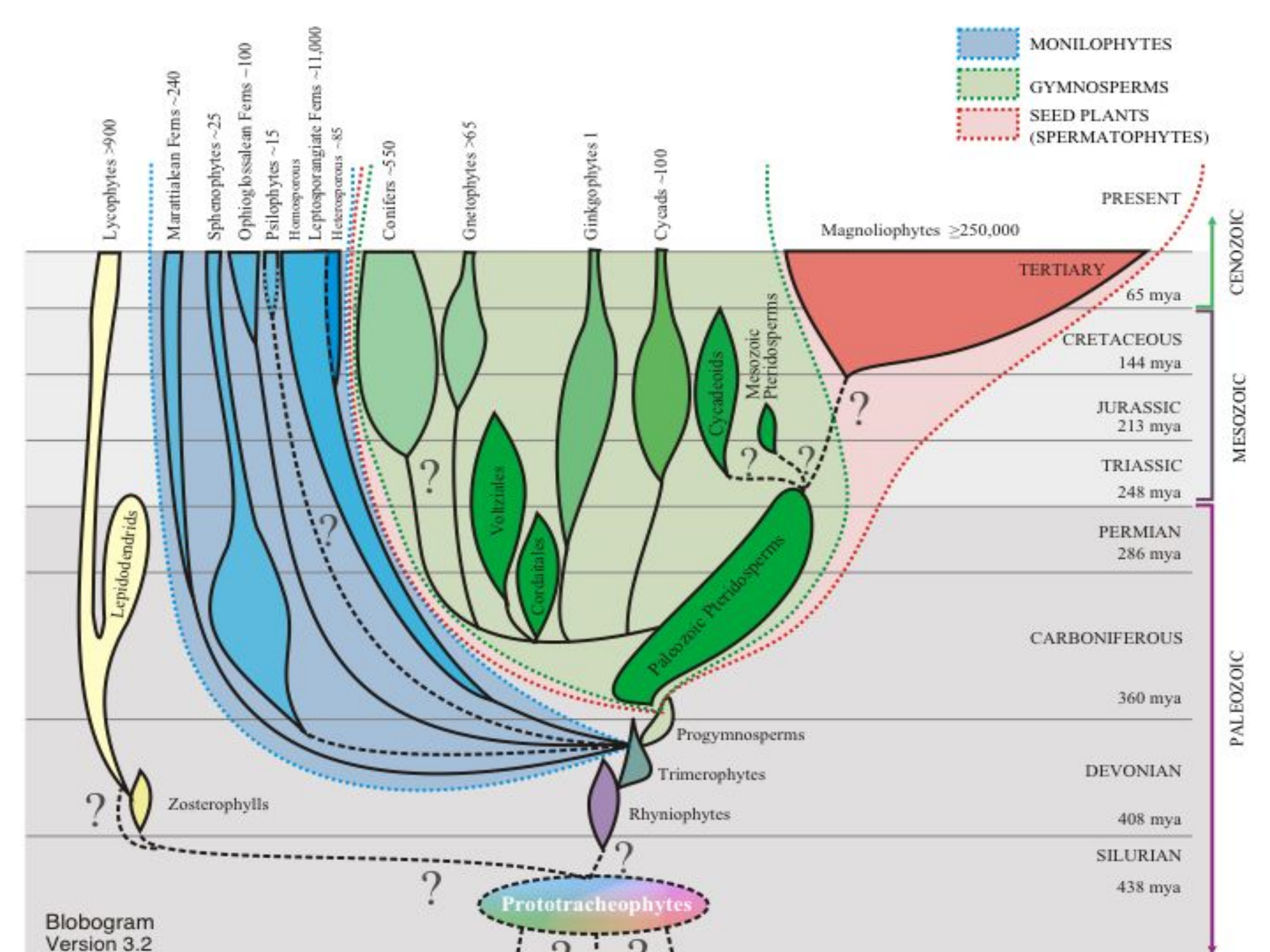
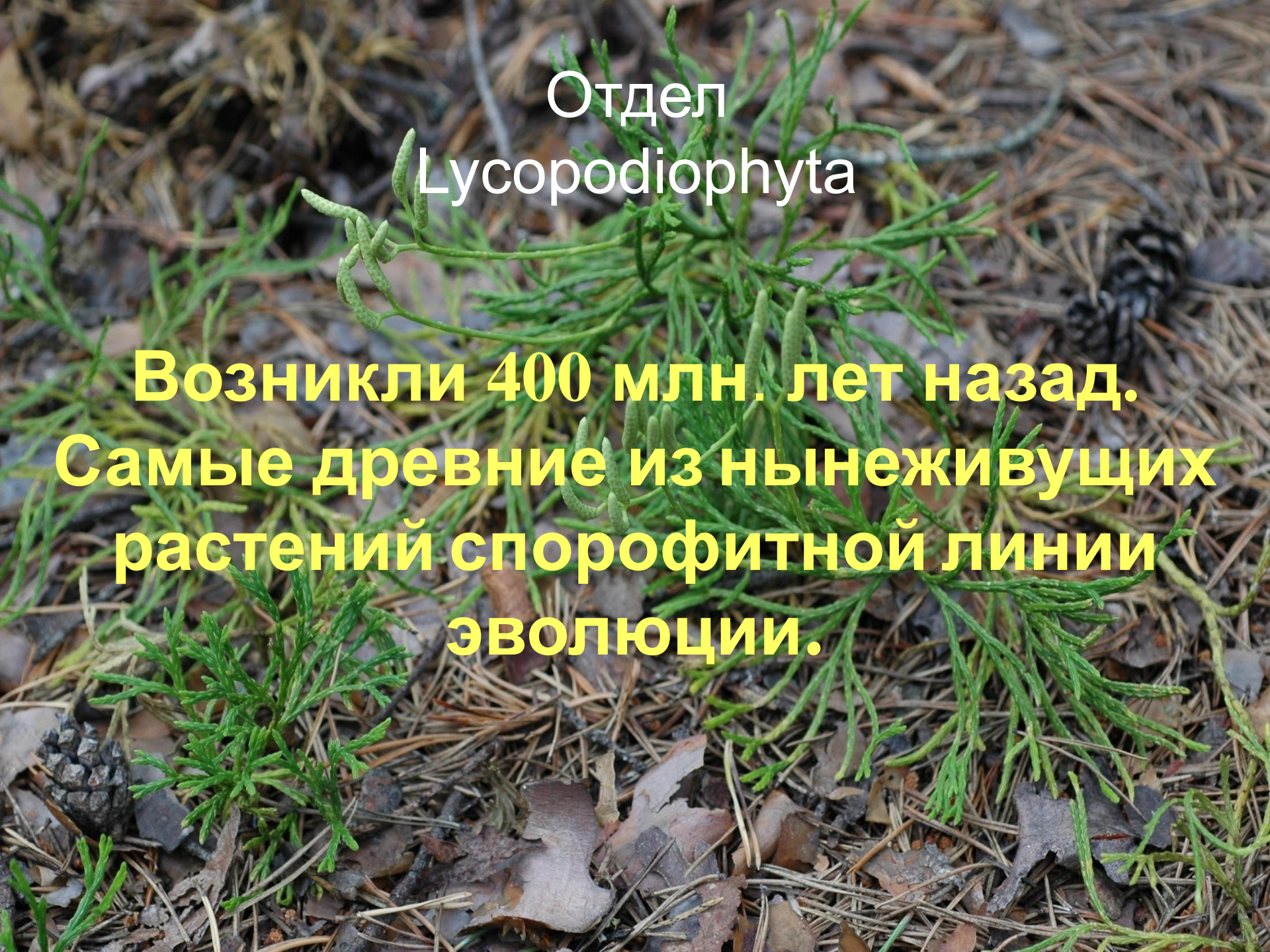
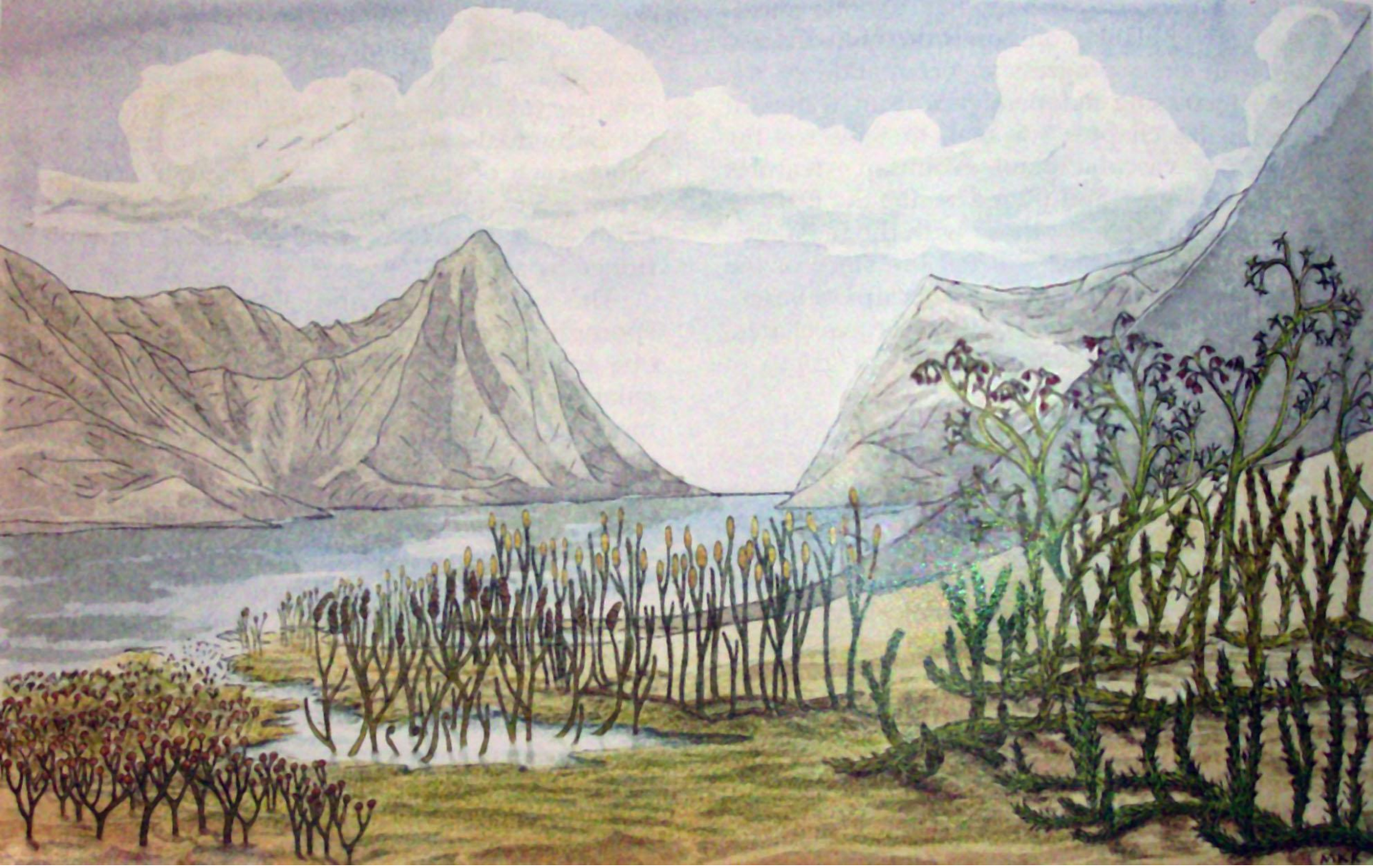

MONILOPHYTES
GYMNOSPERMS
SEED PLANTS
(SPERMATOPHYTES)
Lycophytes >900
Marattialean Ferns ~240
Sphenophytes ~25
Ophioglossalean Ferns ~100
Psilophytes ~15
Homosporous
Leptosporangiate Ferns ~11,000
Heterosporous ~85
Conifers ~550
Gnetophytes >65
Ginkgophytes 1
Cycads ~100
Magnoliophytes ≥250,000
PRESENT
TERTIARY
65 mya
CRETACEOUS
144 mya
JURASSIC
213 mya
TRIASSIC
248 mya
PERMIAN
286 mya
CARBONIFEROUS
360 mya
DEVONIAN
408 mya
SILURIAN
438 mya
CENOZOIC
MESOZOIC
PALEOZOIC
Mesozoic Pteridosperms
Cycadeoids
Voltziales
Corditales
Paleozoic Pteridosperms
Lepidodendrids
Zosterophylls
Progymnosperms
Trimerophytes
Rhyniophytes
Prototracheophytes
Blobogram
Version 3.2



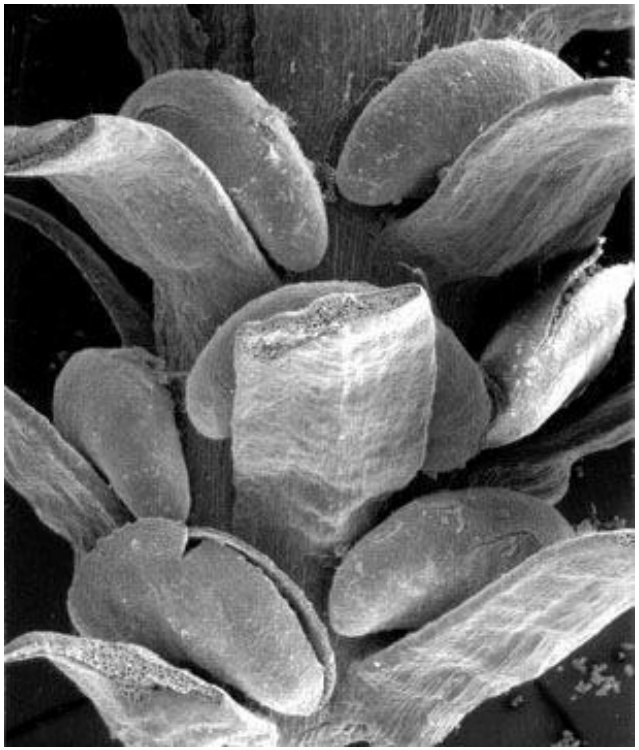
Отдел Lycopodiophyta

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

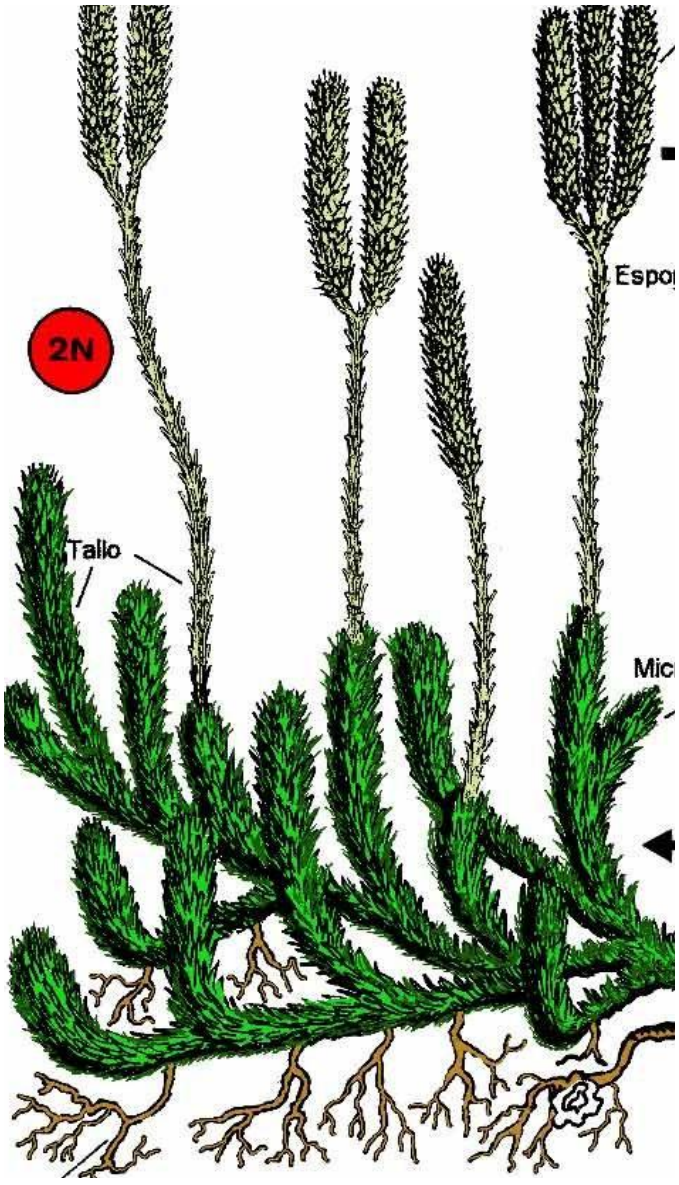


Ландшафт среднего Девона. Раннедевонские (408 - 387 млн лет назад) Cooksonia, Zosterophyllum, Aglaophyton. Среднедевонский Psilophyton (387-374 млн лет назад), плауны Drepanophycus и Protolepidodendron. На переднем плане - мхи, «вышедшие на сушу» 510-430 млн лет в Ордовике.

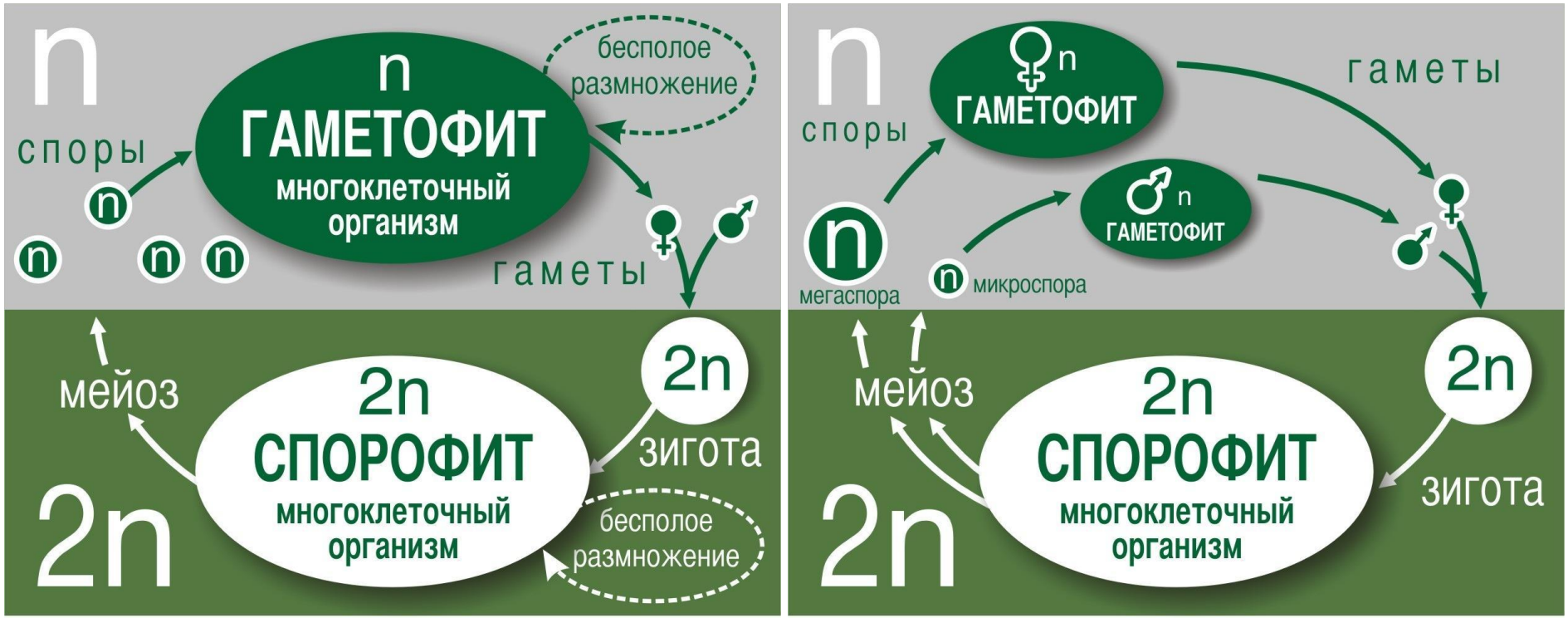
Одиночные пазушные спорангии эвспорангиатного типа, нет приспособлений для вскрывания



