линия), (2) редукция теломов (листья всех ВР гомологичны), (3) стерилизация некоторых спорангиев Zosterophyllophytes
- Появление корней. Придаточные, дихотомически ветвящиеся, анатомически сходны с побегом. Для некоторых видов характерны органы двойственной морфологической природы - ризофоры
- Апикальная меристема с единственной и множественными апикальными инициалами

- Однополярный рост спорофита. Из апикальной меристемы образуются только листья и спорангии.
- Ветвление верхушечное (дихотомическое) со сменой апикальных инициалей.
- Есть все системы тканей, включая механическую.
- Стела без сердцевины и лакун с экзархной протоксилемой и центростремительной дифференцировкой (актиностела, плектостела, стела со смешанной сердцевиной). Листовые следы всегда однопучковые.
- Появление камбия (но не бифациального): образует вторичную ксилему и кору.

- Эвспорангии одиночные, расположены в пазухах листьев.

Появление разноспоровости.

Все эволюционные преобразования (появление листьев, корней, разноспоровости) у плаунов и остальных высших растений возникли независимо.

