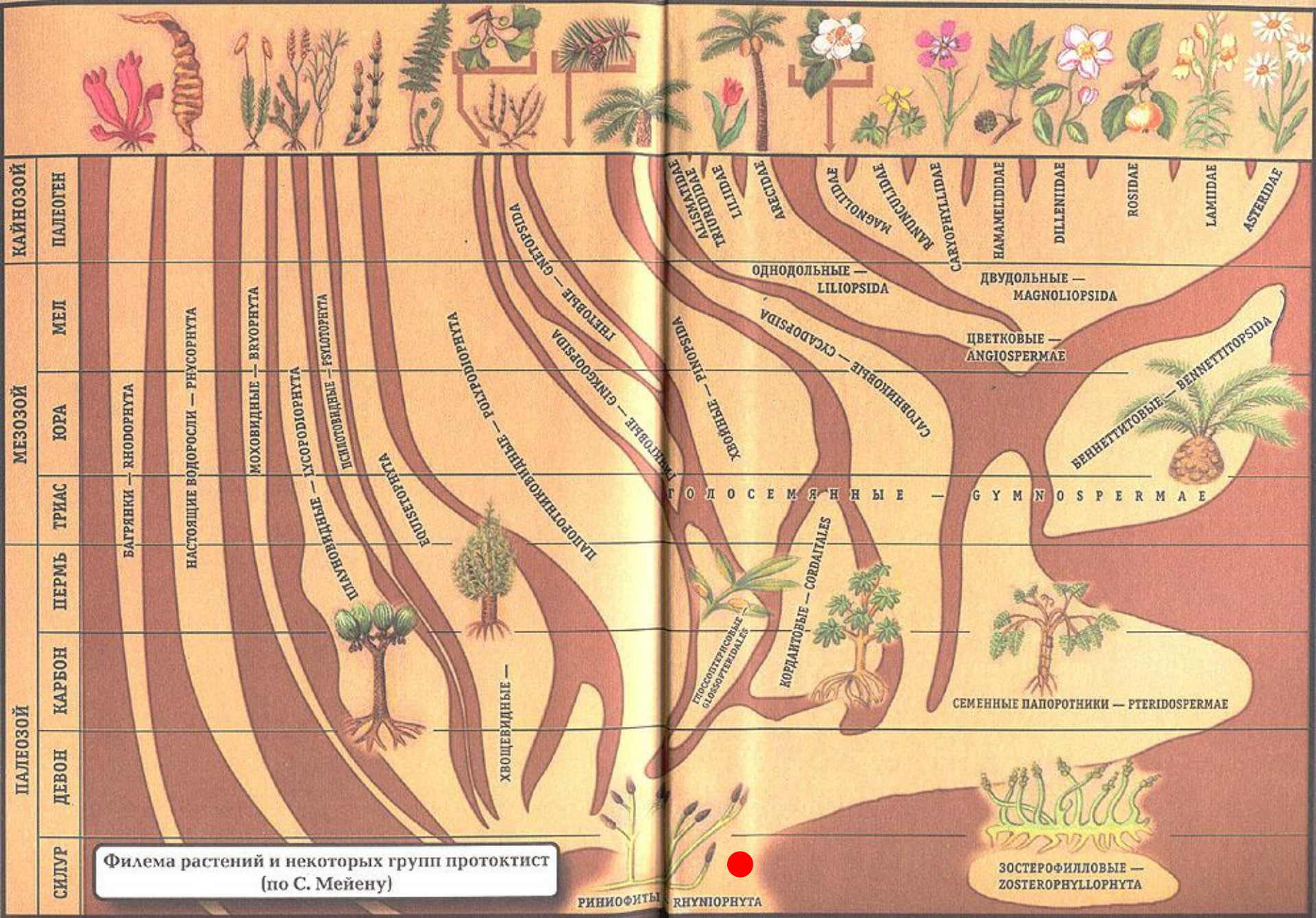


# Метамерность в теломной теории

*К.С. Байков*



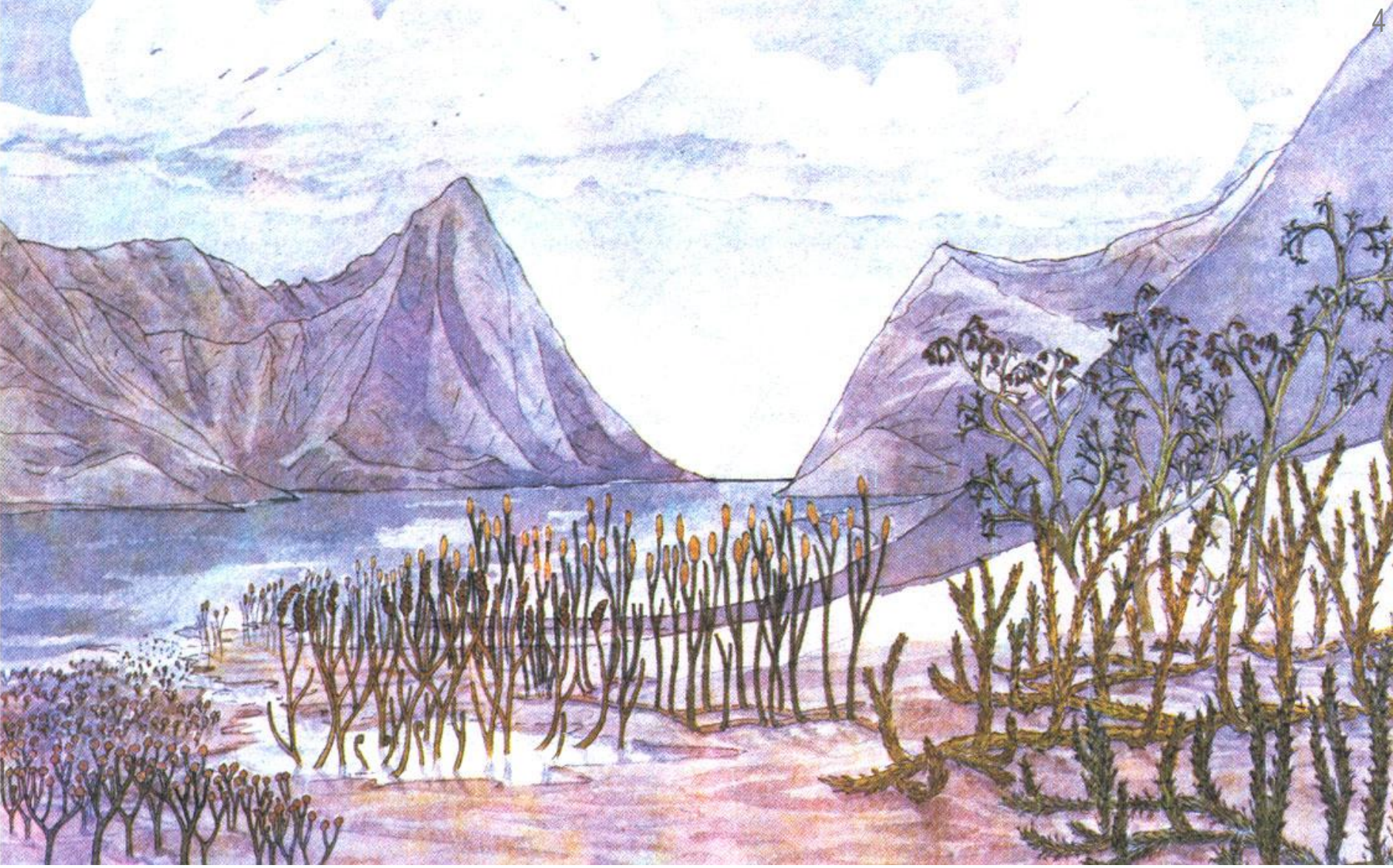


# ВЫХОД НА СУШУ

Первые наземные растения были **невелики** по размерам и, скорее всего, внешне напоминали современные мхи.

## ТРИ ВЕРСИИ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

- 1) Непосредственно от водорослей (скорее всего, **зеленых**) произошли **риниофиты**, которые дали начало **всем** остальным наземным растениям.