Появление листьев и корней



Возникновение разноспоровости

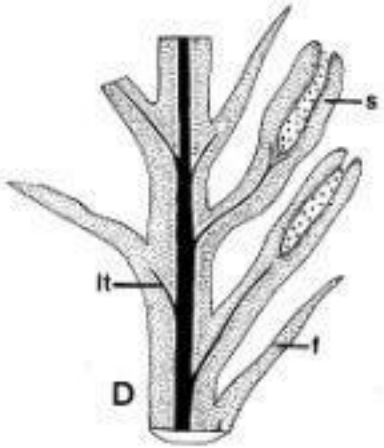


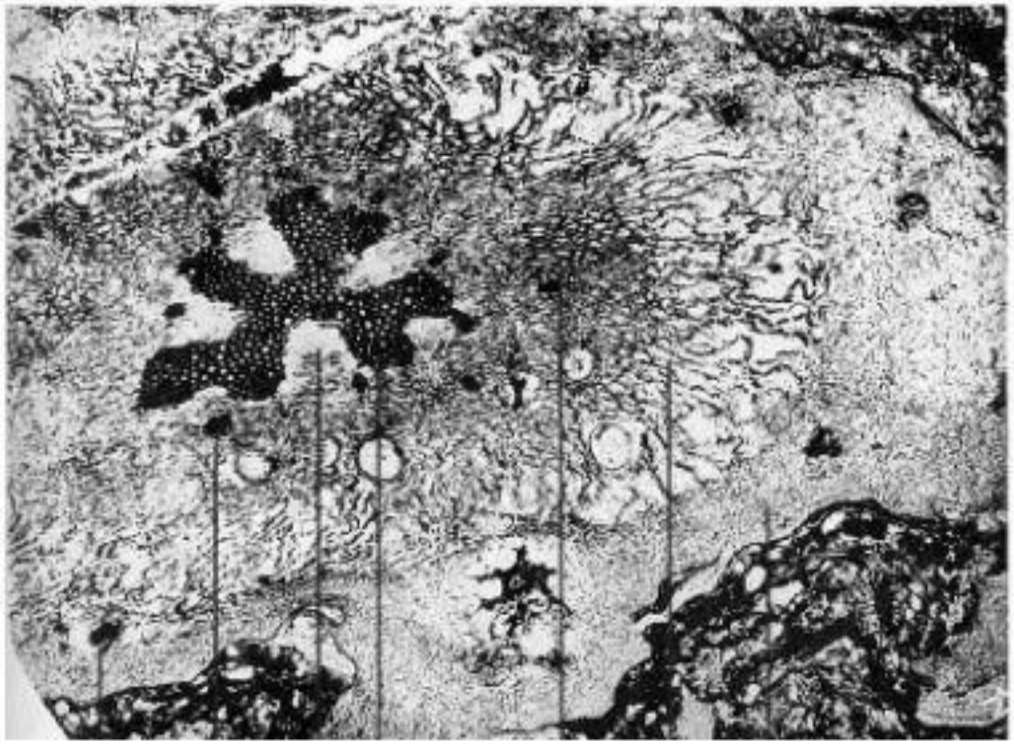
Класс Lycopodiopsida

Нынеживщие и ископаемые равноспоровые плауны

Средний Девон 390-370 млн лет назад

Asteroxylon



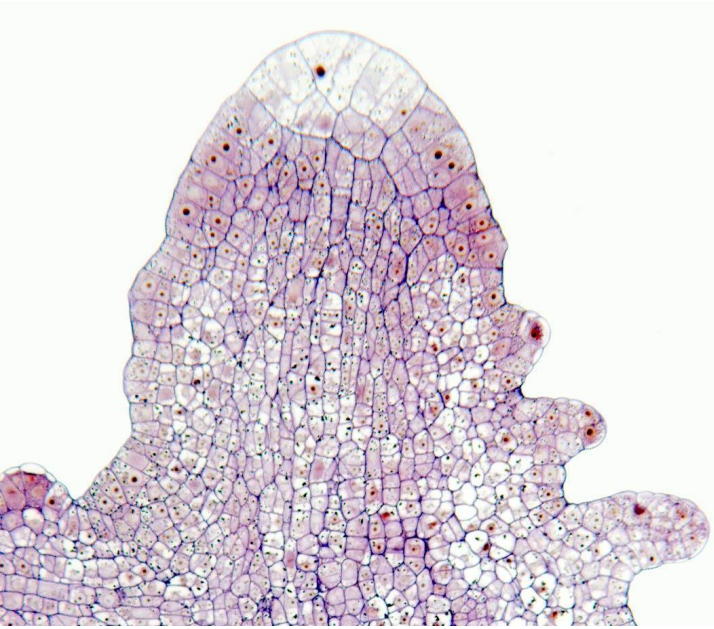


Copyright © Walter Myers

Особенности строения нынеживущих равноспоровых плаунов

У растений существует три структурных типа АМП.

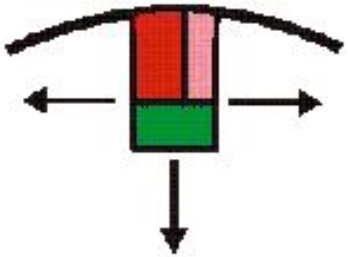
АМП с единственной АК

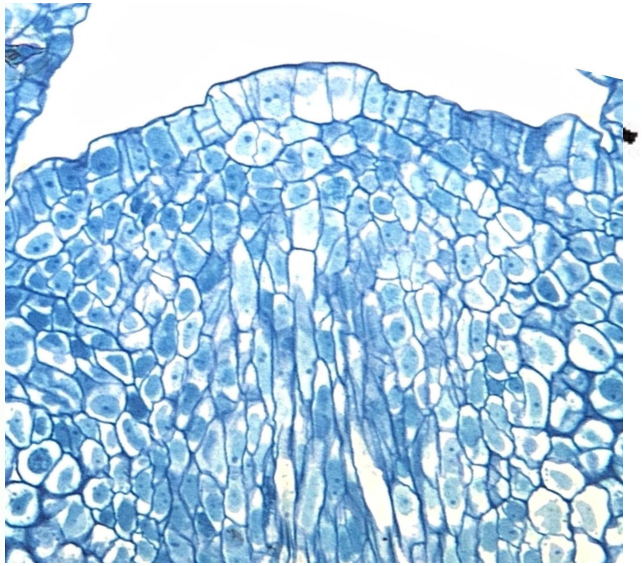


Апекс побега ***Selaginella kraussiana***
моноплексный тип

АМП с множественными АИ

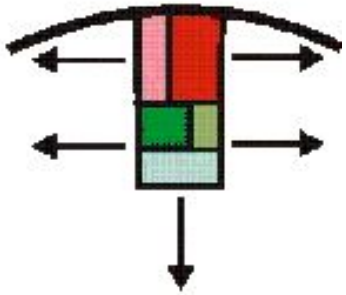
АИ делятся
анти- и периклинально

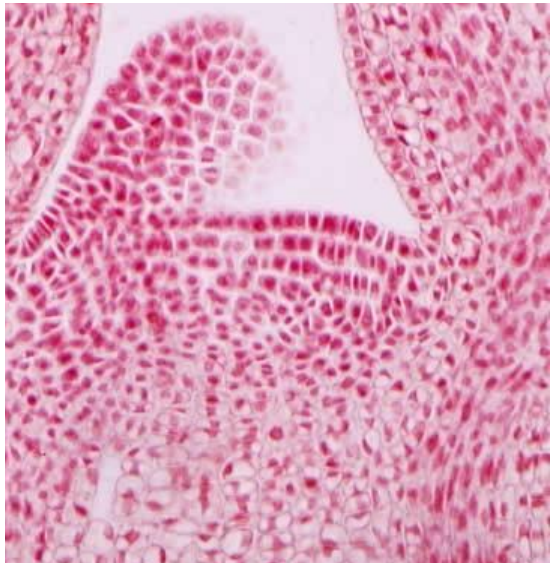




Апекс побега ***Huperzia selago***
симплексный тип

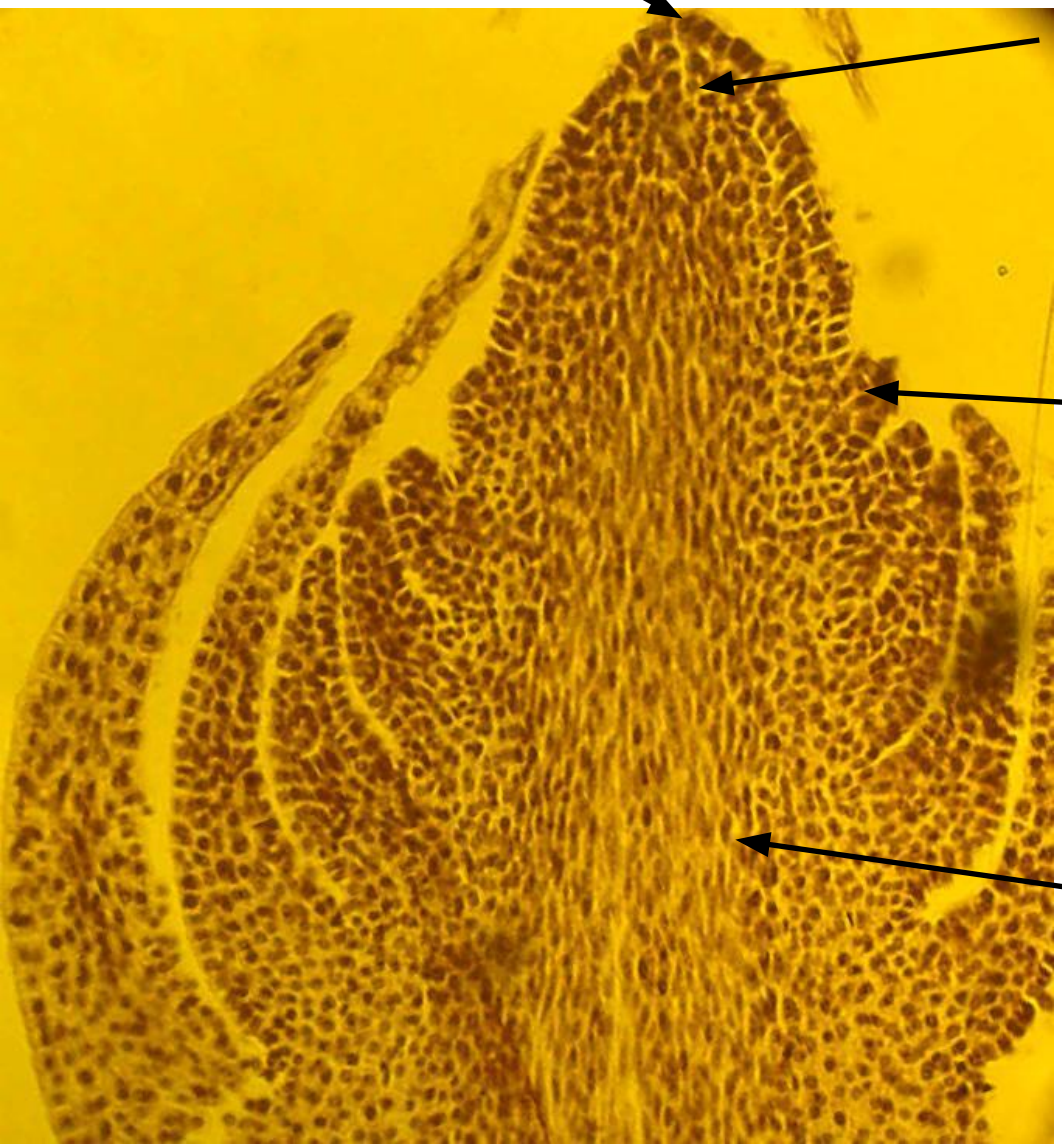
АИ 1-3 наружных слоев делятся только антиклинально, остальные – в разных направлениях

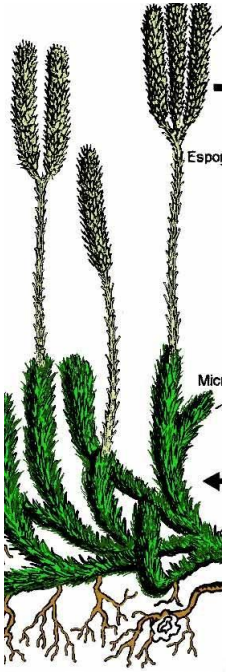


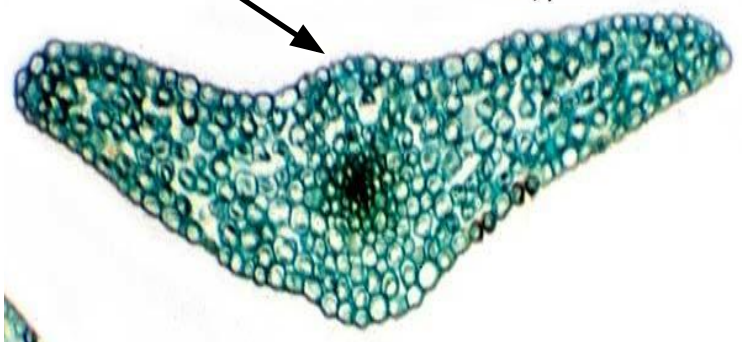


Апекс побега ***Syringa vulgaris***
дуплексный тип=туника-корпус

Lycopodium sp.

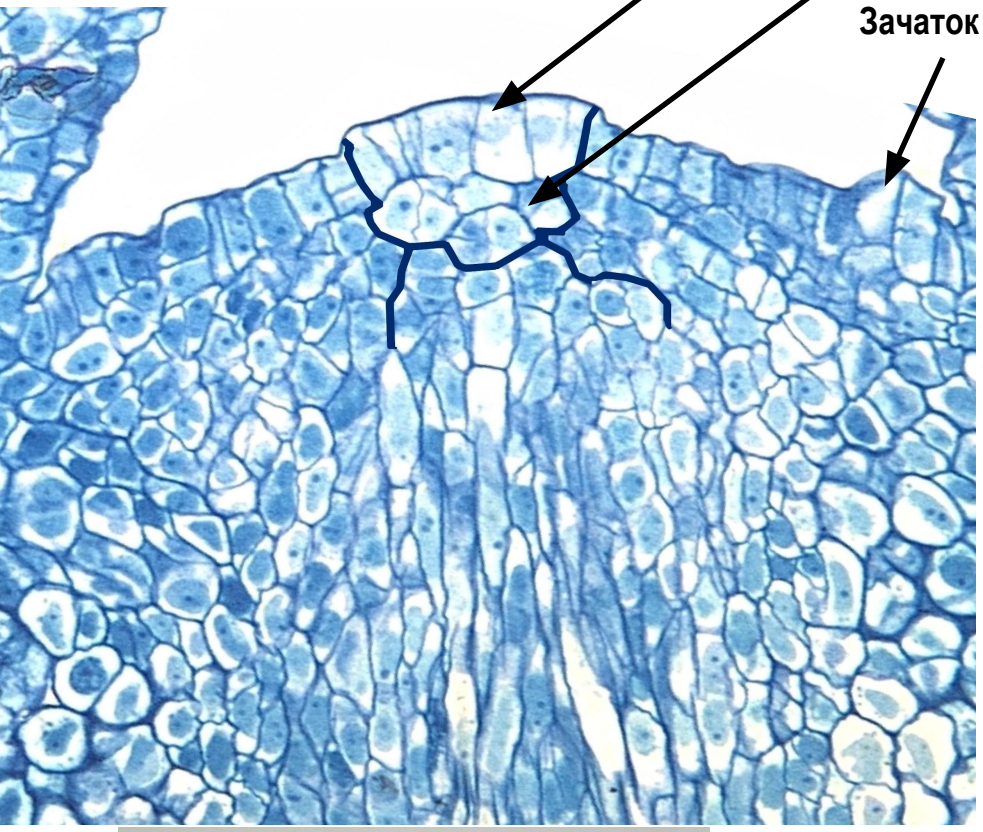


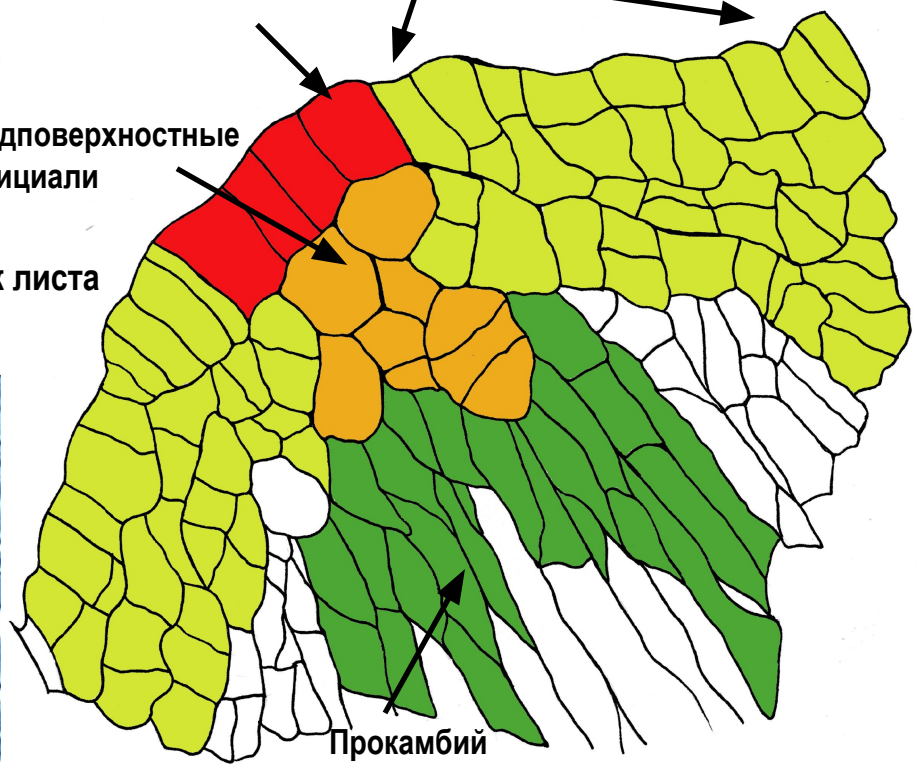


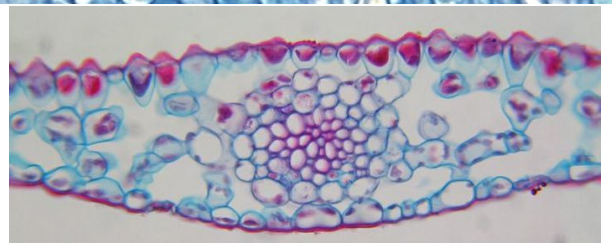


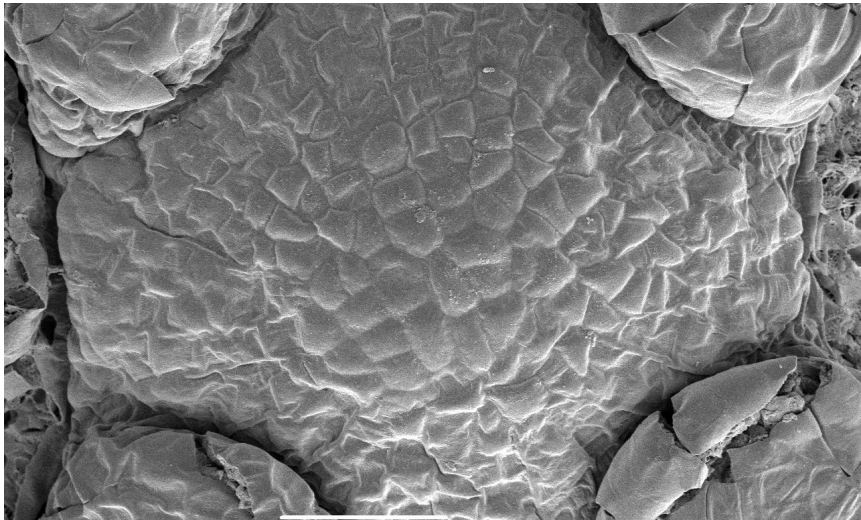
Huperzia selago

Строение апикальной меристемы ***Huperzia selago***

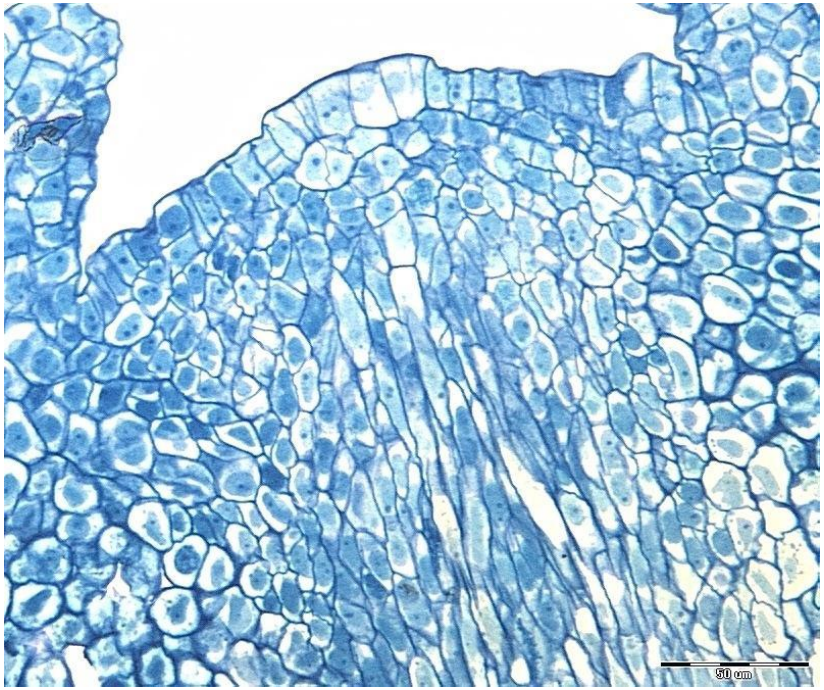


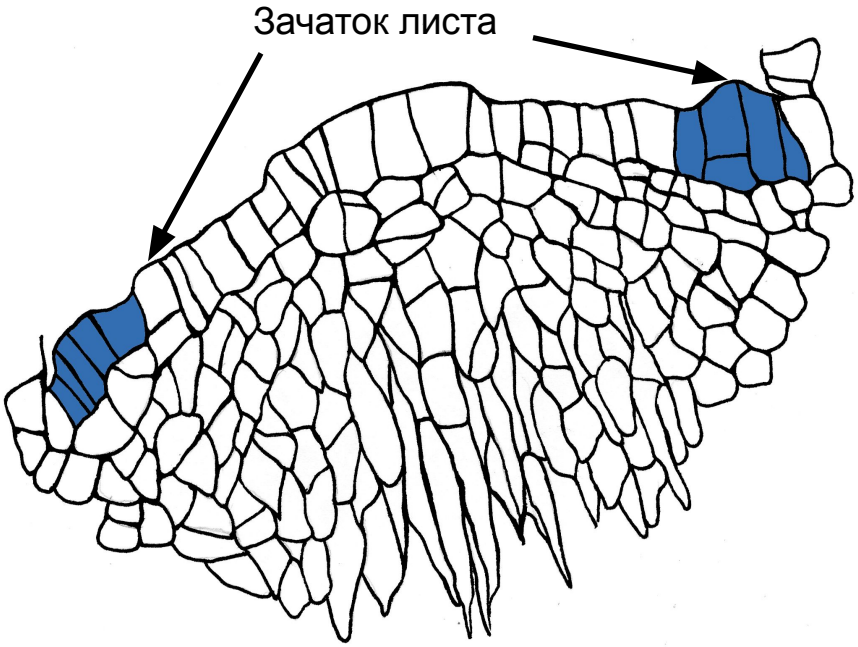


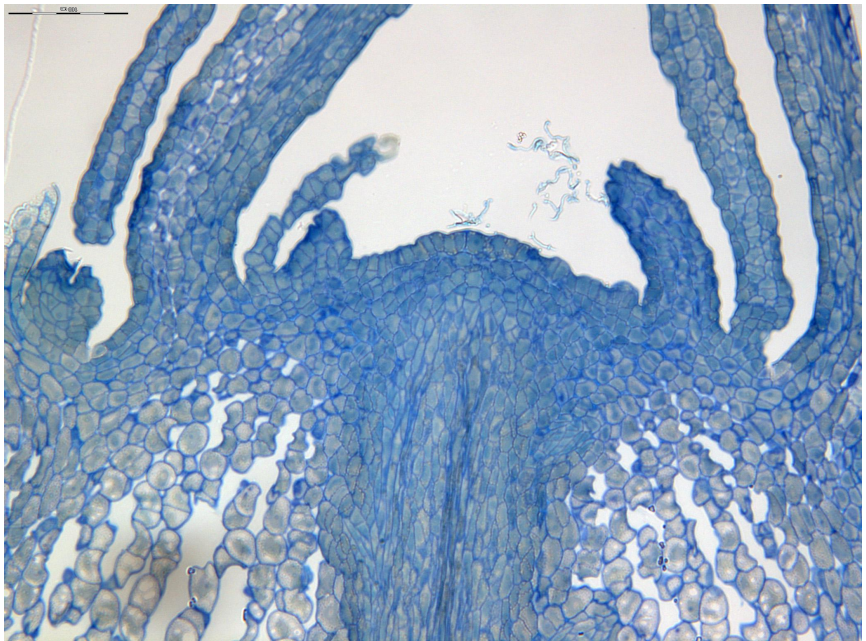


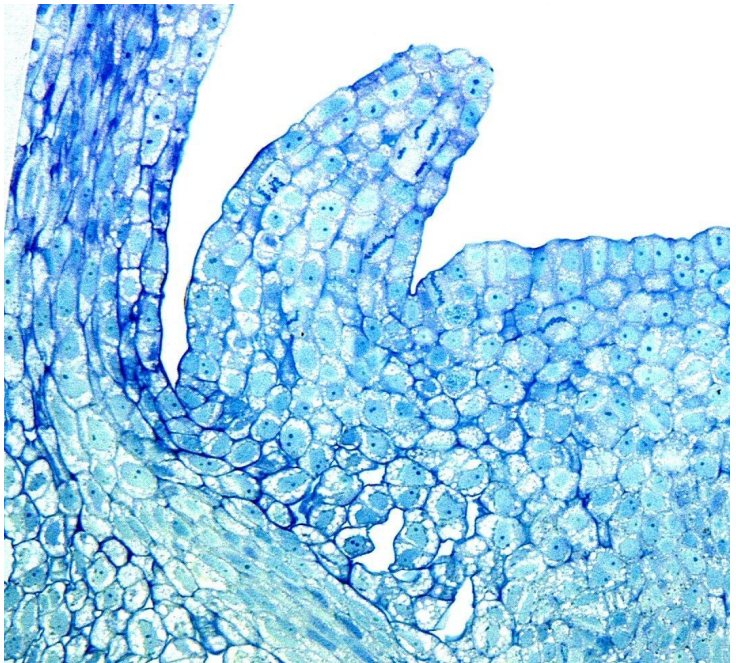


Заложение листа в апикальной меристеме ***Huperzia selago***

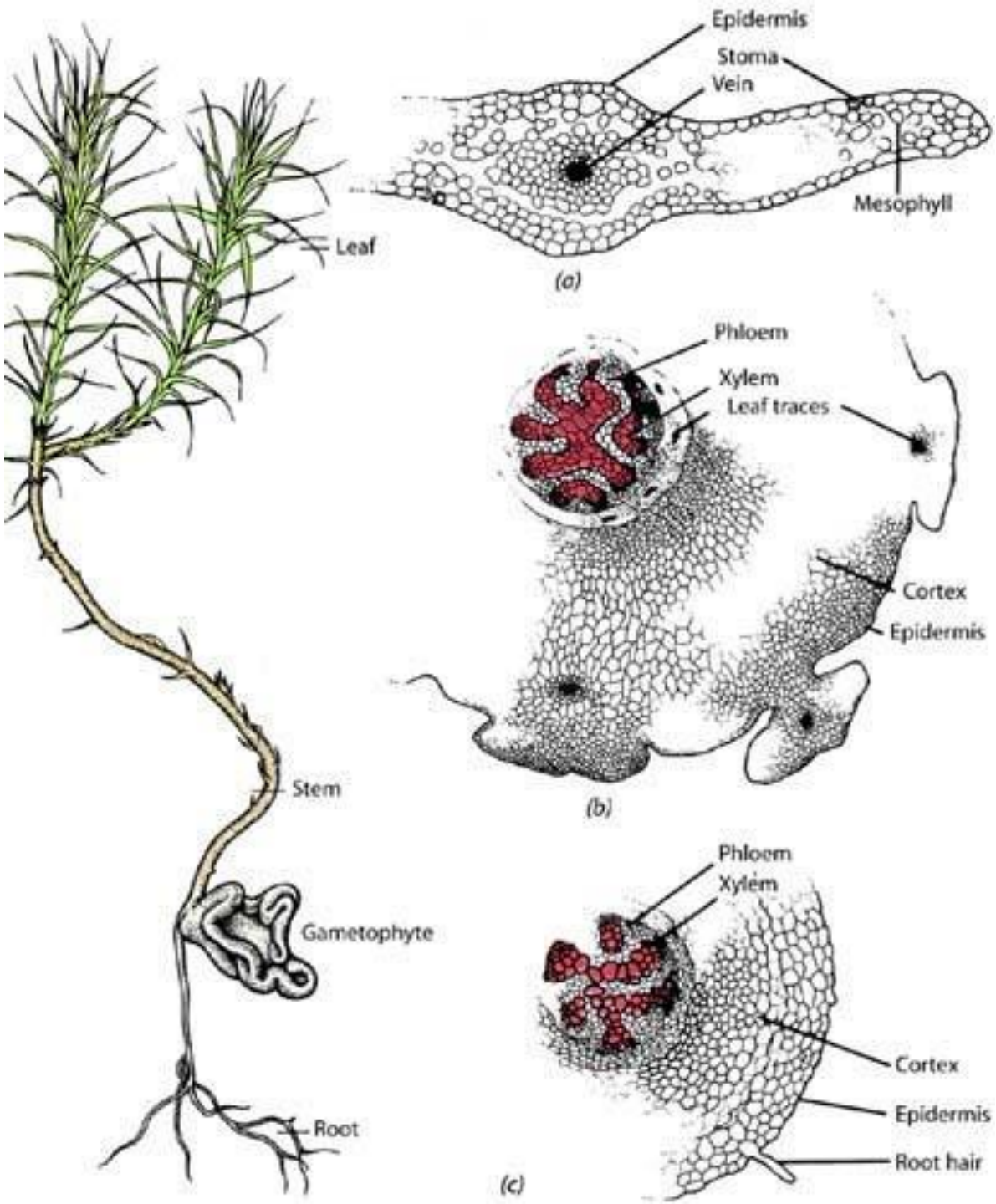








Внутренне строение побегов и корней

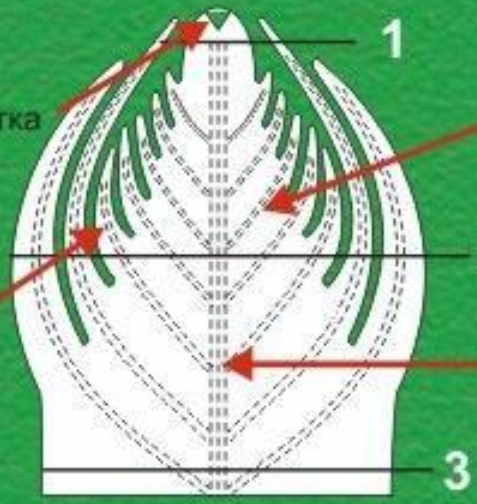

Epidermis
Stoma
Vein
Mesophyll
Leaf
(a)
Phloem
Xylem
Leaf traces
Cortex
Epidermis
Stem
(b)
Phloem
Xylem
Gametophyte
Cortex
Epidermis
Root hair
Root
(c)

Плектостела на поперечном срезе корневища *Lycopodium*,

ФОРМИРОВАНИЕ ПЛЕКТОСТЕЛЫ

Плауна булавовидного *(Lycopodium clavatum)*

Продольный срез верхушки побега



Схемы поперечных срезов через верхушку побега

Внешний вид

Поперечный срез стебля

© М. А. РОМАНОВА

Плектостела

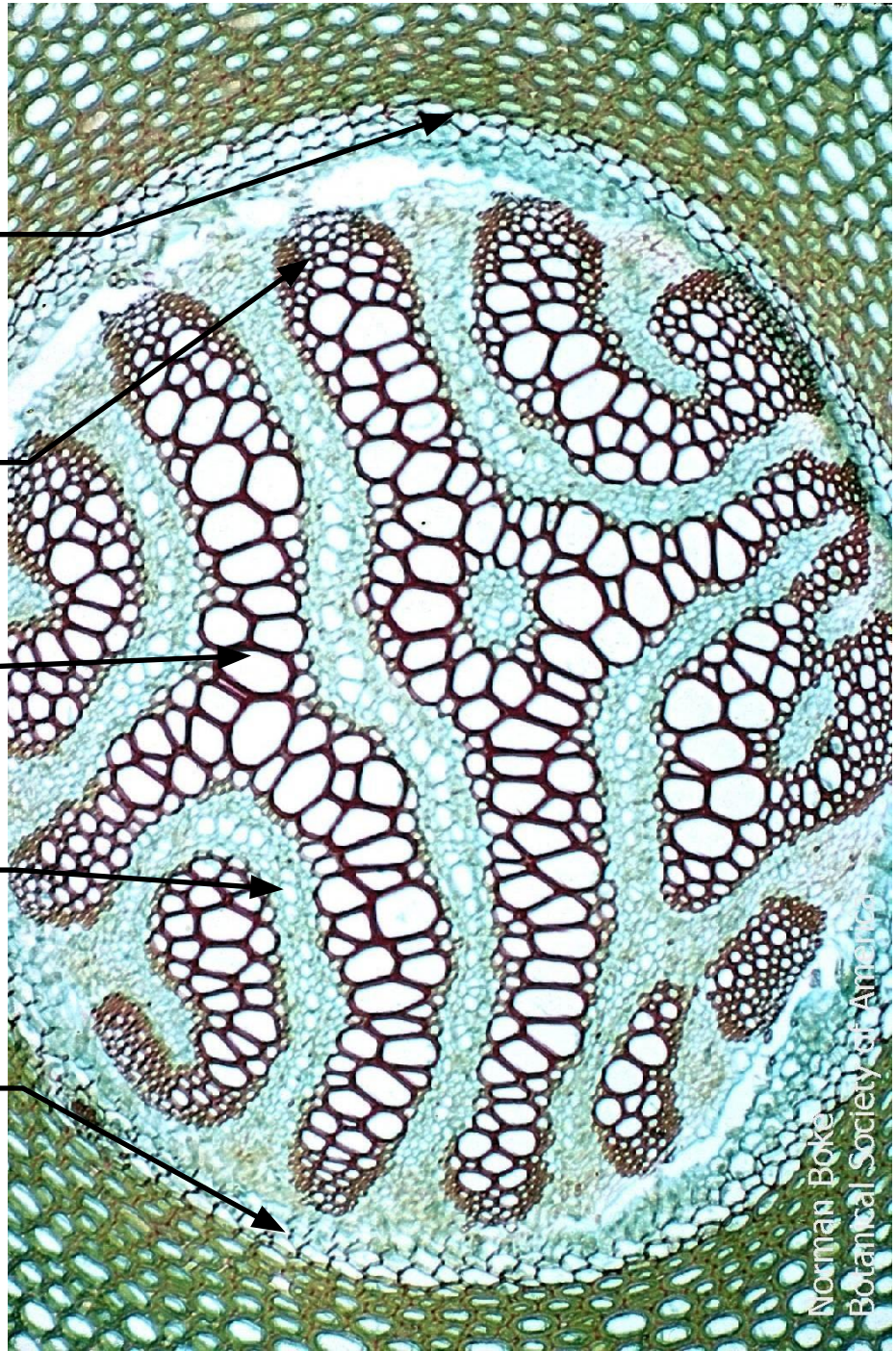
эндодерма

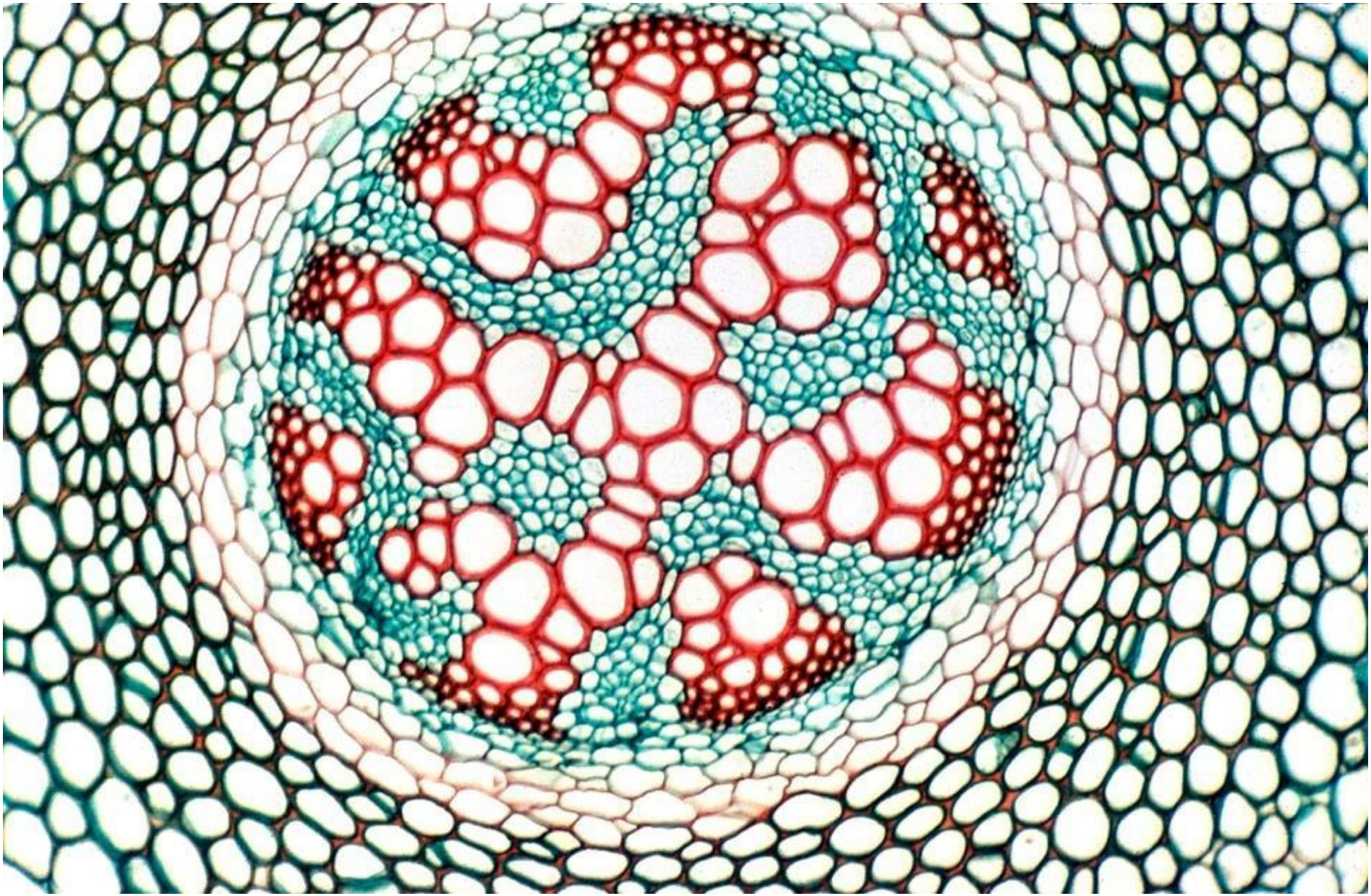
протоксилема

метаксилема

Флоэма (ситовидные клетки и лубяная паренхима

перицикл





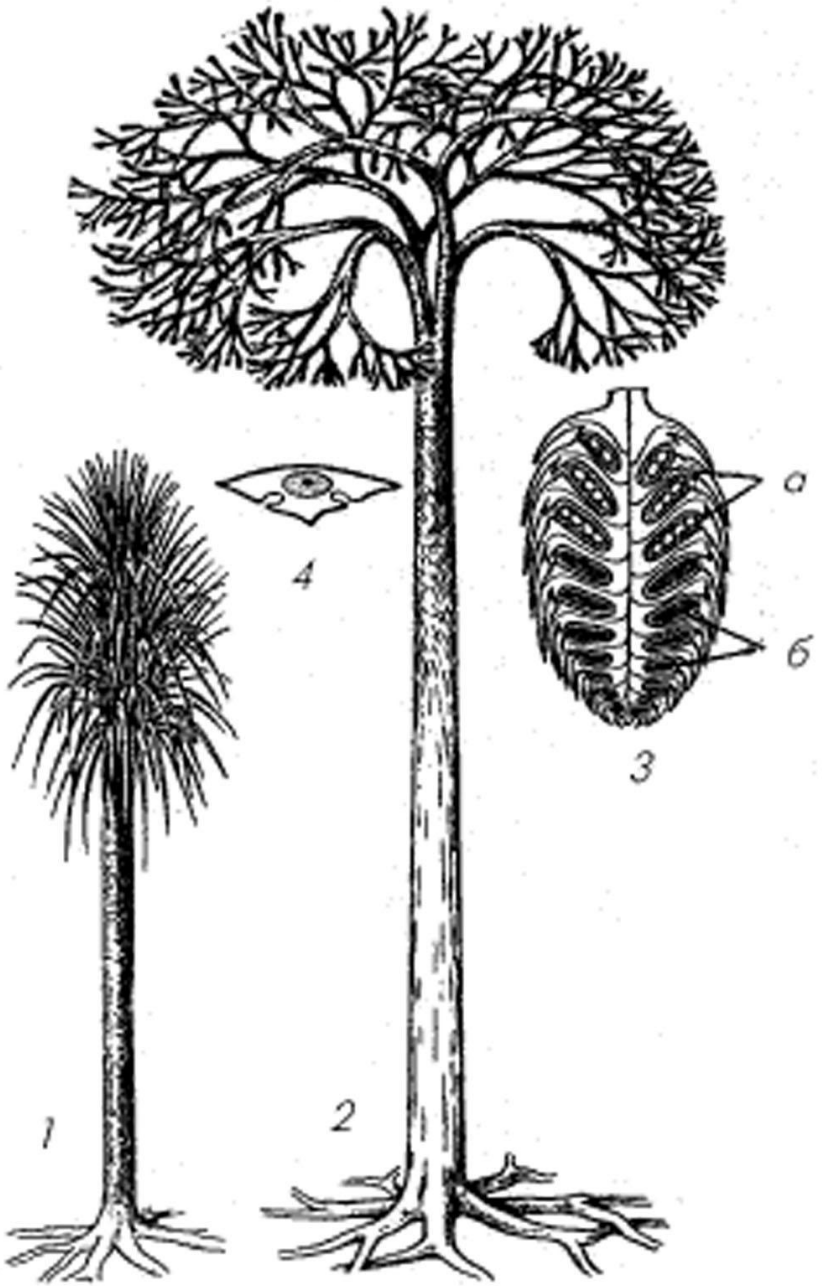
Актиностела на поперечном срезе корня *Lycopodium sp*.