- 2) **Независимое** происхождение от водорослей риниофитов и **моховидных**.
- 3) Непосредственно от водорослей произошли **моховидные**, от них – риниофиты.



**Cooksonia**

**Zosterophyllum**

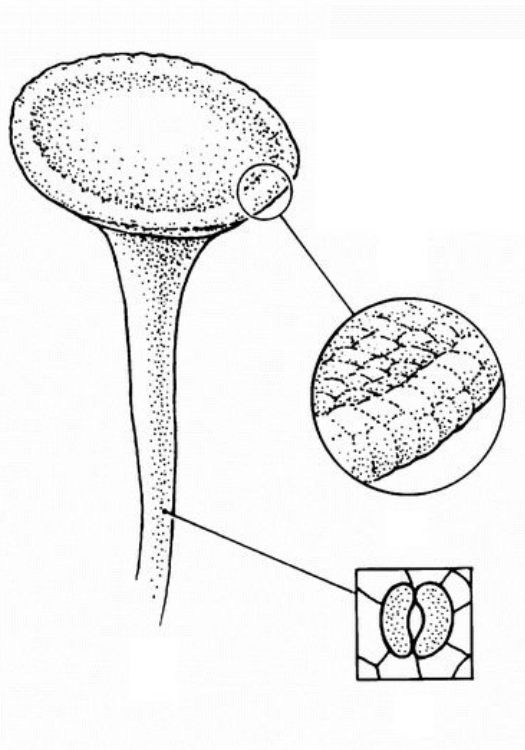
**Rhynia**

**Protolepidodendron**  
(на переднем плане)

**Psilophyton**

ранний девон

начало среднего девона



# Cooksonia petronii



# ОБРАЗ ПРЕДКА ВЫСШИХ СПОРОВЫХ РАСТЕНИЙ

*Гипотеза:*

Уже первые примитивные наземные растения были дифференцированы на **элементарные органы**.