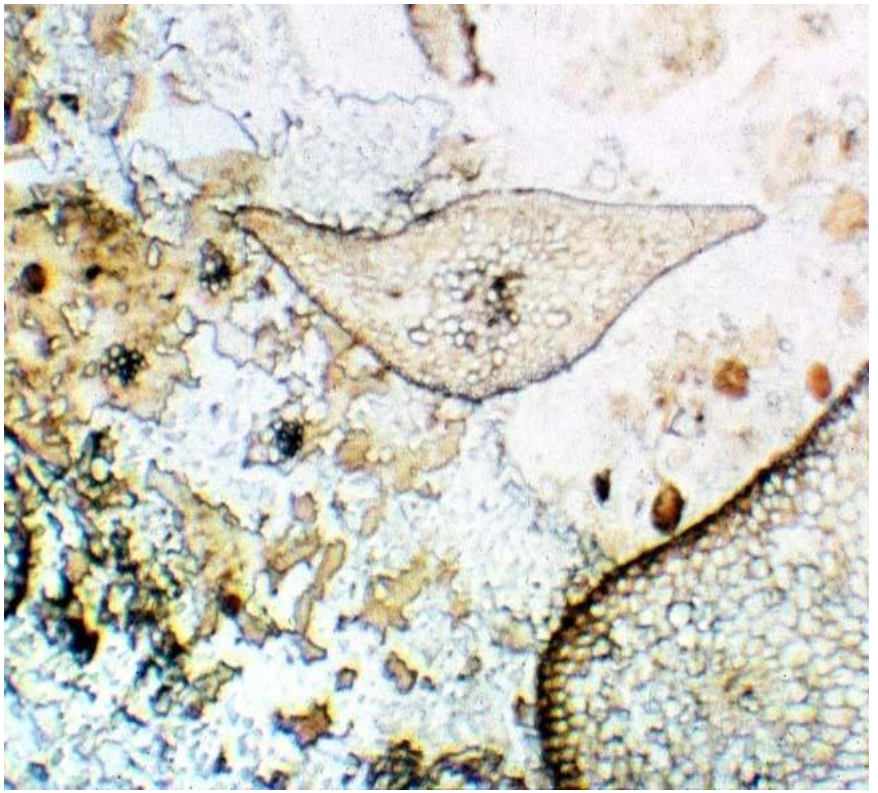
Класс Isoetopsida

Нынеживщие и ископаемые разноспоровые плауны

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

Lepidodendron sp.

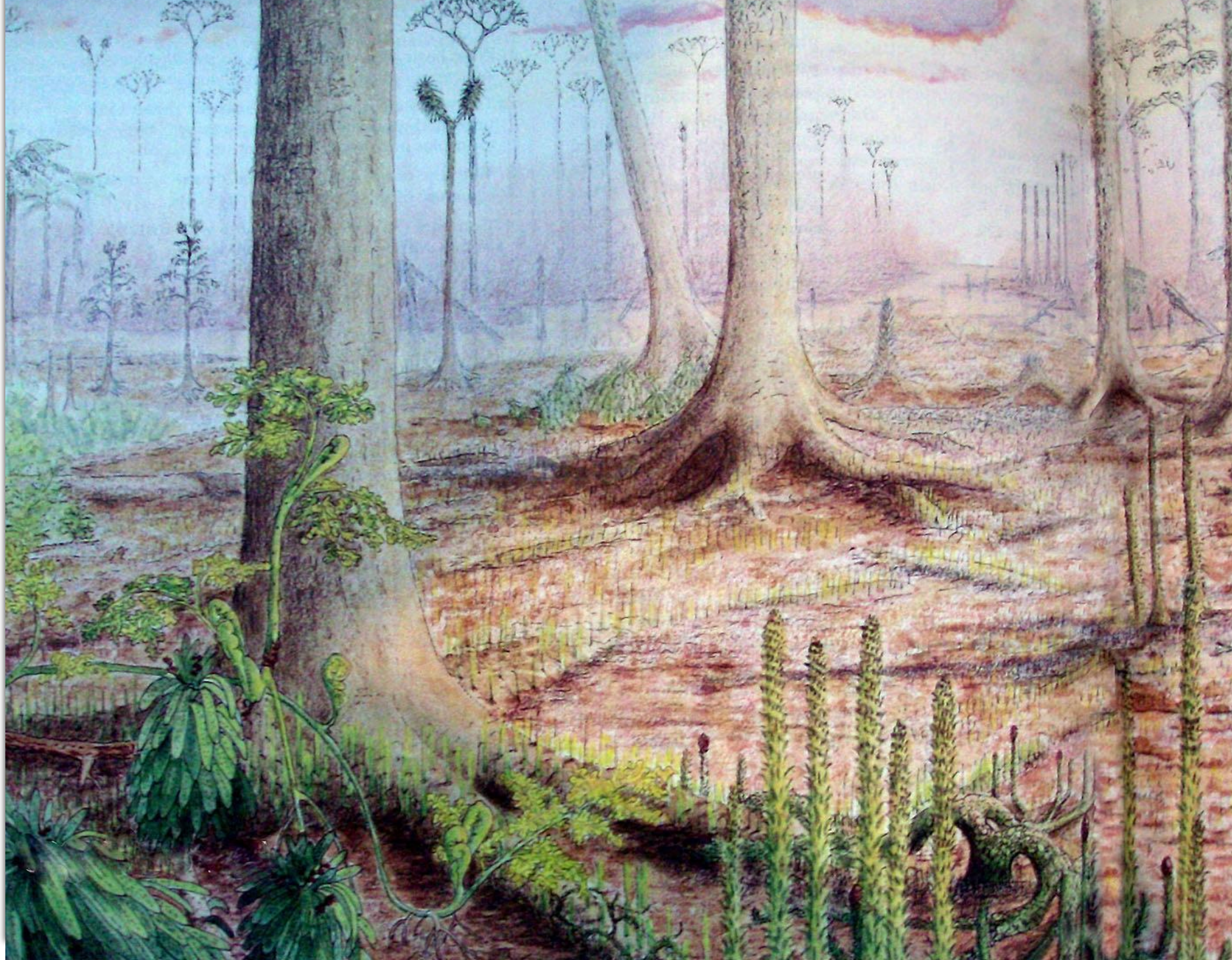




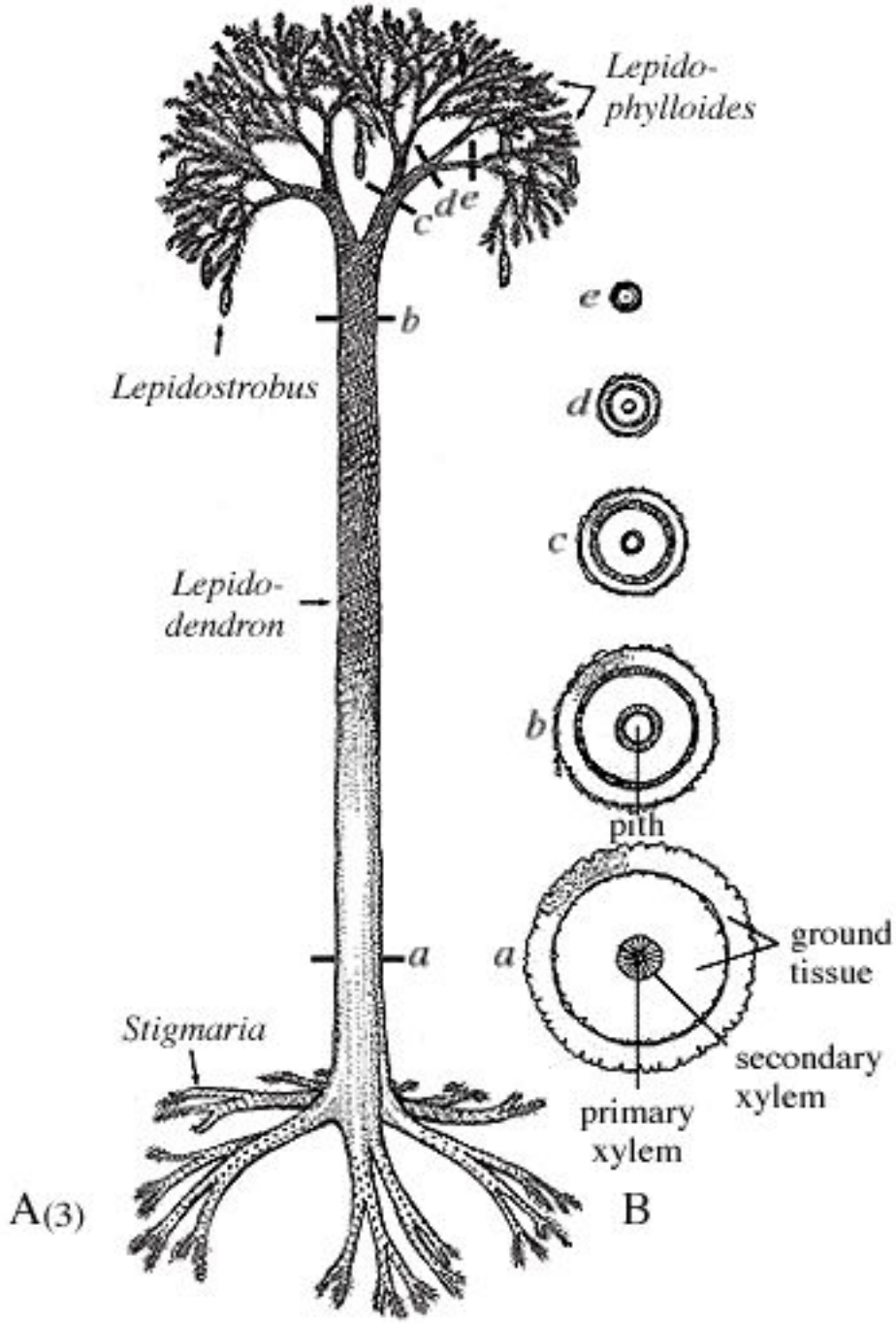
Lepidodendron реконструкция олиственной ветви с листьями до 70 см длиной и стробилами микроспорангиев

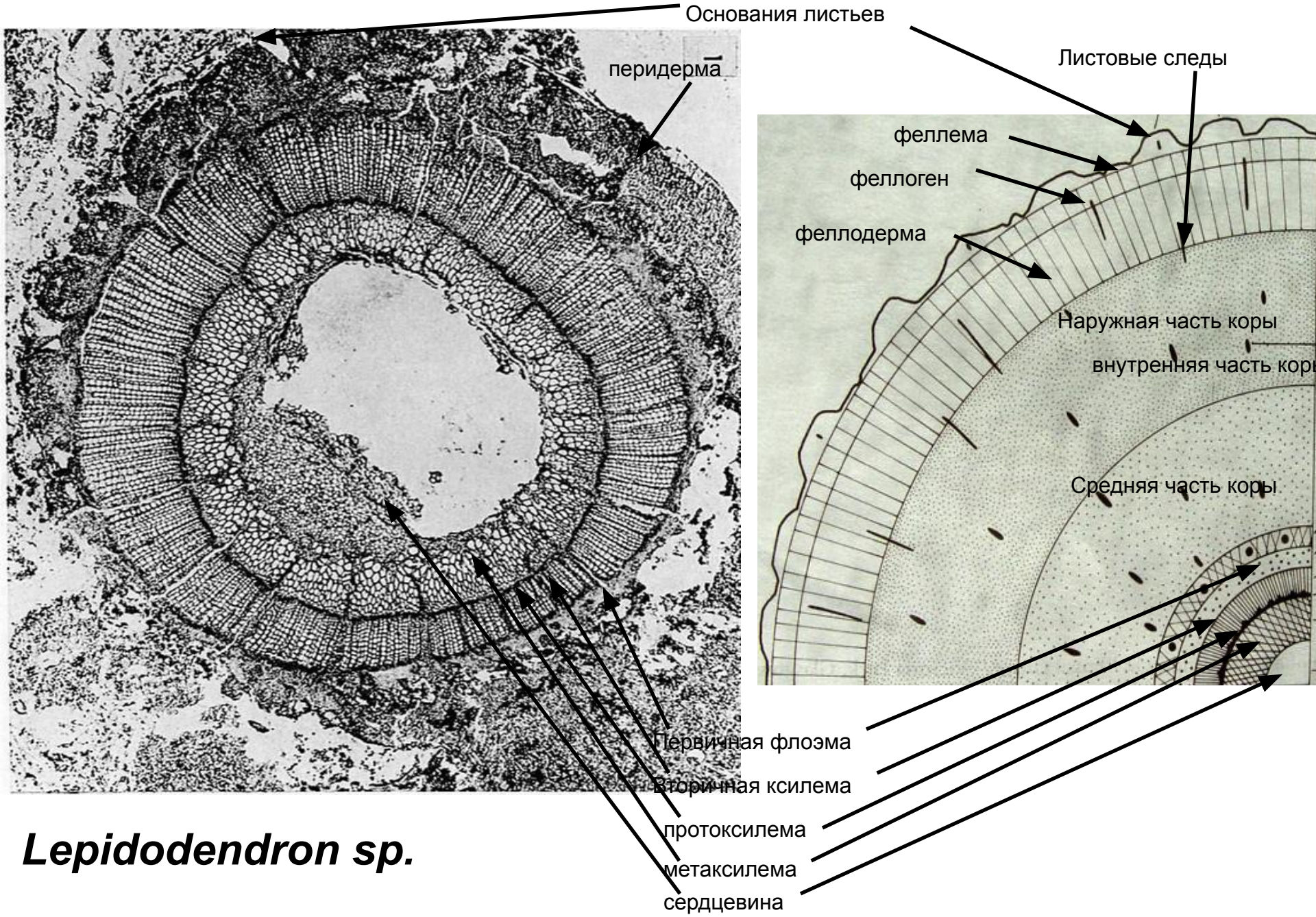
“Окаменевшая роща” Victoria Park, Glasgow, Scotland

Окаменевшие ризофоры (род *Stigmaria*)

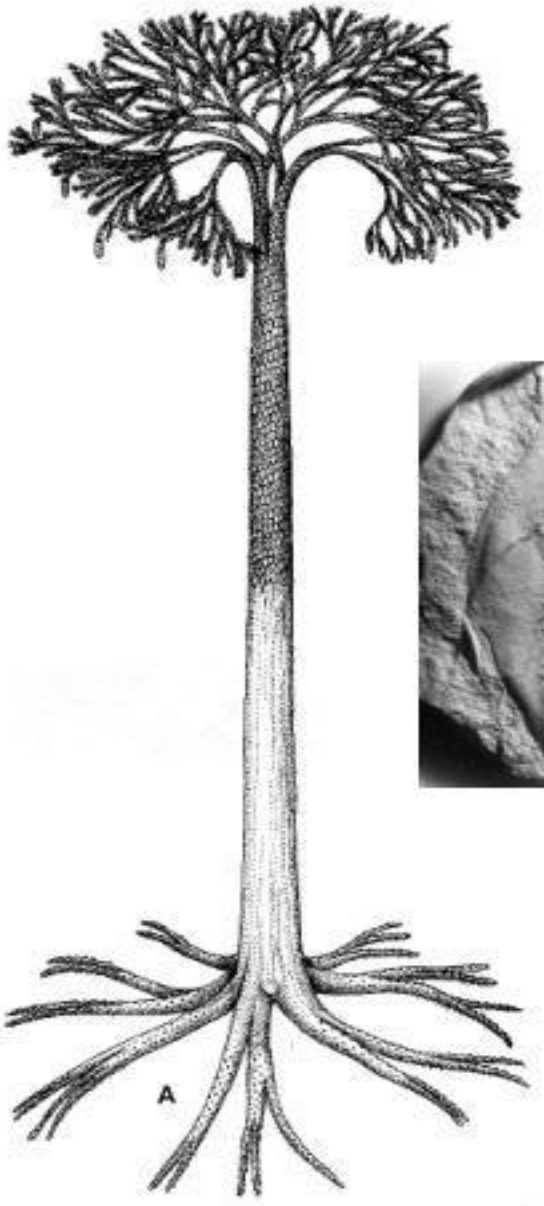


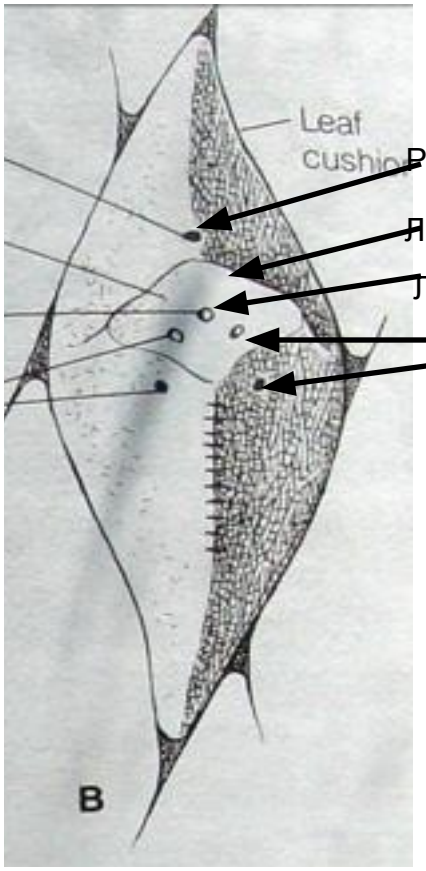
Stigmaria – слепок, на котором видны места прикрепления корней


Lepido-
phylloides
c
d
e
b
Lepidostrobus
Lepido-
dendron
a
Stigmaria
A(3)
e
d
c
b
pith
a
ground
tissue
secondary
xylem
primary
xylem
B



Lepidodendron sp.



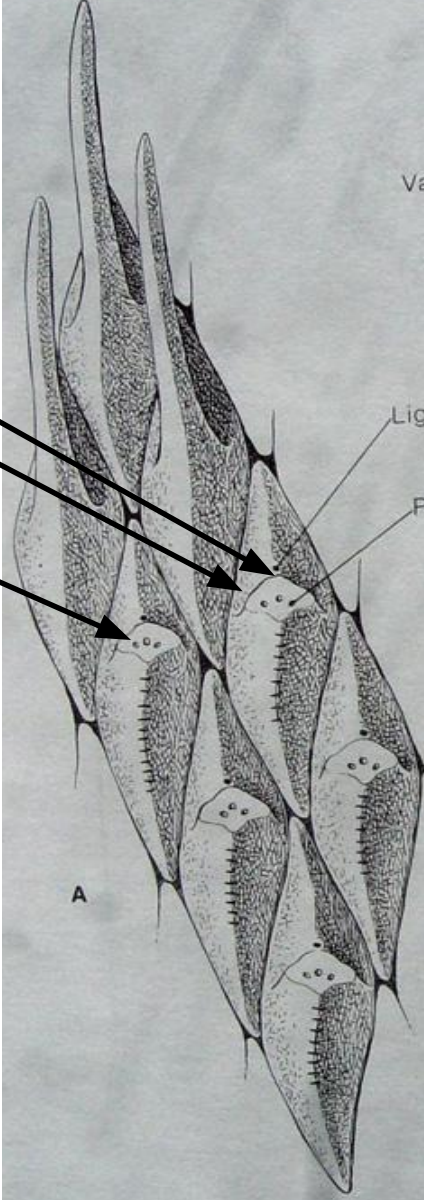


Рубец лигулы

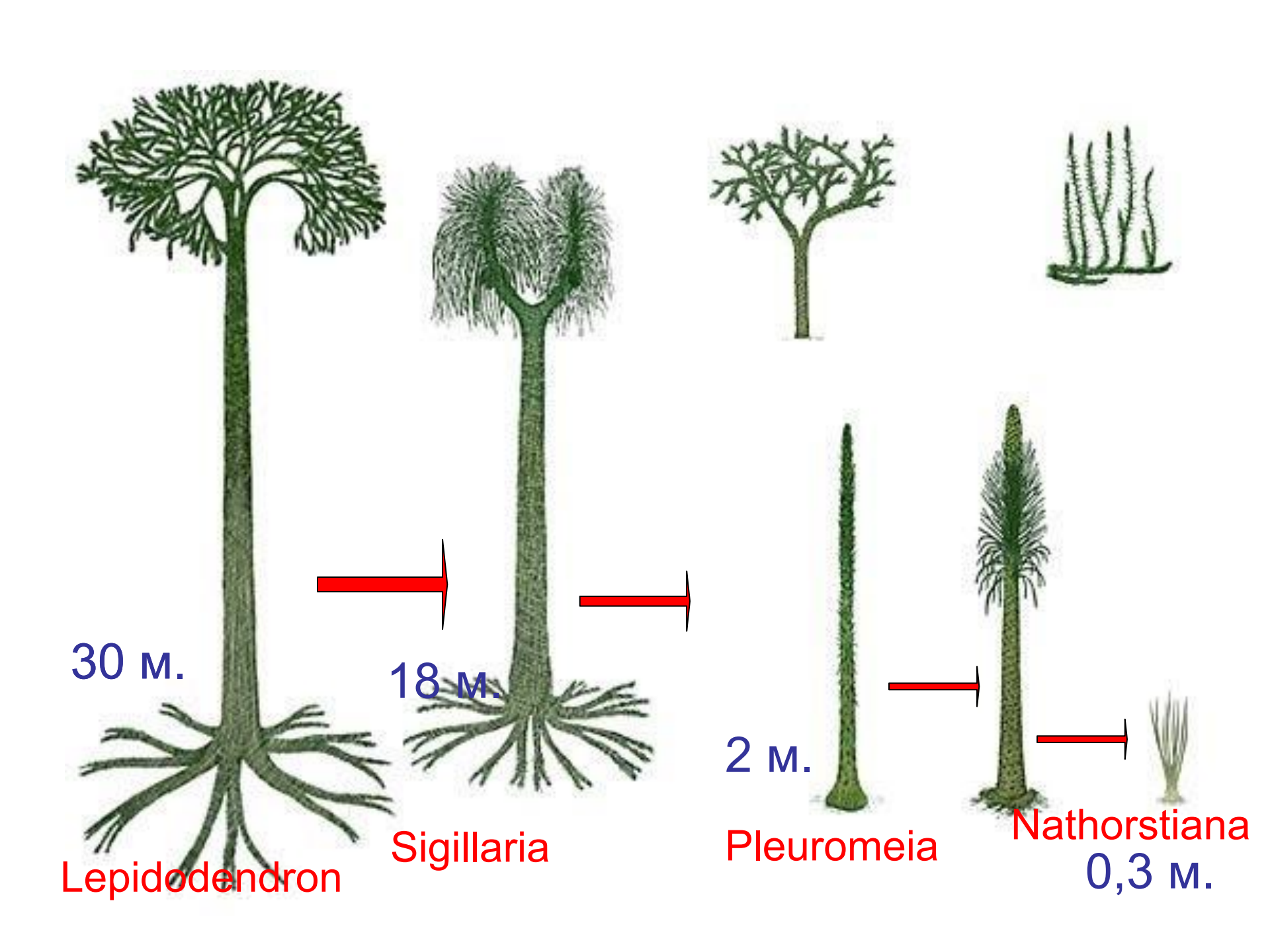
Листовой рубец

Листовой след

парихны

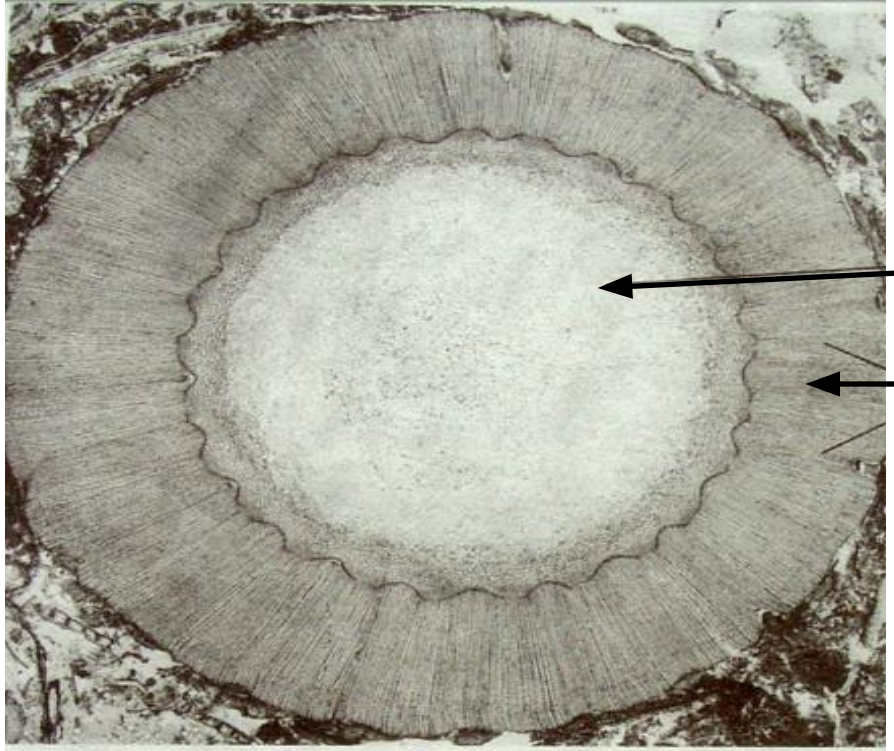


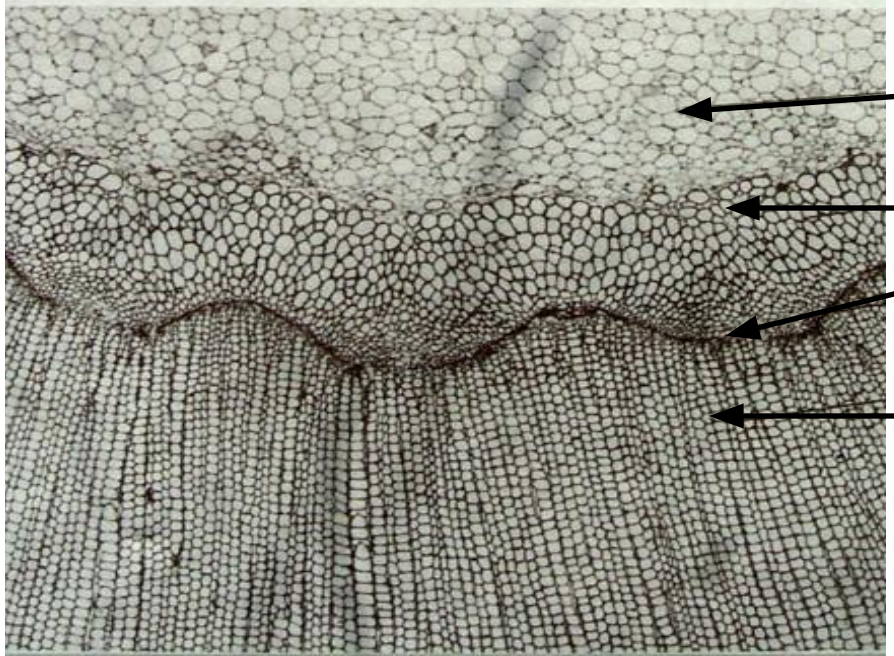
Почему вымерли “чешуедревы”: структурные причины


30 м.
18 м.
2 м.
0,3 м.
Lepidodendron
Sigillaria
Pleuromeia
Nathorstiana

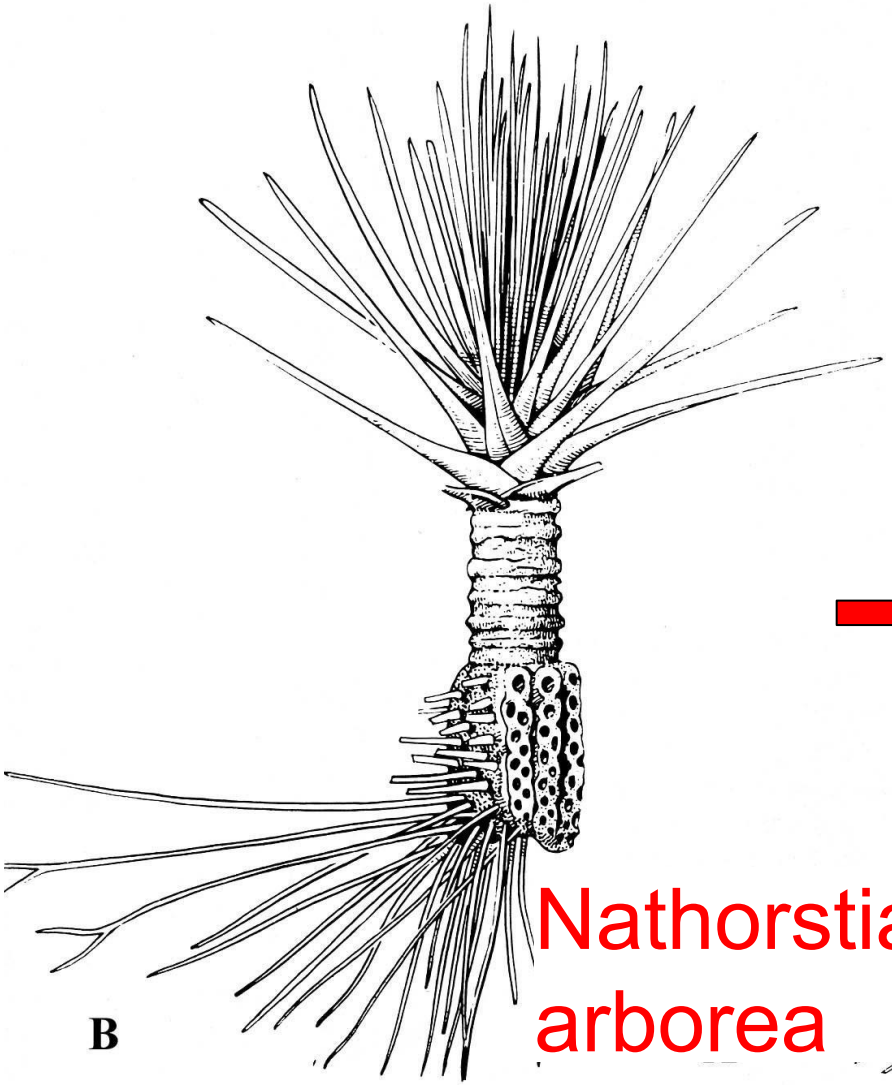
Copyright © Walter Myers

Sigillaria sp

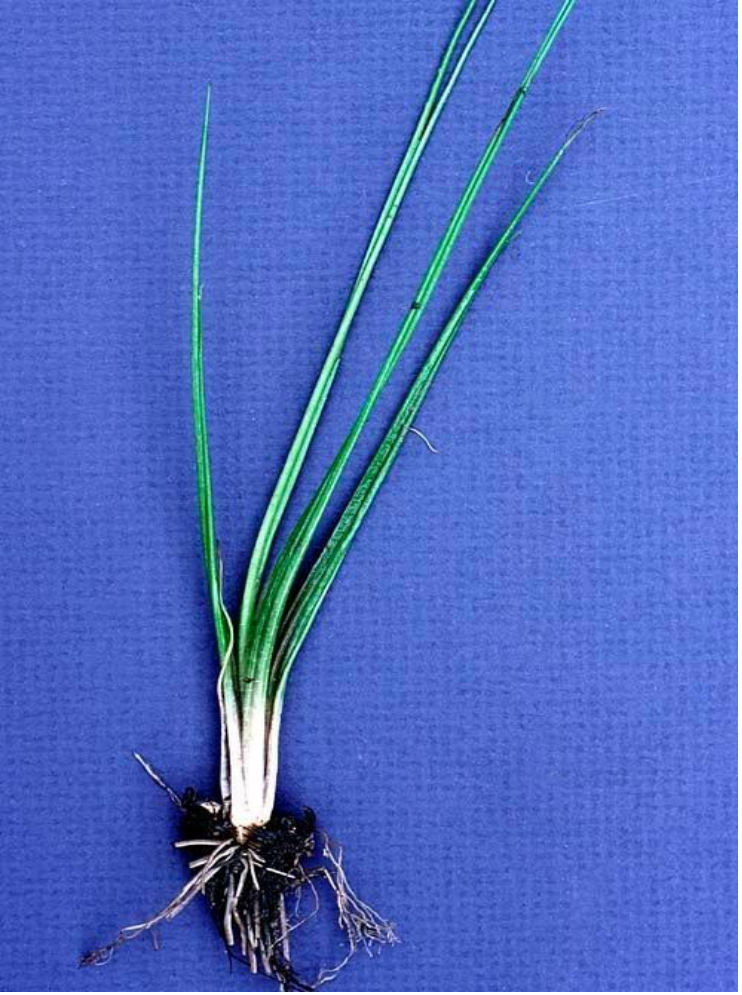


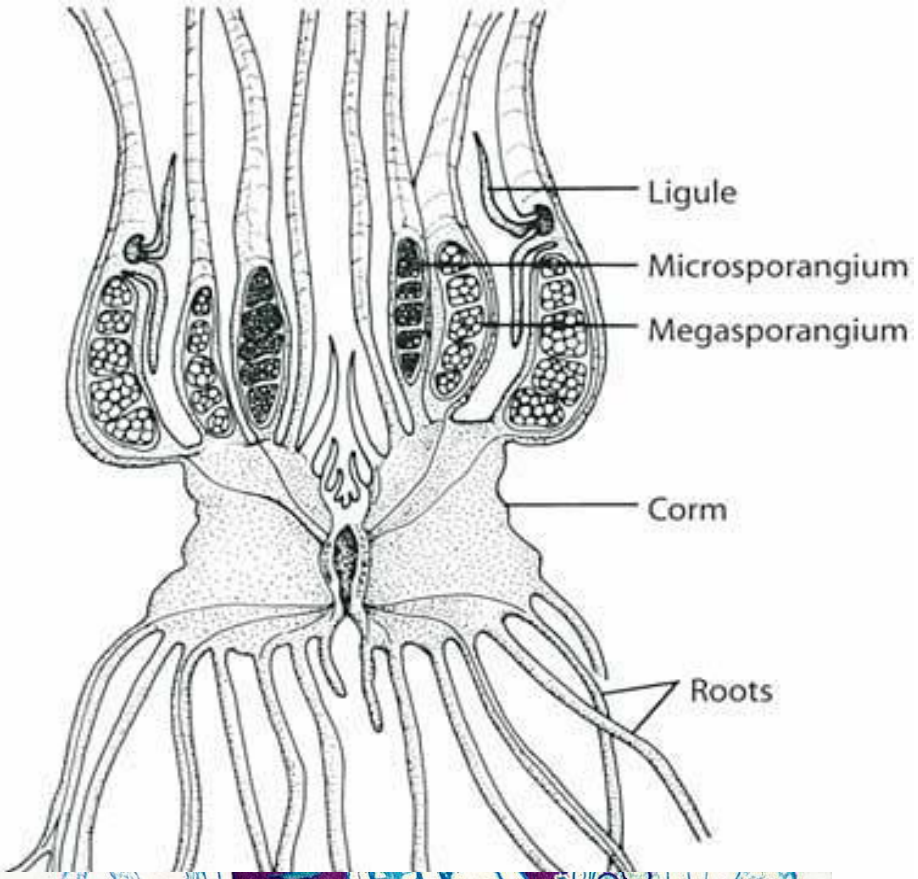


Низкорослые формы Lepidodendrales

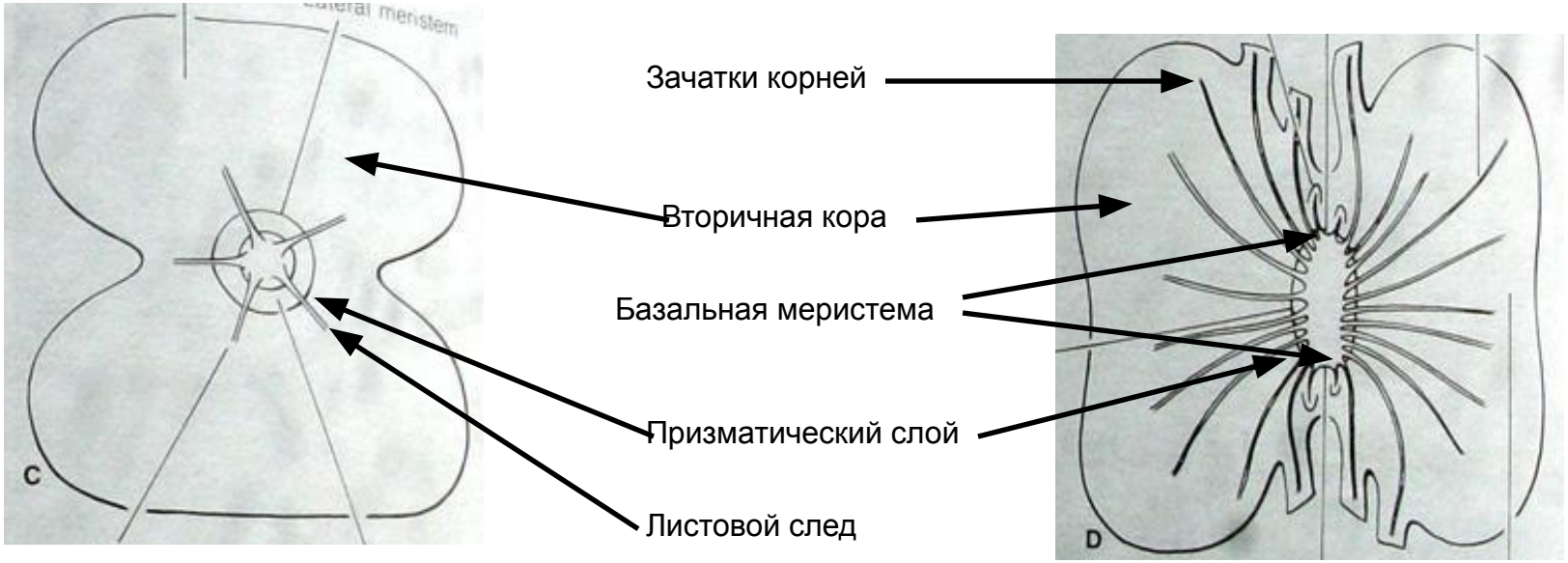


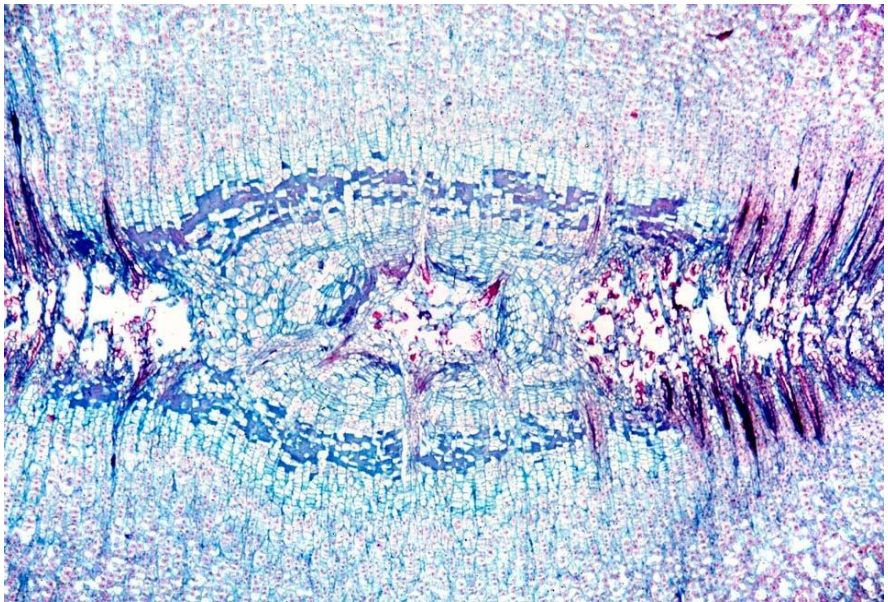
Nathorstiana arborea

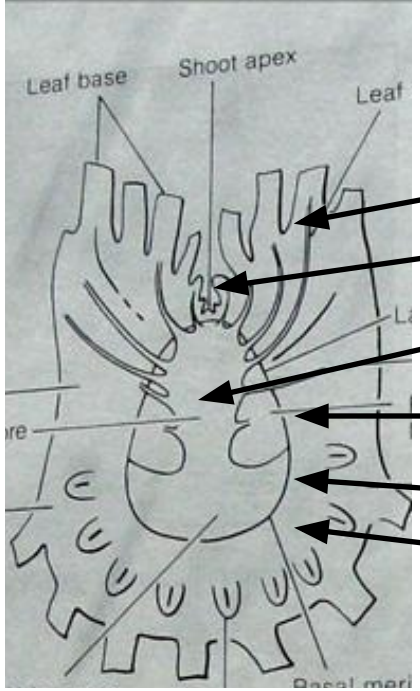




- Isoetes lacustris


Зачатки корней
Вторичная кора
Базальная меристема
Призматический слой
Листовой след
C
D