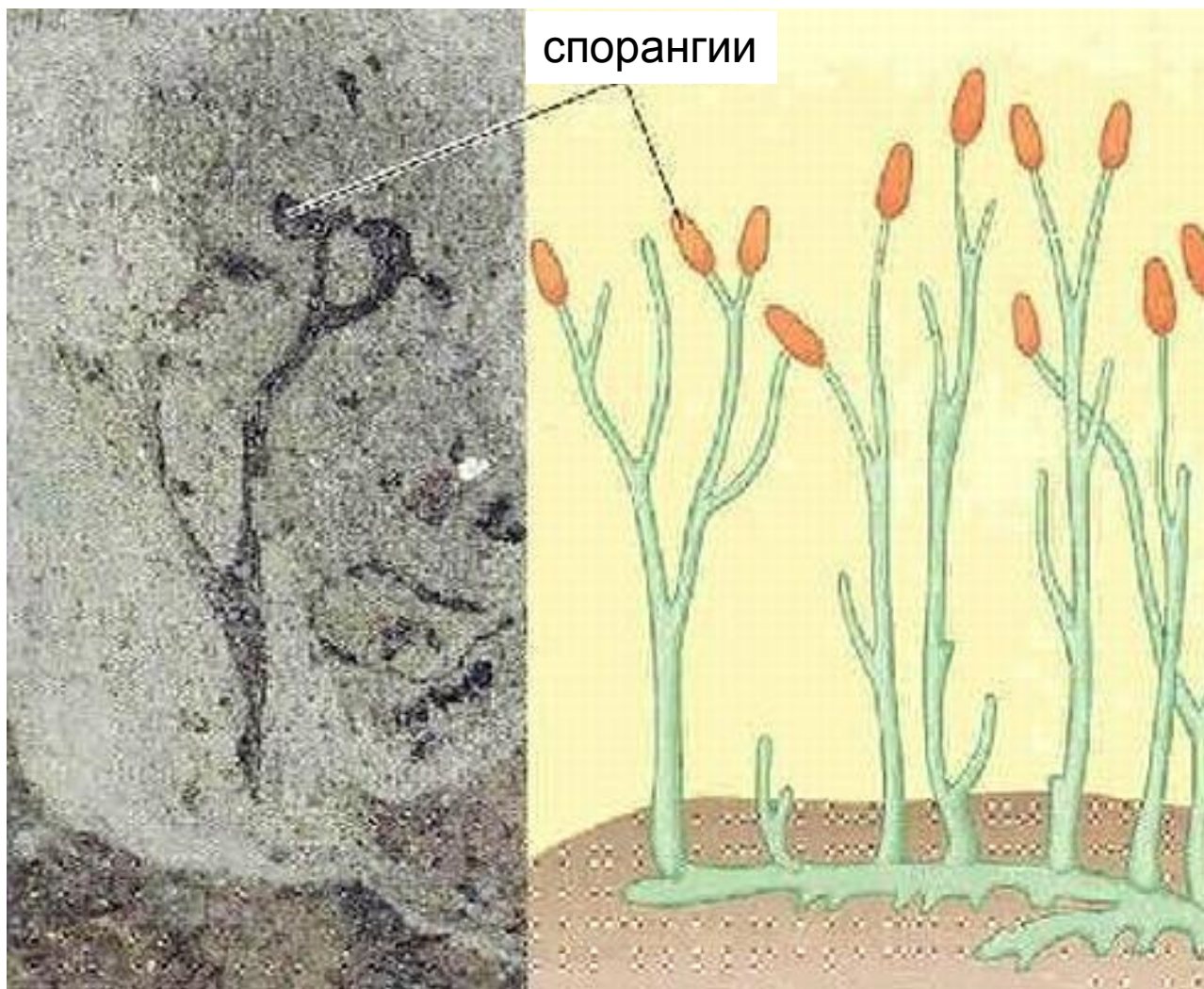
*Обоснование:*

Анализ отпечатков ископаемых растений.

*Возражение:*

Слоевищные мхи примитивнее,  
но они не могли сохраниться (состояли из мягких тканей).

# ОБРАЗ ПРЕДКА ВЫСШИХ СПОРОВЫХ РАСТЕНИЙ

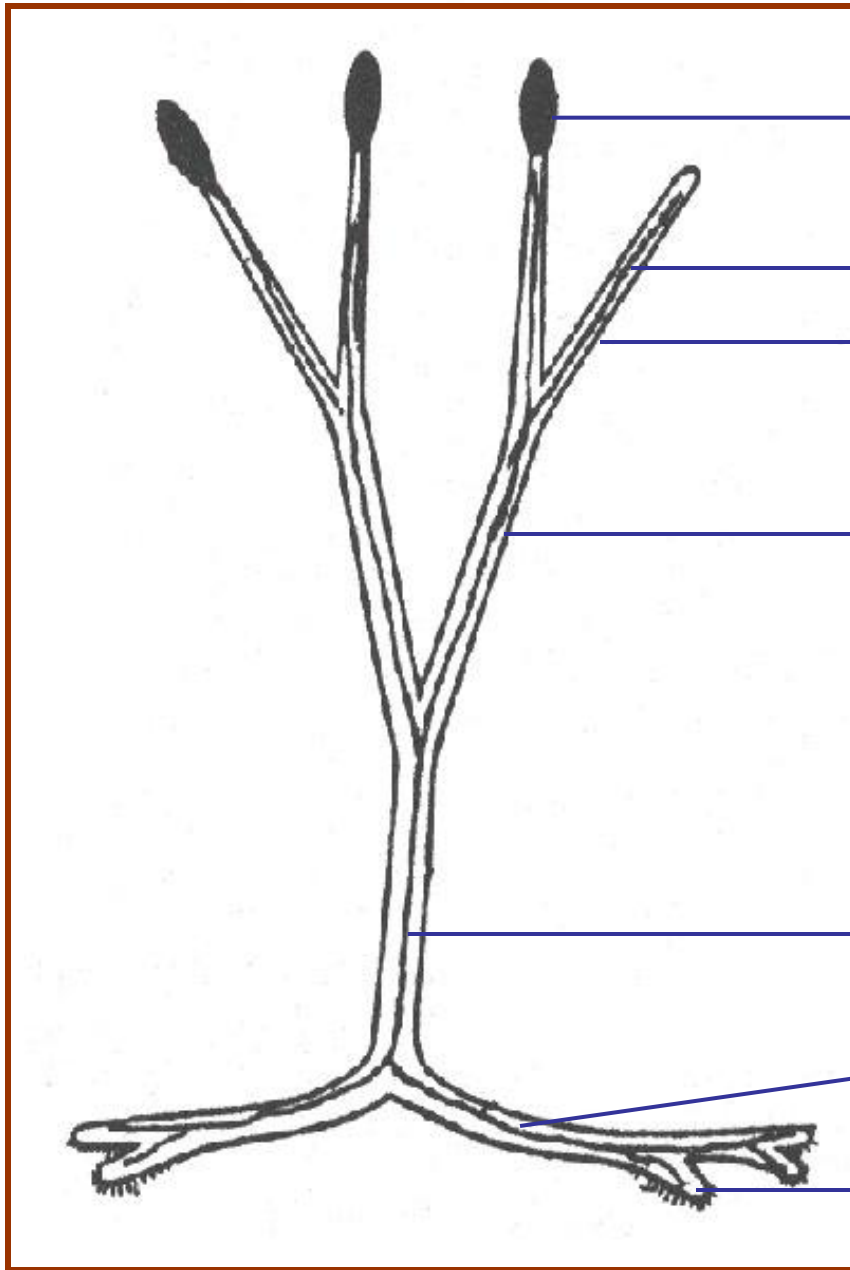


## ТЕЛОМНАЯ ТЕОРИЯ

Открытие и изучение риниофитов послужили основой для создания **теломной теории**. Ее автором стал немецкий ученый **Вальтер Циммерманн (1892–1980)**.