Основания листьев

Листовой след

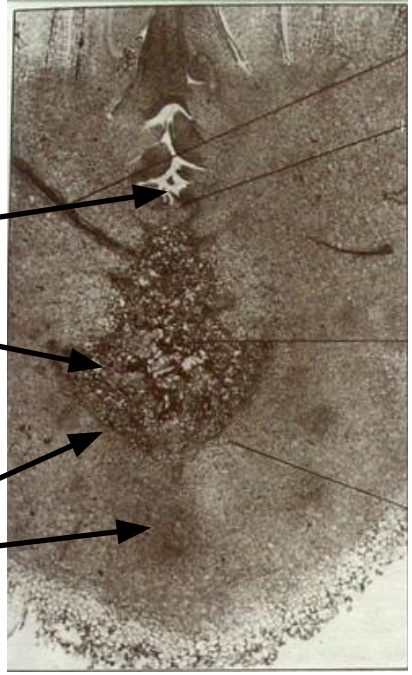
Апекс побега

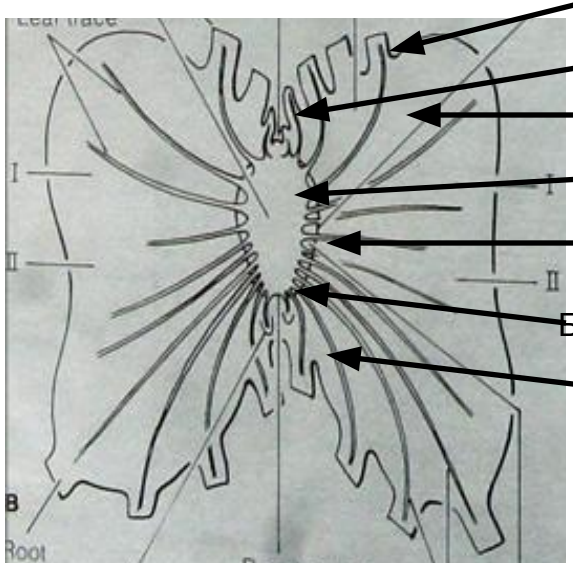
Масса ксилемы

Призматический слой

Базальная меристема

Зачатки корней





Листовой след

Апекс побега

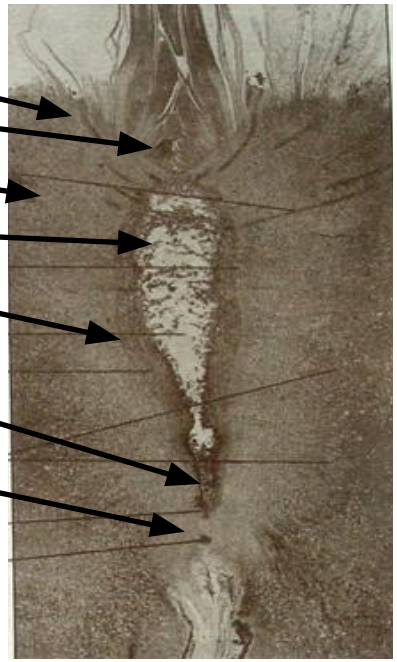
Вторичная кора

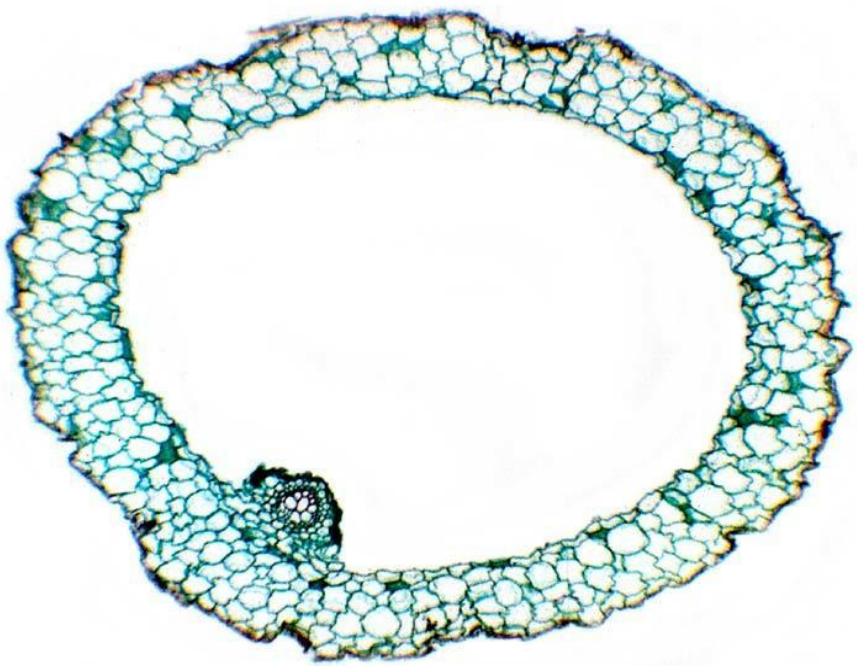
Масса ксилемы

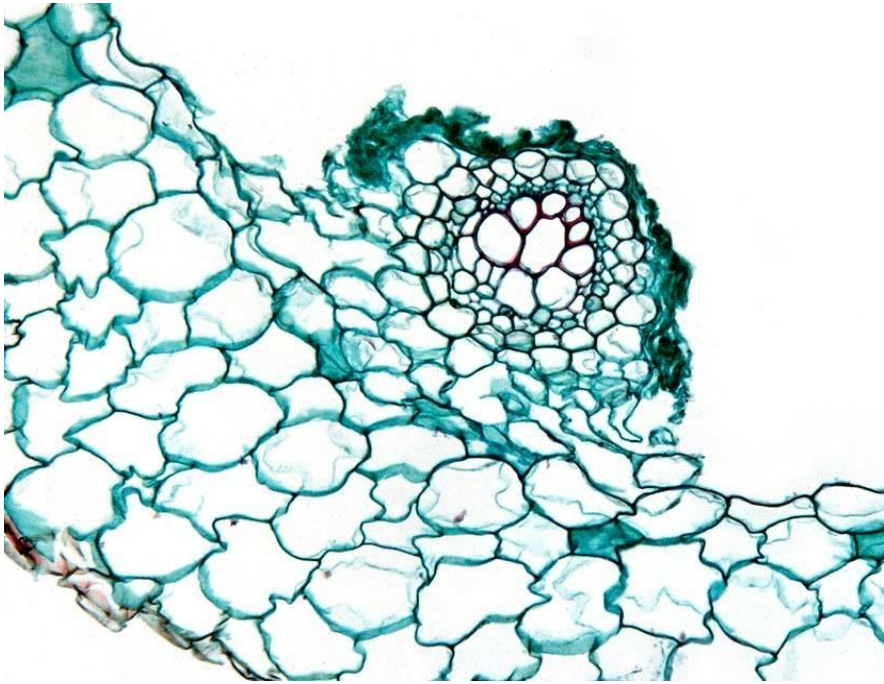
Призматический слой

Базальная меристема

Зачатки корней





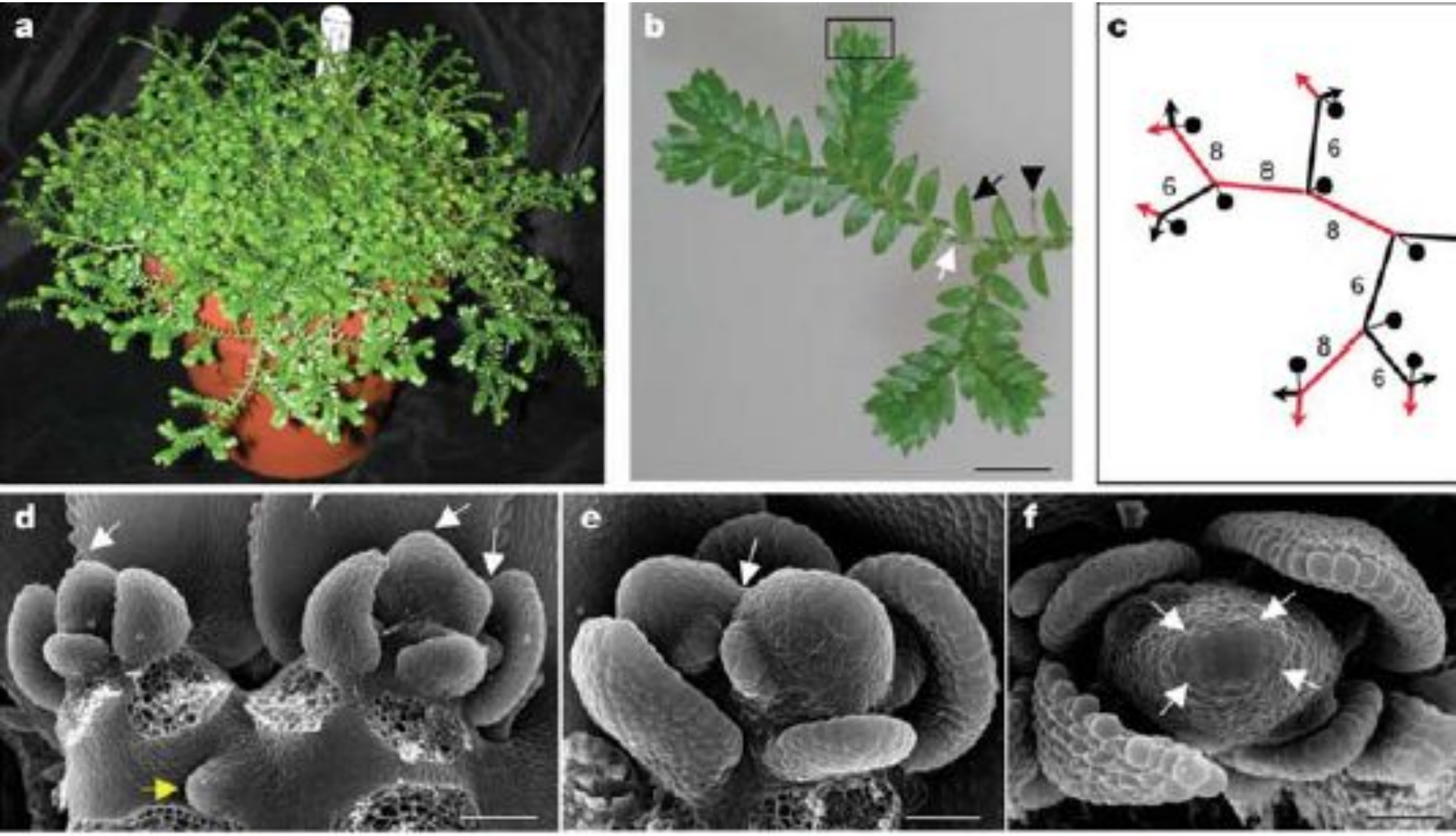


Монархный корень *Isoetes* с воздухоносной полостью

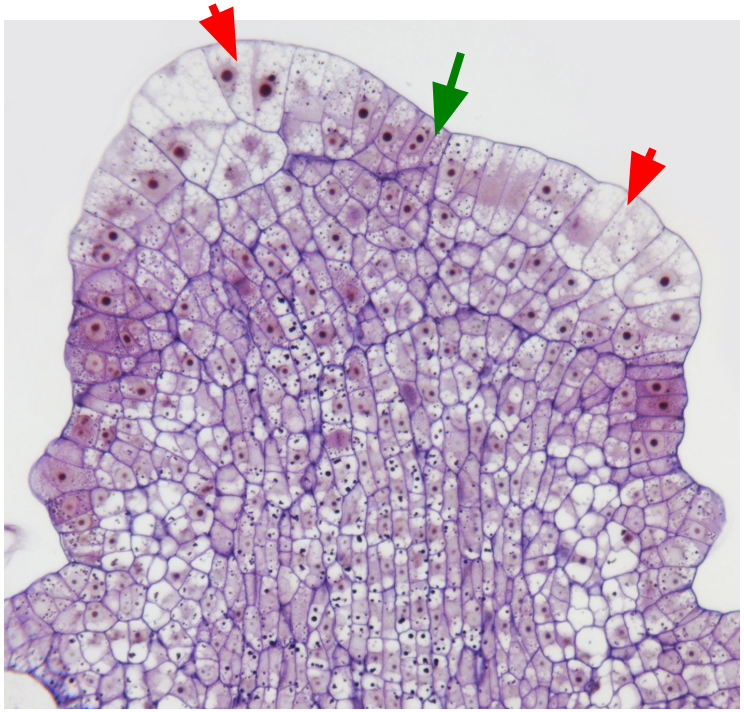
Разноспоровые плауны

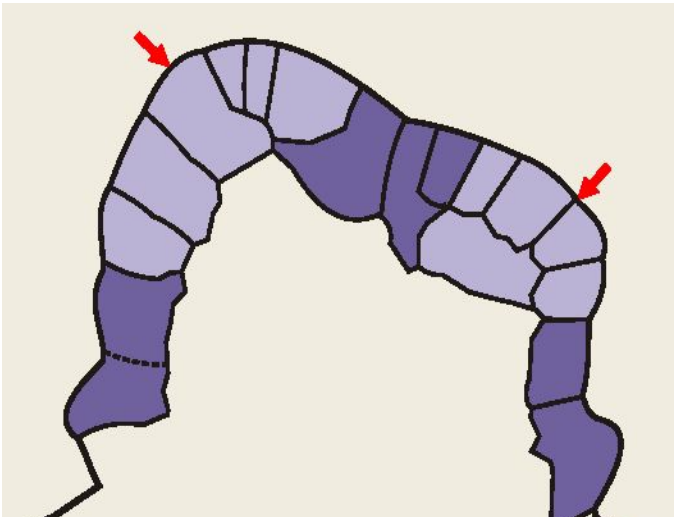
Род Selaginella – 700 видов

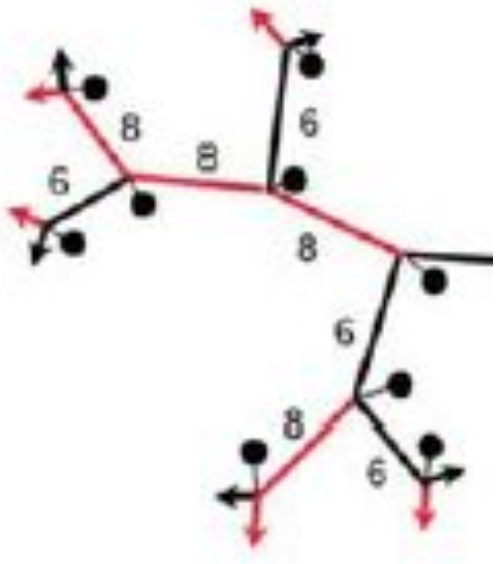
Selaginella kraussiana Микрофилльные листья , дихотомически ветвящиеся побеги, органы неясной морфологической природы ризофоры



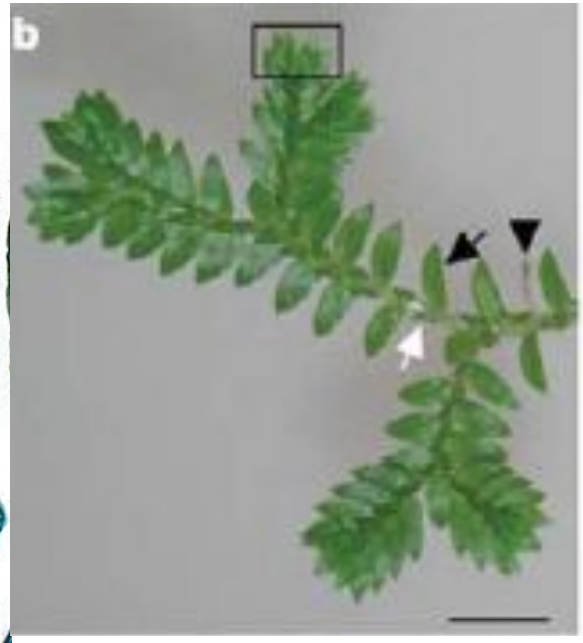
Органы действенной морфологической природы разоформ закономерно возникают из угловой меристемы (эхолемно, предположительно из "старой" апикальной клетки) при каждом ветвлении побега.

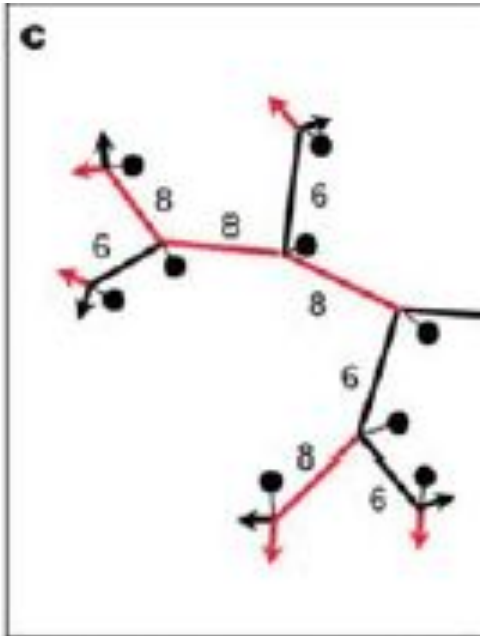




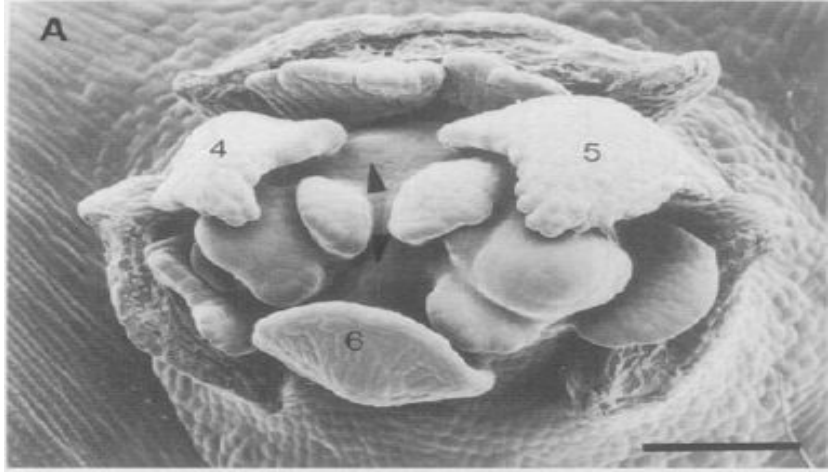


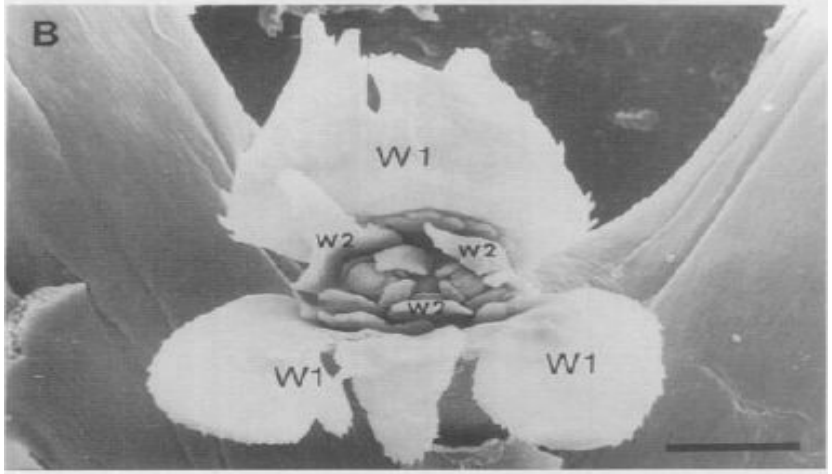
Анизодихоподиальное нарастание. Переход в генеративную фазу коррелирует с терминацией морфогенеза.

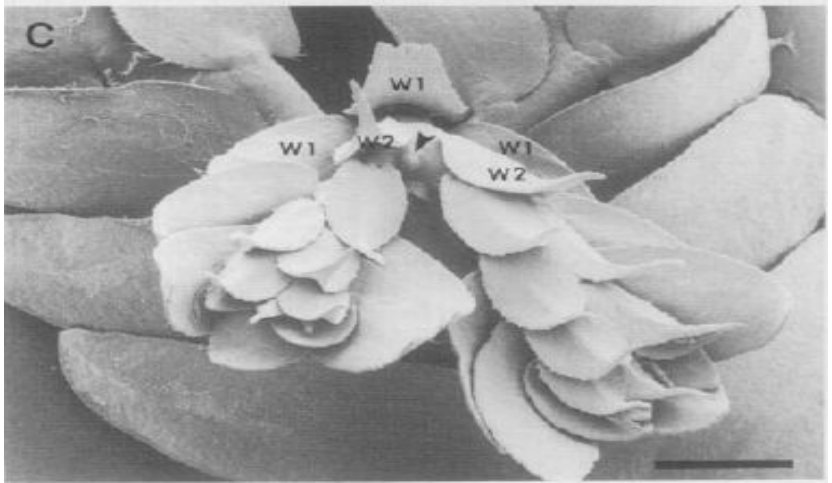




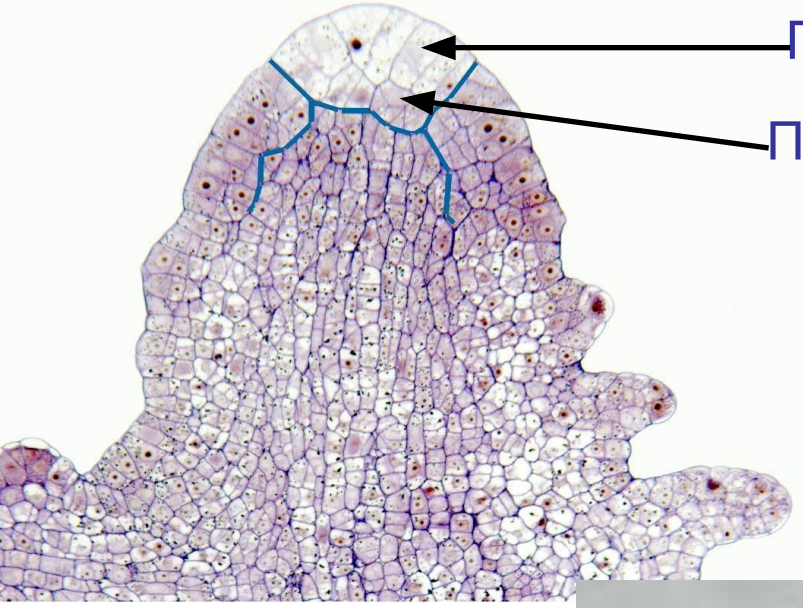
Как побеги, ризофоры образуются экзогенно, не имеют корневого чехлика, при определенных условиях они могут развиться в отмершие побеги.