Эта теория раскрывала особенности строения первых наземных растений и показывала **возможные пути**, по которым происходило становление основных **вегетативных** и **репродуктивных органов** высших растений из различных систематических групп.





спорангий

филлоид

телом

мезом

**Схема строения тела первичного  
высшего растения  
(по В. Циммерманну)**

проводящий пучок

ризомоид

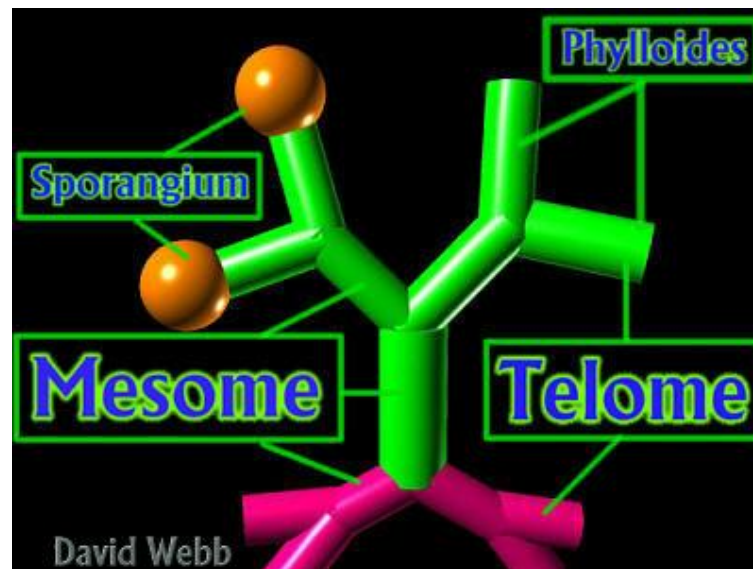
ризоид

**Метамерность** – проявление метамерии.

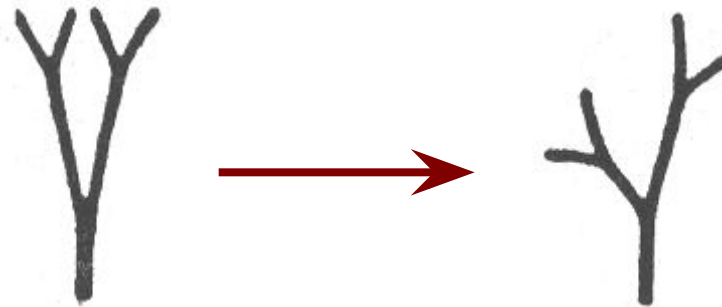
**Метамер** – повторяющийся сегмент тела.

**Гомомерный** – состоящий из сходных метамеров.

**Гетеромерный** – состоящий из несходных метамеров.

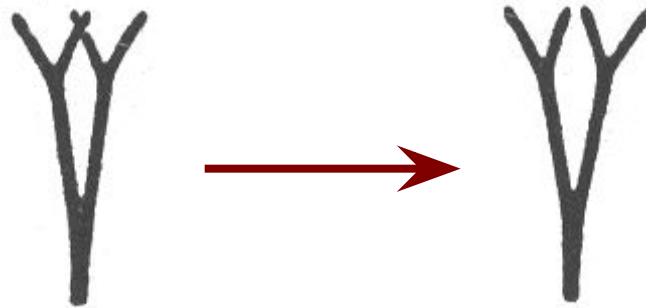


## 1. Перевершинивание (Ubergipfelung)



Перевершинивание происходило в результате **неравной дихотомии (анизотомии)**, что хорошо прослеживается у риниофитовых. В итоге формировались **главная ось** и система боковых осей. Появление главной оси явилось предпосылкой возникновения **крупных** форм наземных растений.

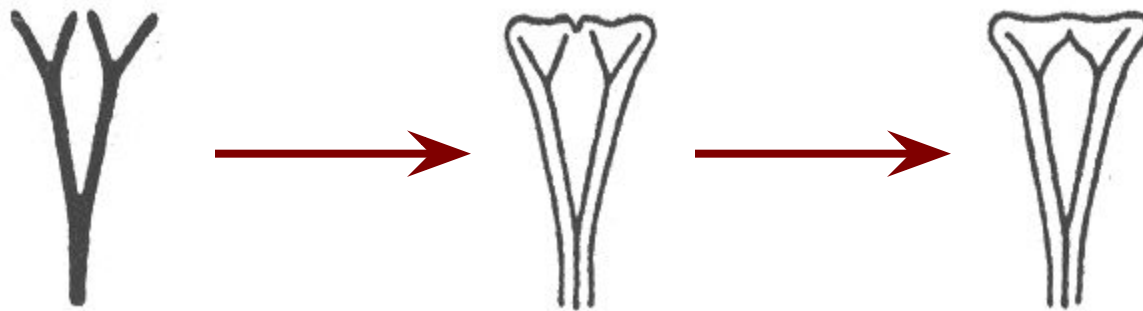
## 2. Планация (Planation) (от лат. planum – плоский)



Под планацией понимается расположение теломов в **одной** плоскости. Этот процесс явился важнейшим этапом в ходе формирования листьев папоротников, хвощевидных и предковых голосеменных.

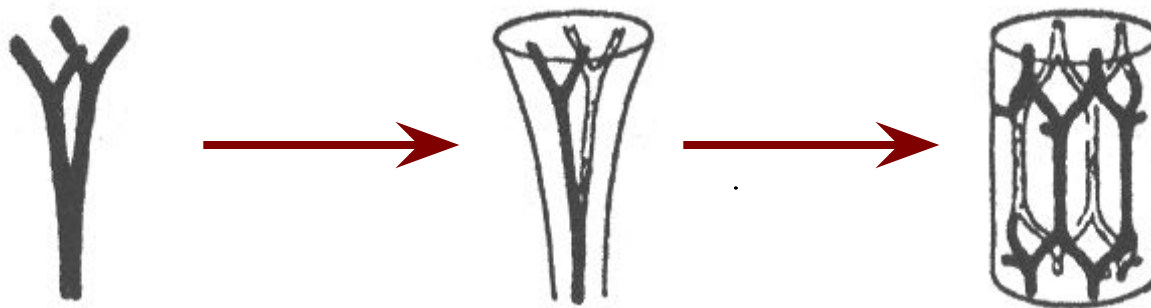
## 3а. Срастание (Verwachsung)

Срастание может затронуть мезомы и теломы, расположенные как в **одной**, так и в **нескольких** плоскостях.



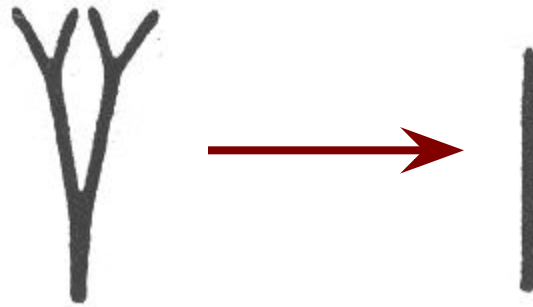
Если срастание сочеталось с планацией, то формировались крупные рассеченные листья с системой разветвленных жилок.

## 3б. Срастание мезомов и теломов в разных плоскостях



Срастание теломов, расположенных в **разных** плоскостях, привело к образованию стеблей со стелой сложной конфигурации (например, актиностела у Астероксилона).

## 4. Редукция (Reduction)



Под редукцией понимается уменьшение числа порядков ветвления, что приводило к **упрощенному строению** органа. Так, простая листовая пластинка **хвощей** в ходе эволюции возникла из системы многократно ветвящихся мезомов, которые подверглись редукции.

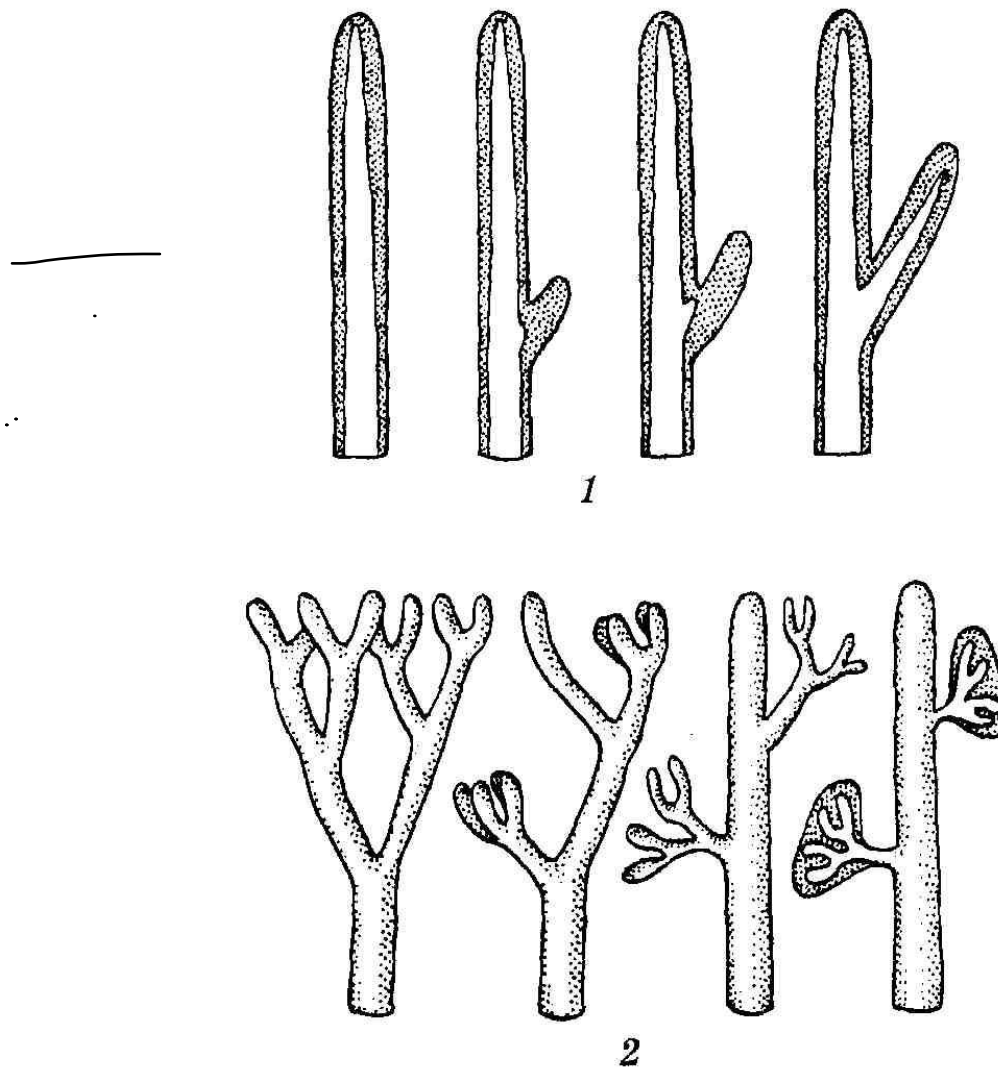
## ТРУДНОСТИ ТЕОРИИ

Согласно теломной теории, недифференцированный водорослевидный телом сначала расчленился, а затем его части срастались. Возможна ли внутренняя (тканевая) дифференциация телом без внешнего (морфологического) членения?