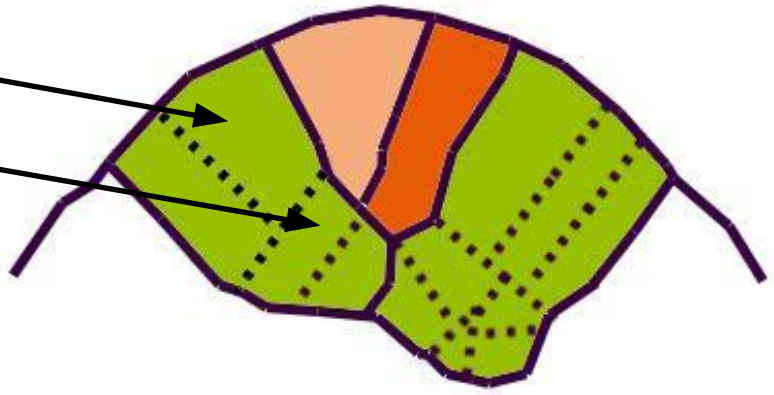


Апикальная меристема с единственной инициалью; зональность формируется за счет неравных периклинальных делений в мерофитах



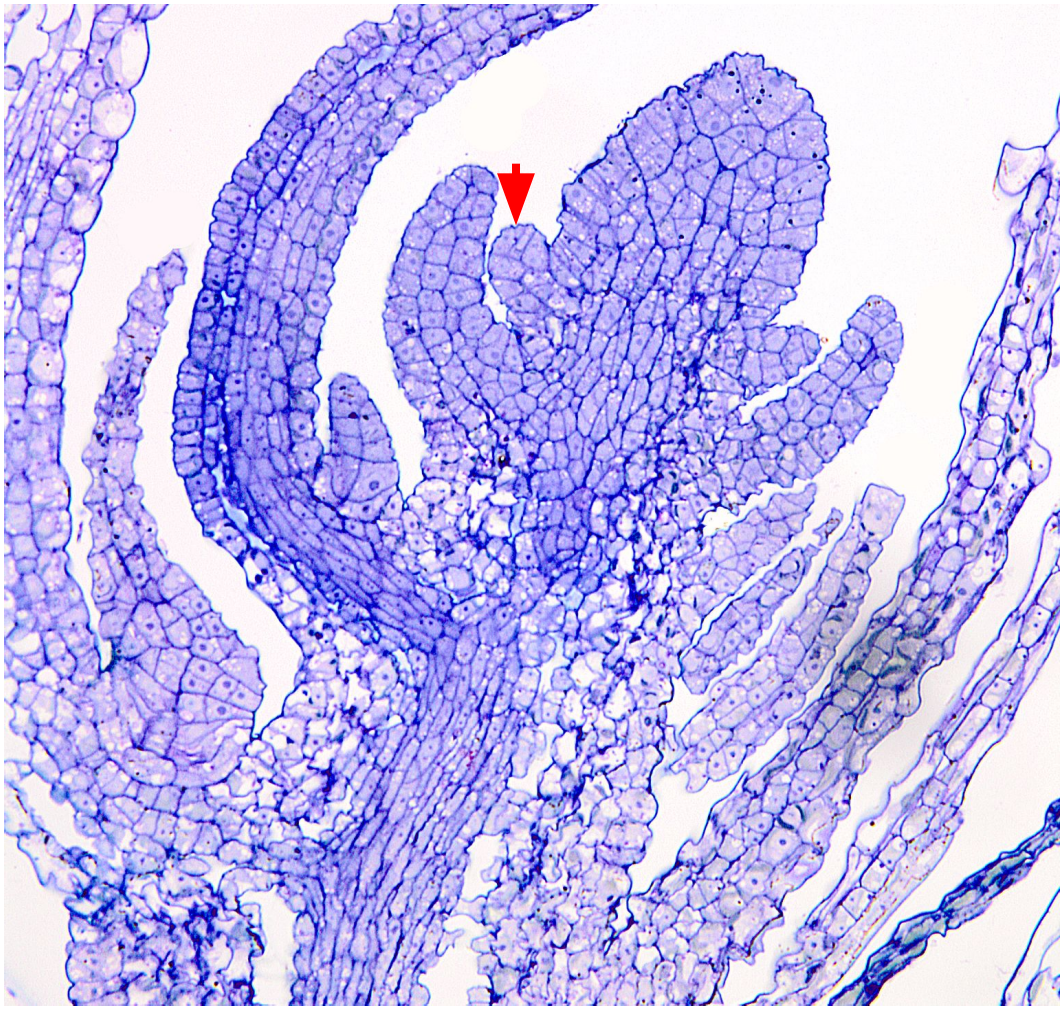
ПИ

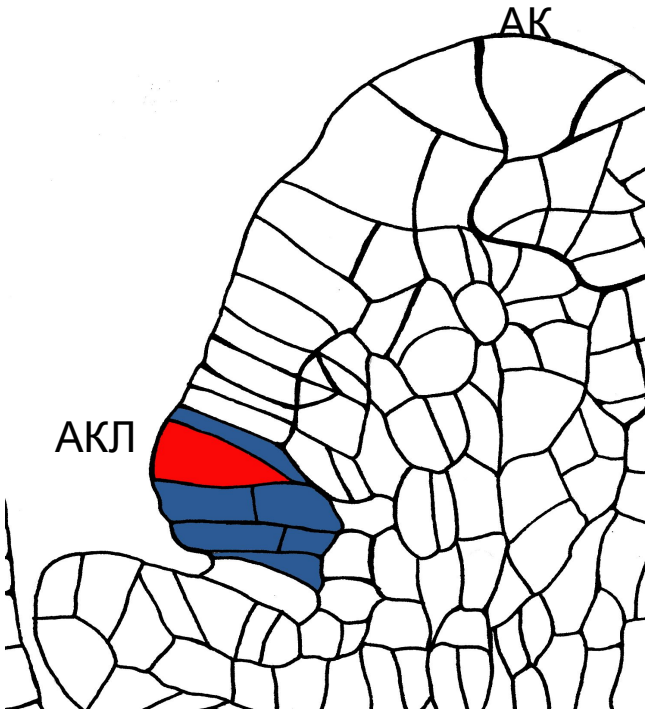
ППИ



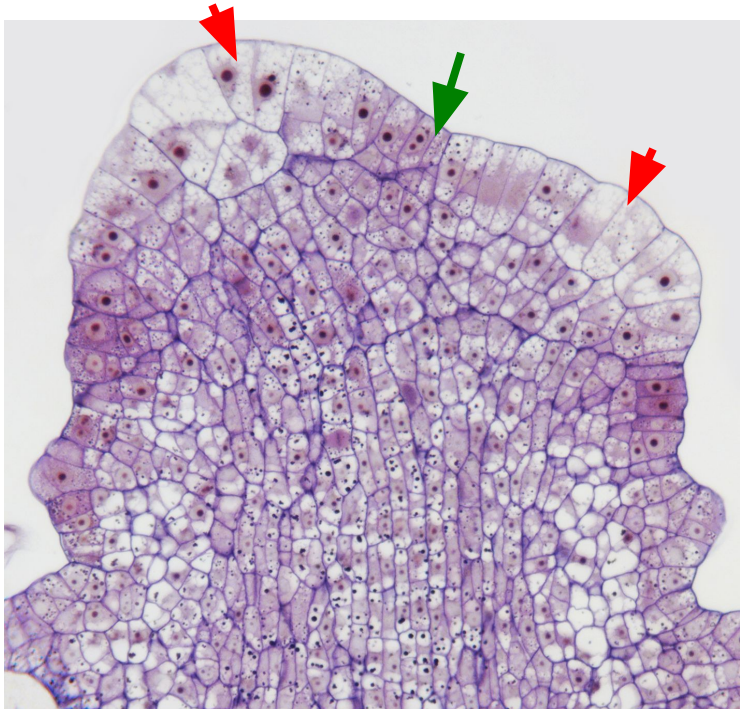
АК

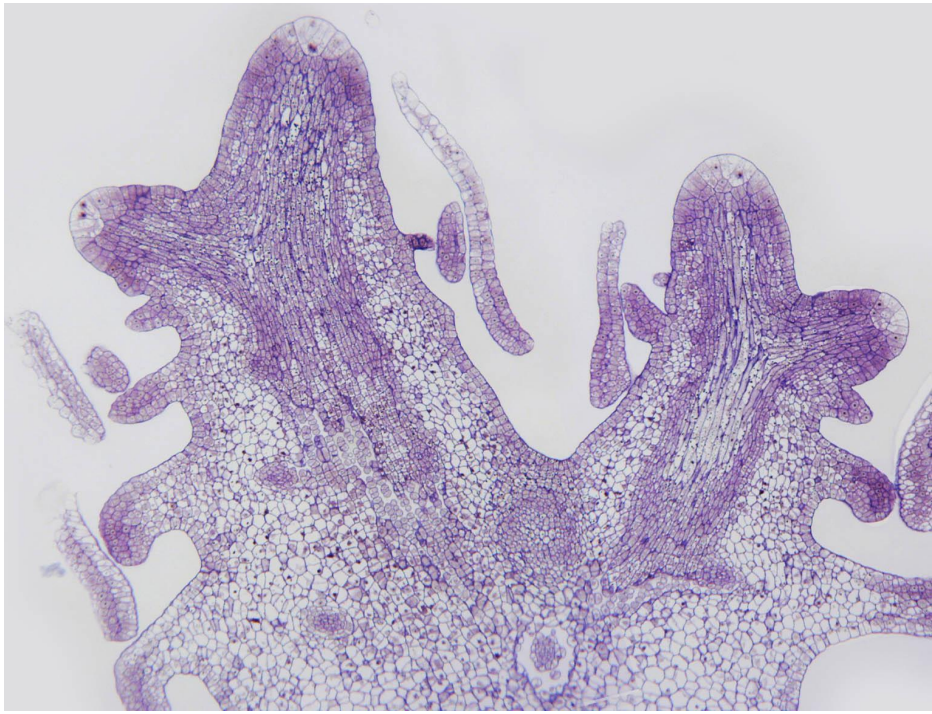
Заложение листа в апикальной меристеме ***Selaginella kraussiana***

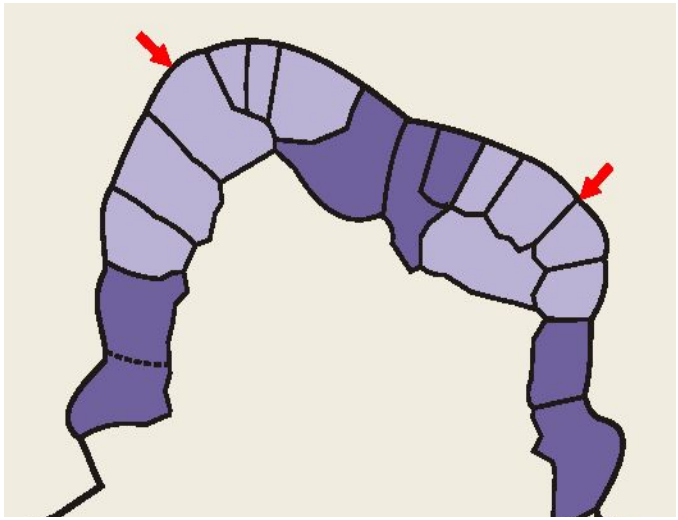


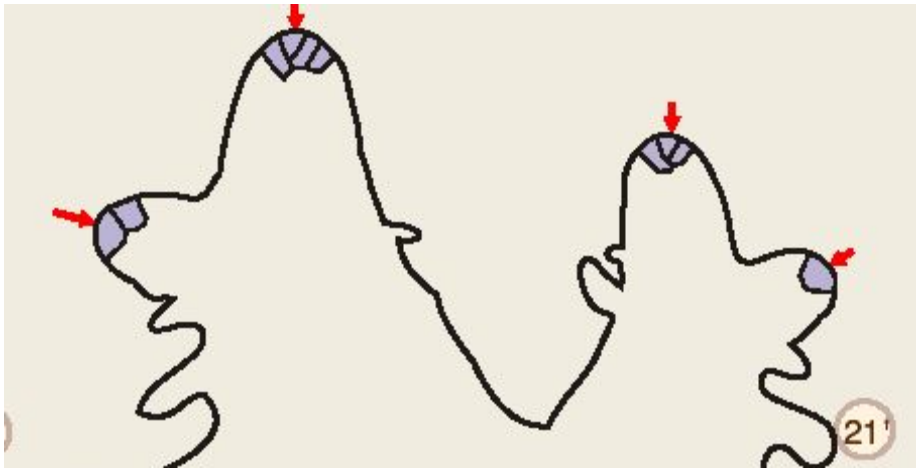


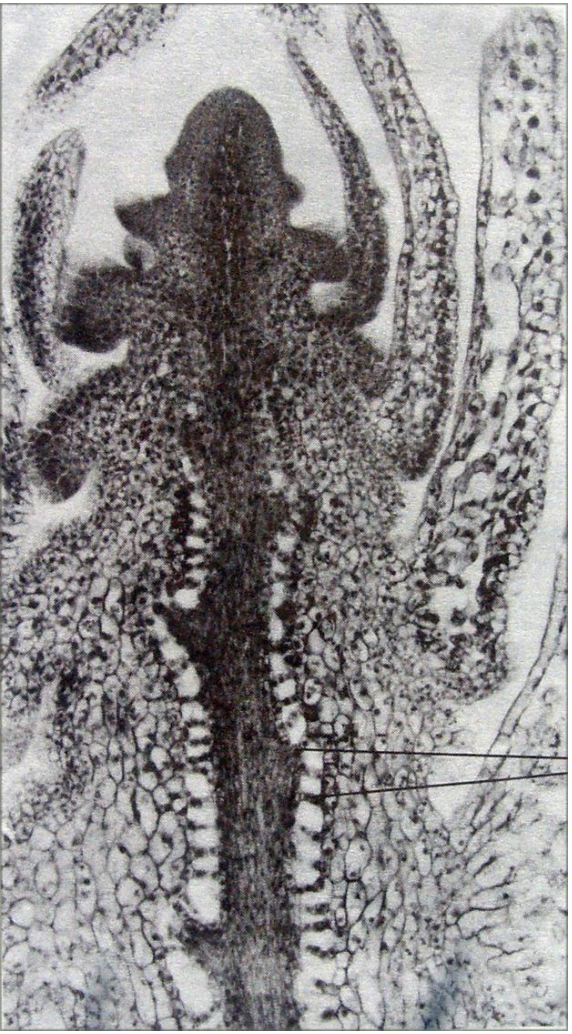
Дихотомическое ветвление со сменой апикальных инициалей.

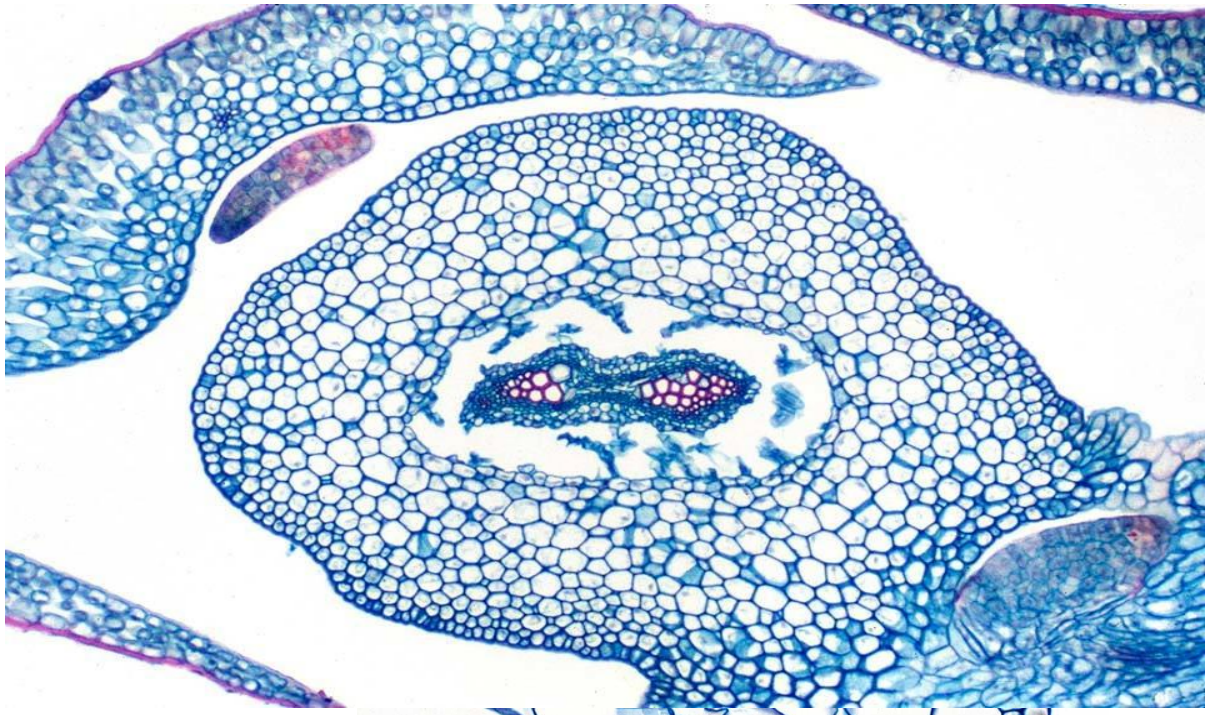


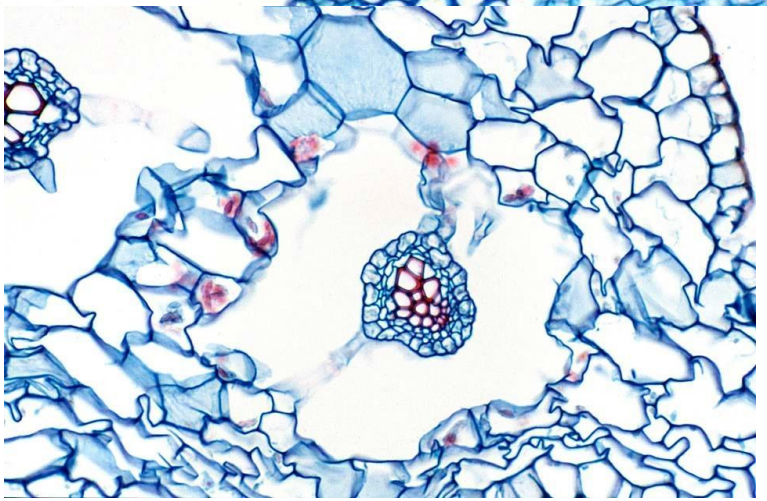






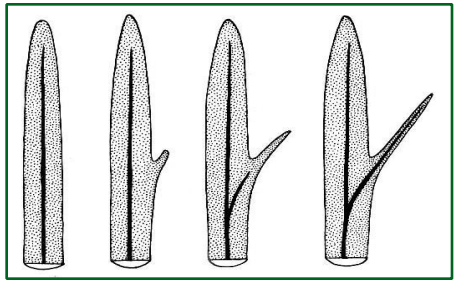


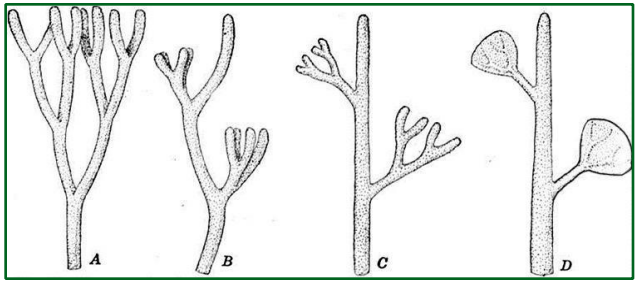


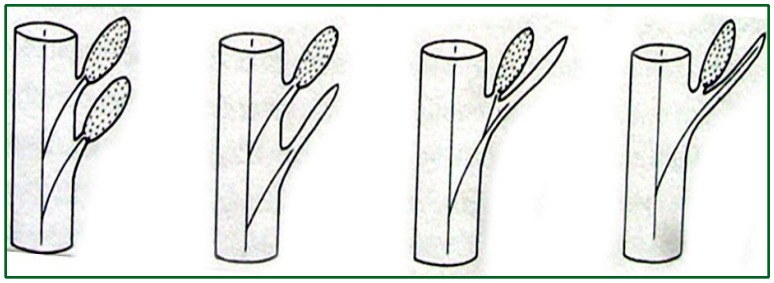


Проводящая система - стела из двух меристел с экзархной ксилемой (разновидность актиностелы), окруженная воздухоносной полостью. Корень и ризофор - единственный тяж.

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



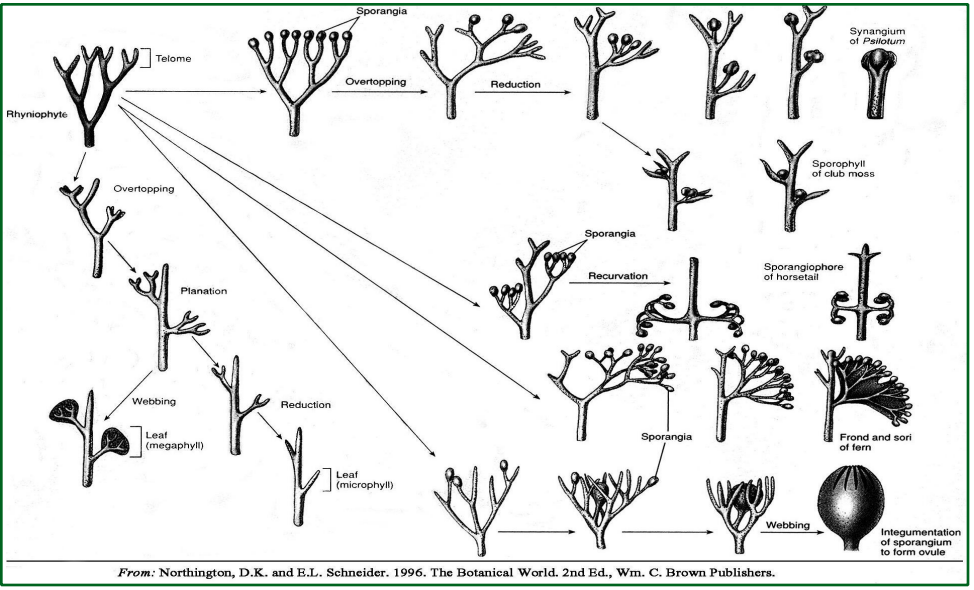




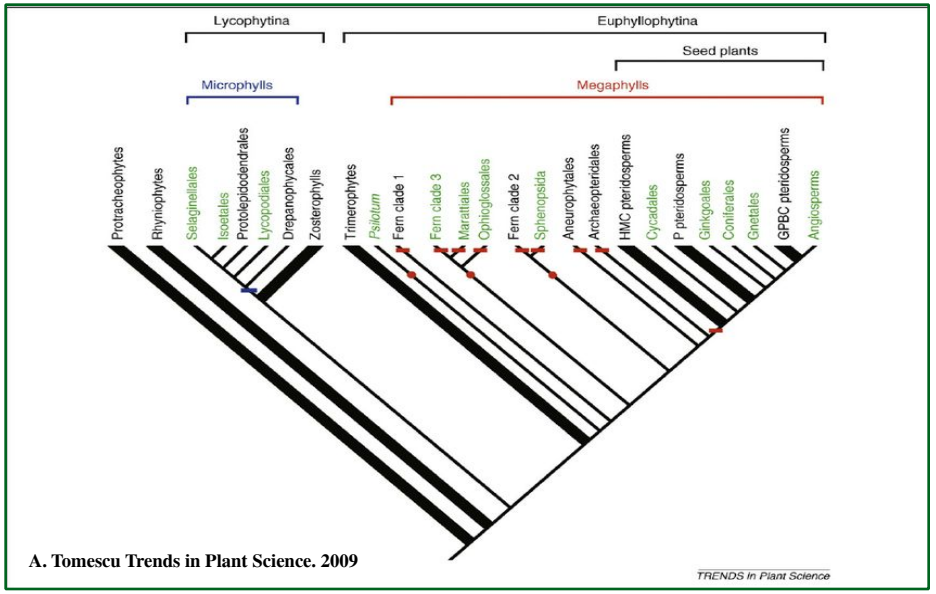
Kenrick, Crane, 1997

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

”Микрофилльные” листья возникли путем стерилизации спорангиев



From: Northington, D.K. and E.L. Schneider. 1996. The Botanical World. 2nd Ed., Wm. C. Brown Publishers.