Было ли жестко зафиксировано в генетической и эпигенетической программе водорослевидного предка дихотомическое ветвление телом?

Следует ли сводить все разнообразие риниофитов к единой гипотетической предковой форме?





## Два пути возникновения листьев

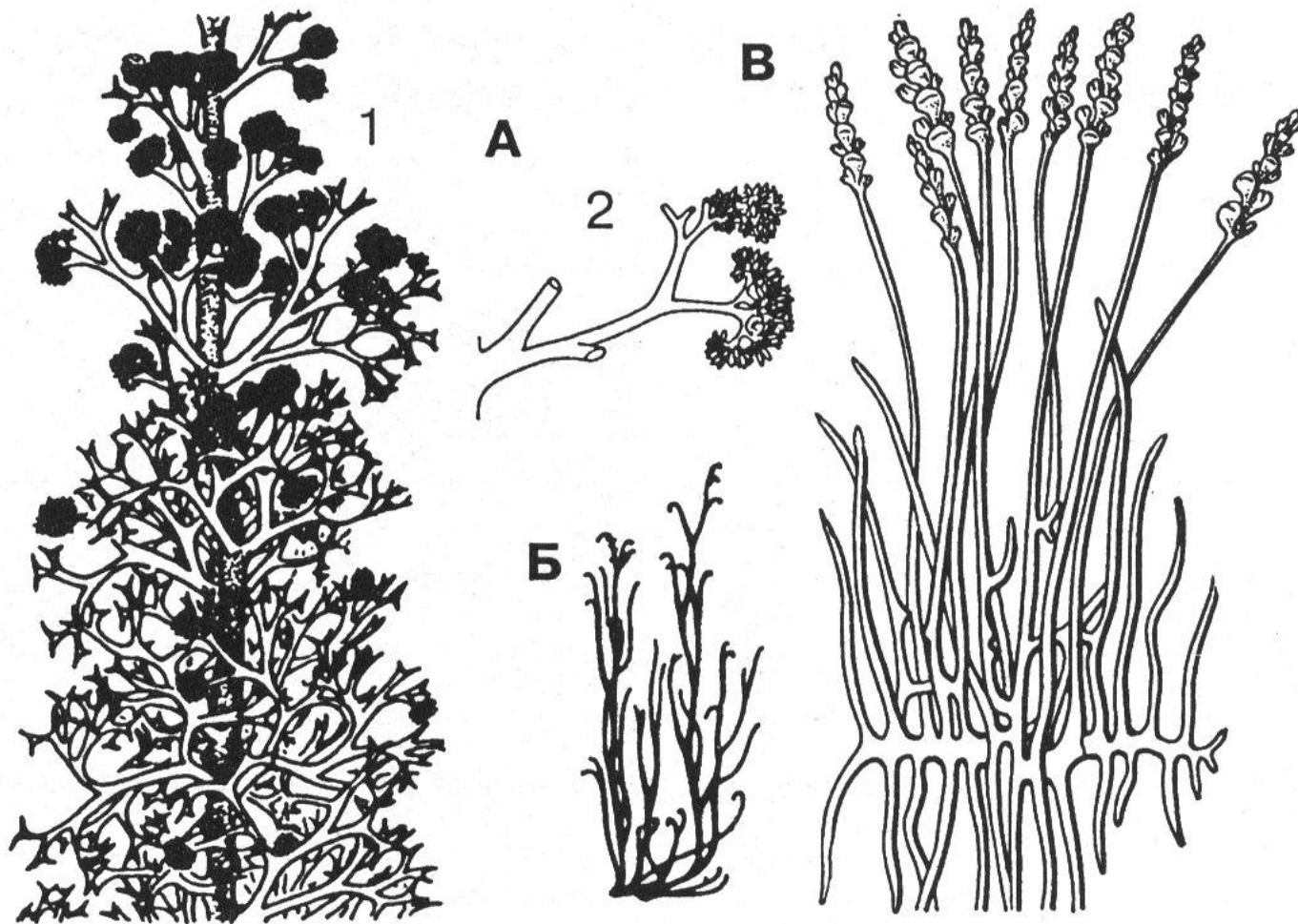
1 — энационные листья (микрофильная линия эволюции), 2 — теломные листья (макрофильная линия эволюции)

## ПРОТОЛЕПИДОДЕНДРОВЫЕ (Protolepidodendrales)

Листья протолепидодендровых наверху вильчато раздваивались, что противоречит традиционно принятой схеме происхождения их листьев, которые рассматривают как энационные, то есть сформированные в результате выростов поверхностных тканей. Спорангии располагались ближе к верхушке листа, чем у современных плаунов, следовательно, они могли исходно располагаться на верхушках теломов, как у риниофитов. Постепенное перемещение спорангиев в более безопасное место было адаптивно с точки зрения их лучшей защиты.