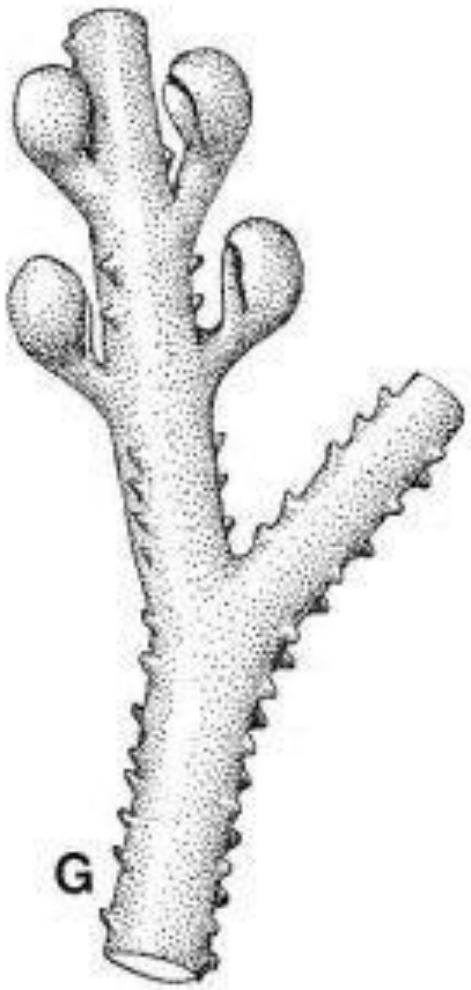
A. Tomescu Trends in Plant Science. 2009

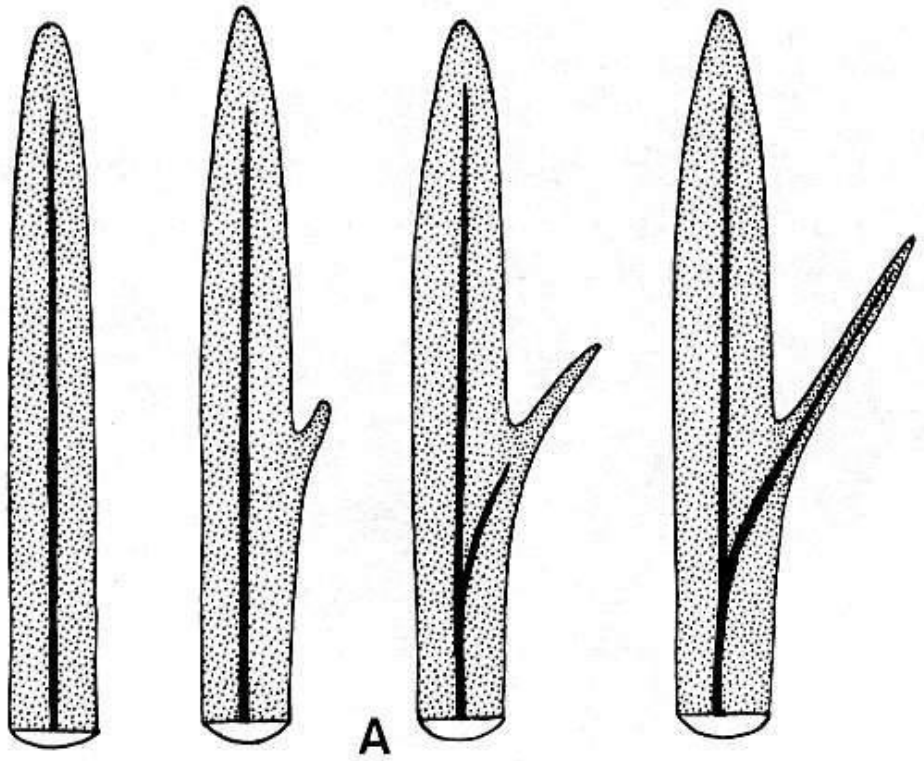
TRENDS in Plant Science

Листья всех растений имеют единое происхождение.

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

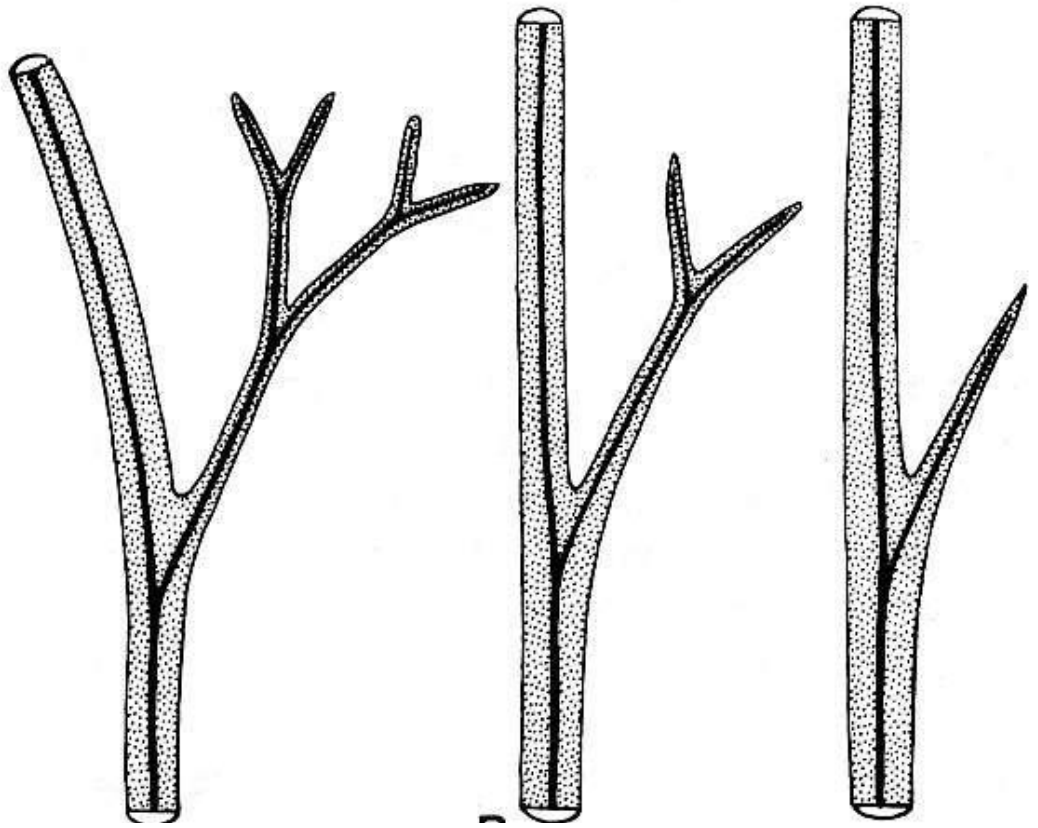
Энации





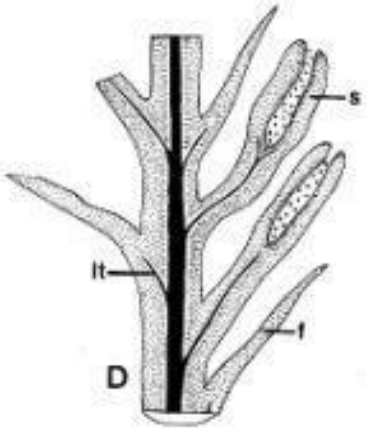
Nothia (Zosterophyllophyta)

Редукция теломов

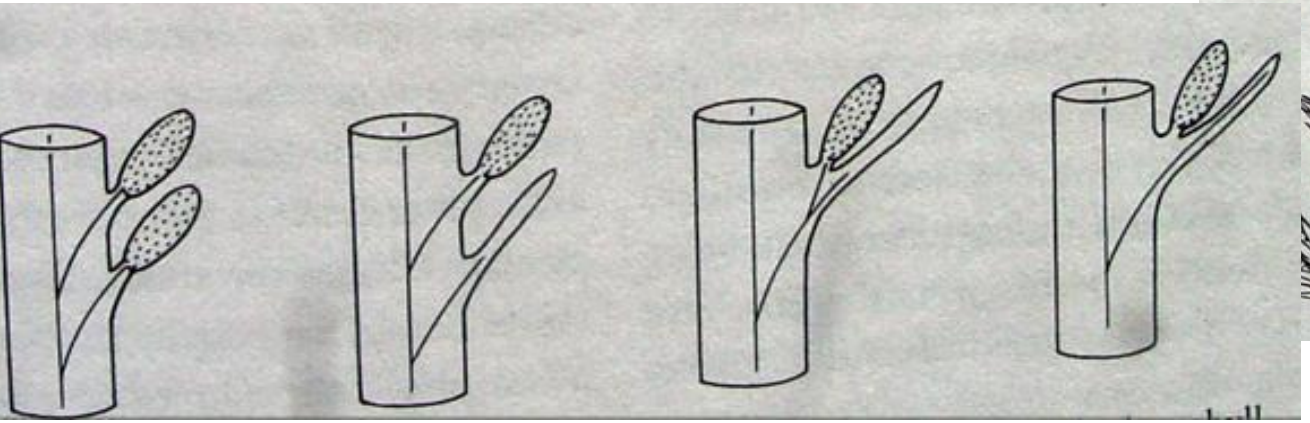


Protolepidodendron (Lycopodiophyta)

Стерилизация спорангиев

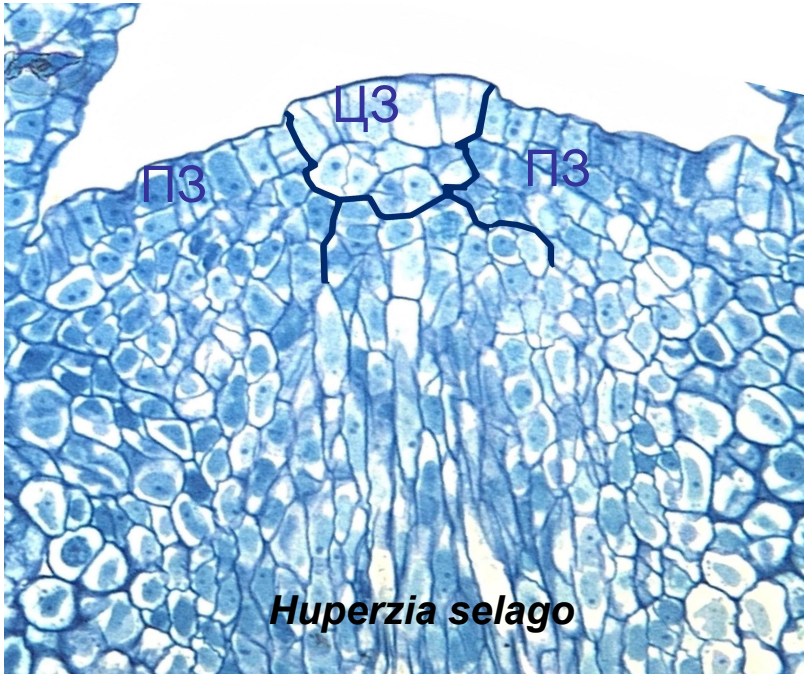


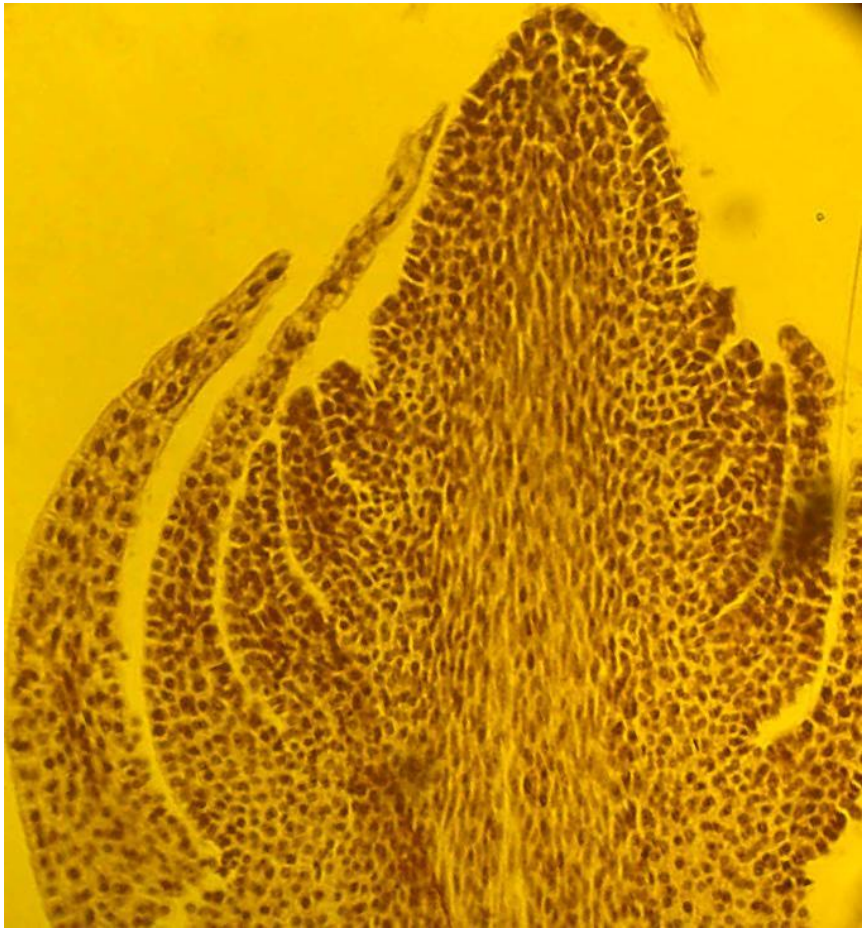
Asteroxylon (Lycopodiophyta)

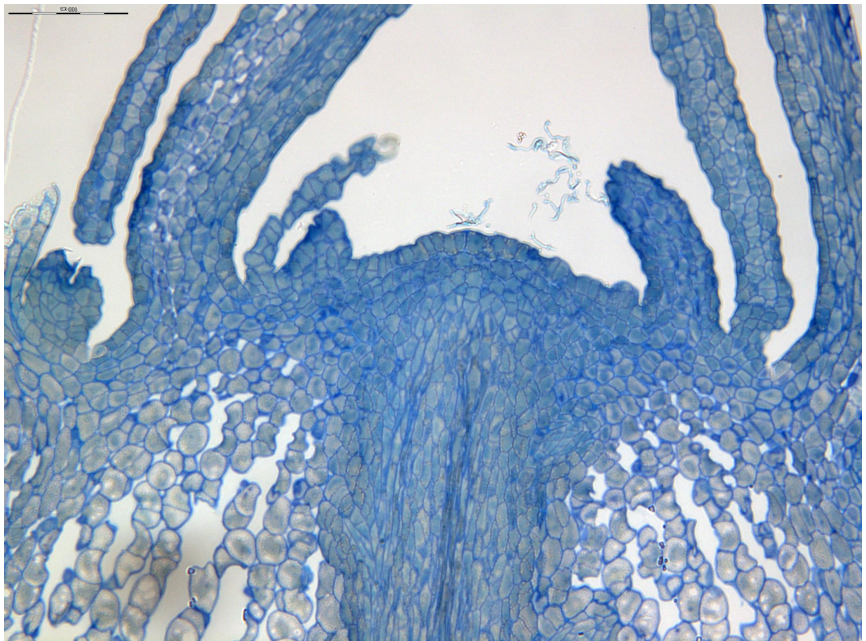


Drepanophycus
(Lycopodiophyta)

Один из критериев эмбрионного листа - возникновение ниже апикальной меристемы.







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 инициалями

- Однополярный рост спорофита. Из апикальной меристемы образуются только листья и спорангии.

- Ветвление верхушечное (дихотомическое) со сменой апикальных инициалей.

- Есть все системы тканей, включая механическую.

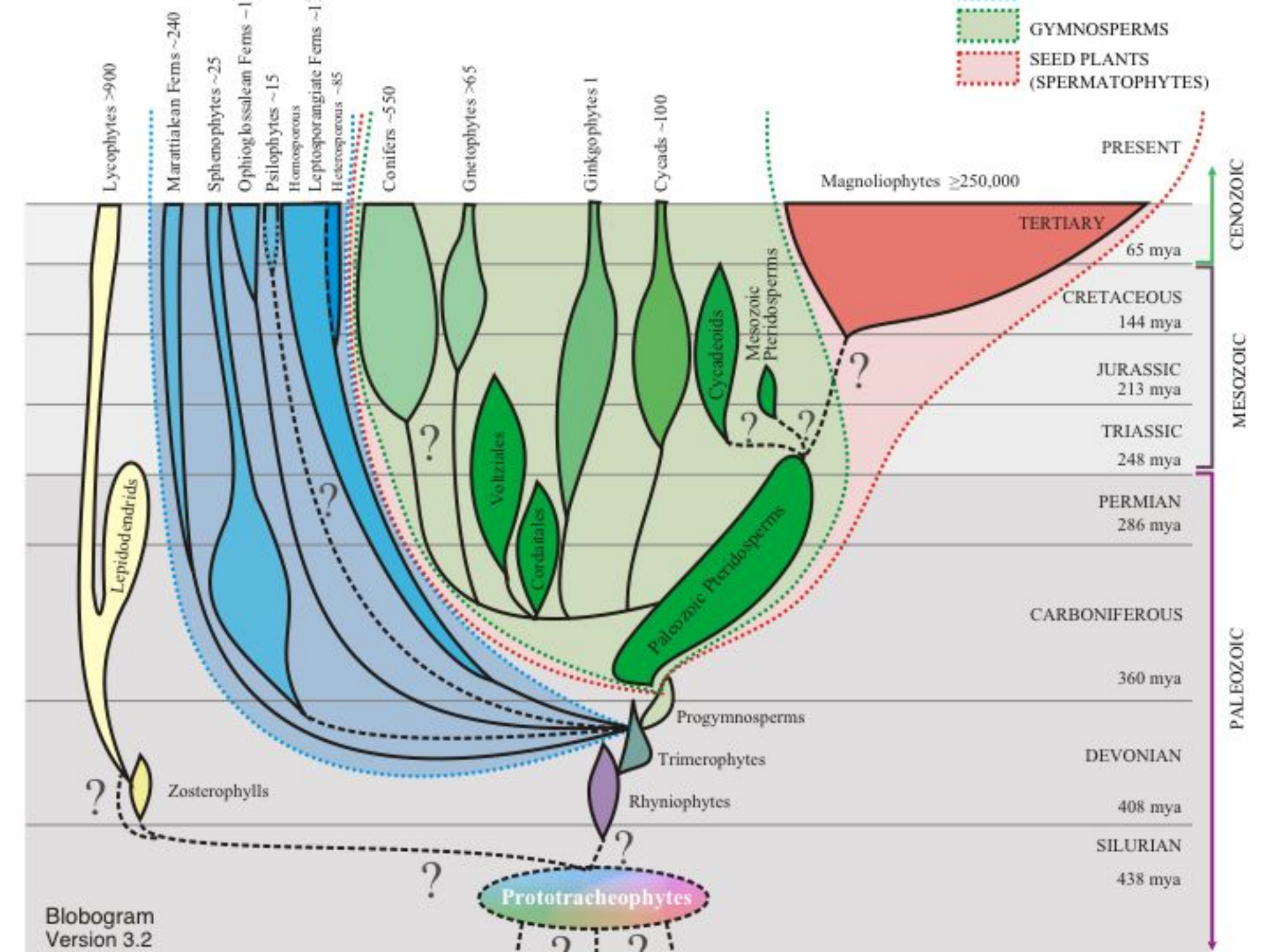
- Стела без сердцевины и лакун с экзархной протоксилемой и центростремительной дифференцировкой (актиностела, плектостела, стела со смешанной сердцевиной). Листовые следы всегда однопучковые.

- 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.


GYMNOSPERMS
SEED PLANTS
(SPERMATOPHYTES)
Lycophytes >900
Marattiakan Ferns ~240
Sphenophytes ~25
Ophioglossalean Ferns ~1
Psilophytes ~15
Homosporous
Leptosporangiate Ferns ~1
Heterosporous ~85
Conifers ~550
Gnetophytes >65
Ginkgophytes 1
Cycads ~100
Magnoliophytes ≥250,000
PRESENT
TERTIARY
65 mya
CRETACEOUS
144 mya
JURASSIC
213 mya
TRIASSIC
248 mya
PERMIAN
286 mya
CARBONIFEROUS
360 mya
DEVONIAN
408 mya
SILURIAN
438 mya
CENOZOIC
MESOZOIC
PALEOZOIC
Mesozoic Pteridosperms
Cycadeoids
Voltziales
Cordaitales
Paleozoic Pteridosperms
Lepidodendrids
Progymnosperms
Trimerophytes
Rhyniophytes
Zosterophylls
Prototracheophytes
Blobogram
Version 3.2