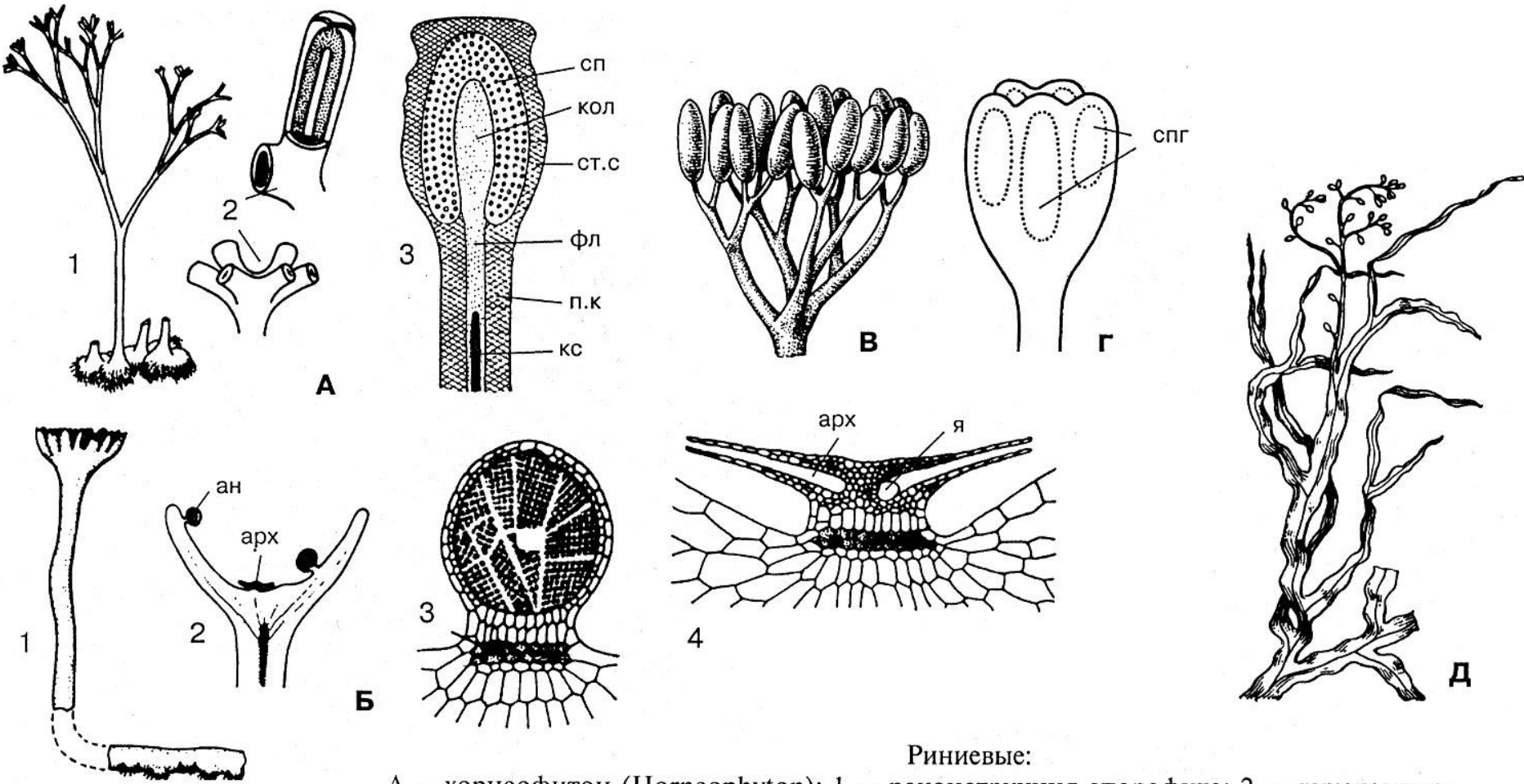


Протолепидодендрон Шари



Тримерофитовые и зостерофилловые:  
 А — пертика (*Pertica*): 1 — реконструкция спорофита;  
 2 — спороносные оси; Б — савдония (*Sawdonia*), ре-  
 конструкция; В — зостерофиллум (*Zosterophyllum*),  
 реконструкция

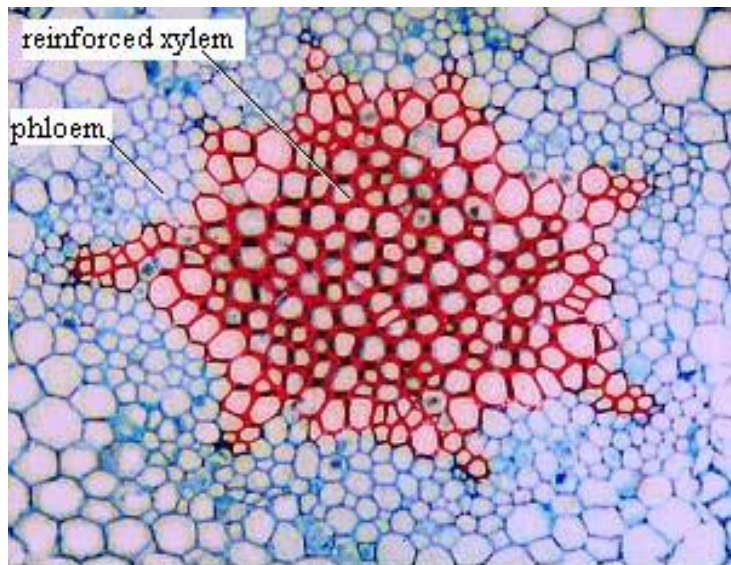
# Риниофиты



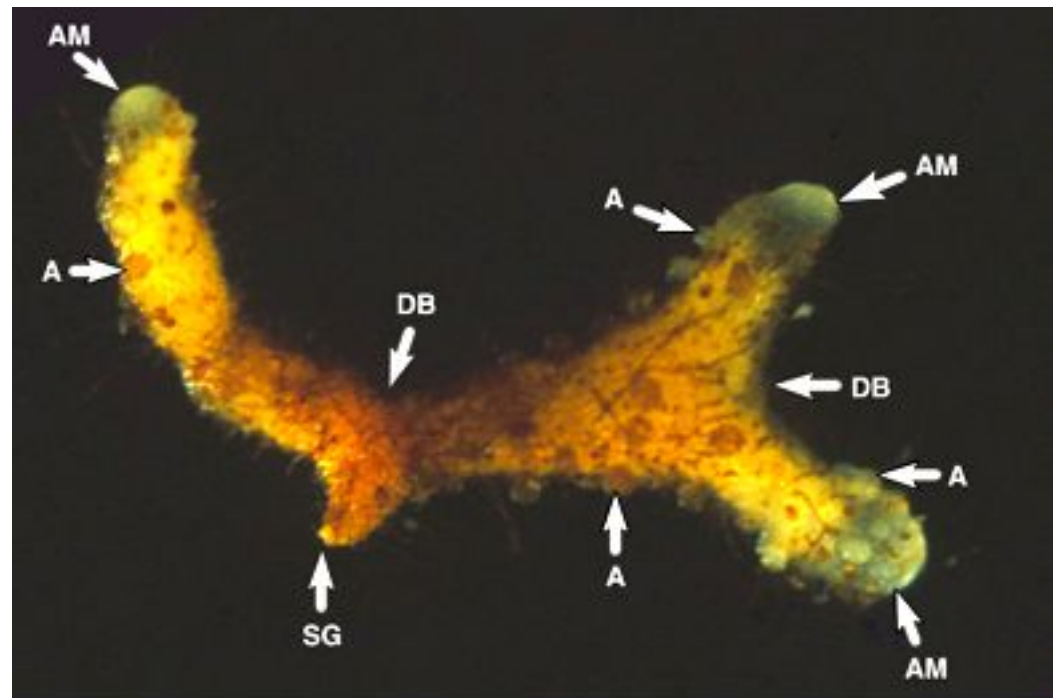
## Риниевые:

А — хорнеофитон (Horneophyton): 1 — реконструкция спорофита; 2 — дихотомически разветвленный спорангий; 3 — спорангий в разрезе; кс — ксилема; фл — флоэма; п. к — паренхима коры; кол — колонка; сп — споры; ст. с — стенка спорангия; Б — лионофитон (Luophyton): 1 — реконструкция гаметофита; 2 — гаметангиофор; 3 — антеридий; 4 — архегоний; В — спорангий хедее (Hedeia); Г — синангий ярравии (Yagravia); Д — тениокрада (Taeniocrada), реконструкция спорофита; ан — антеридий; арх — архегоний; я — яйцеклетка; спг — спорангий

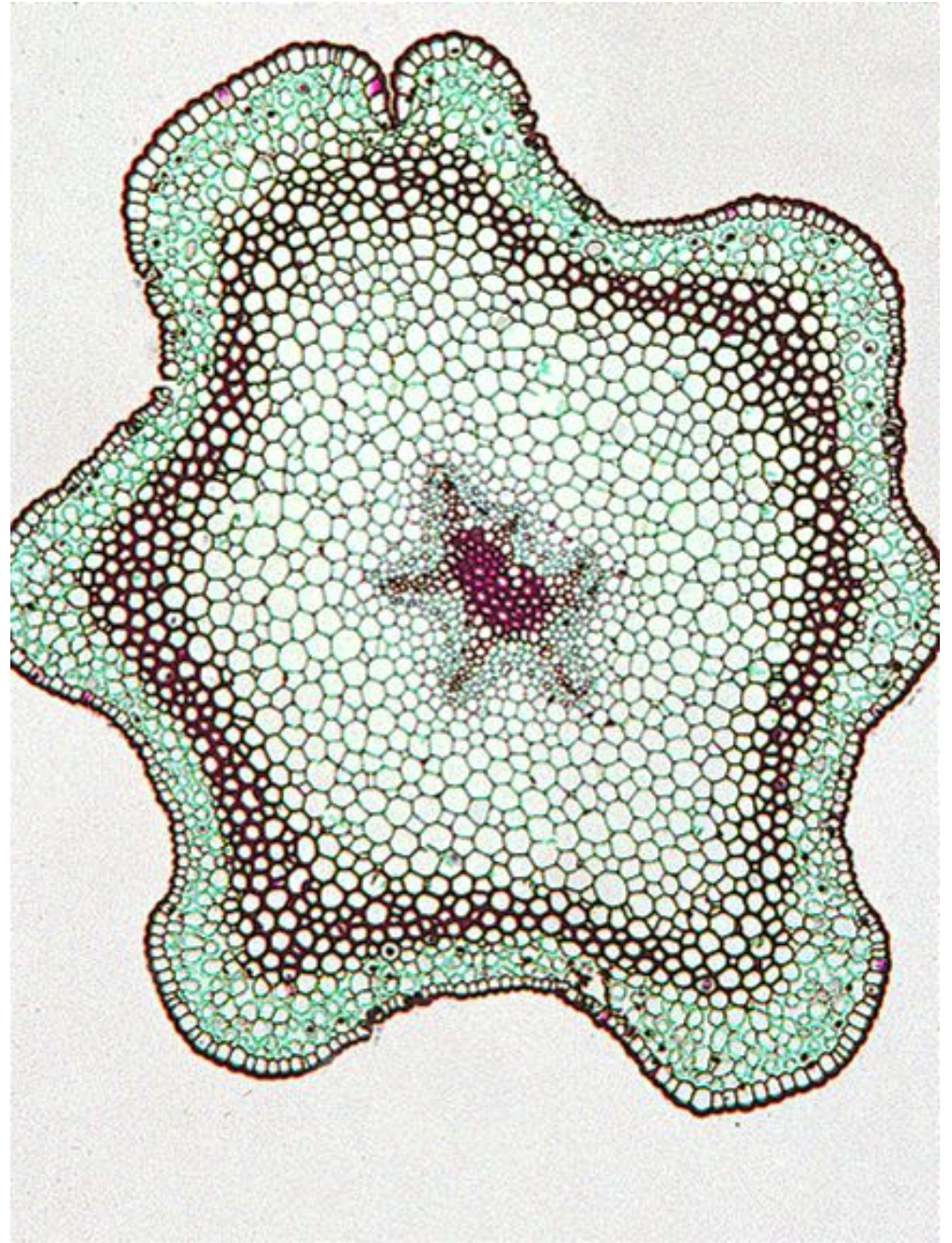
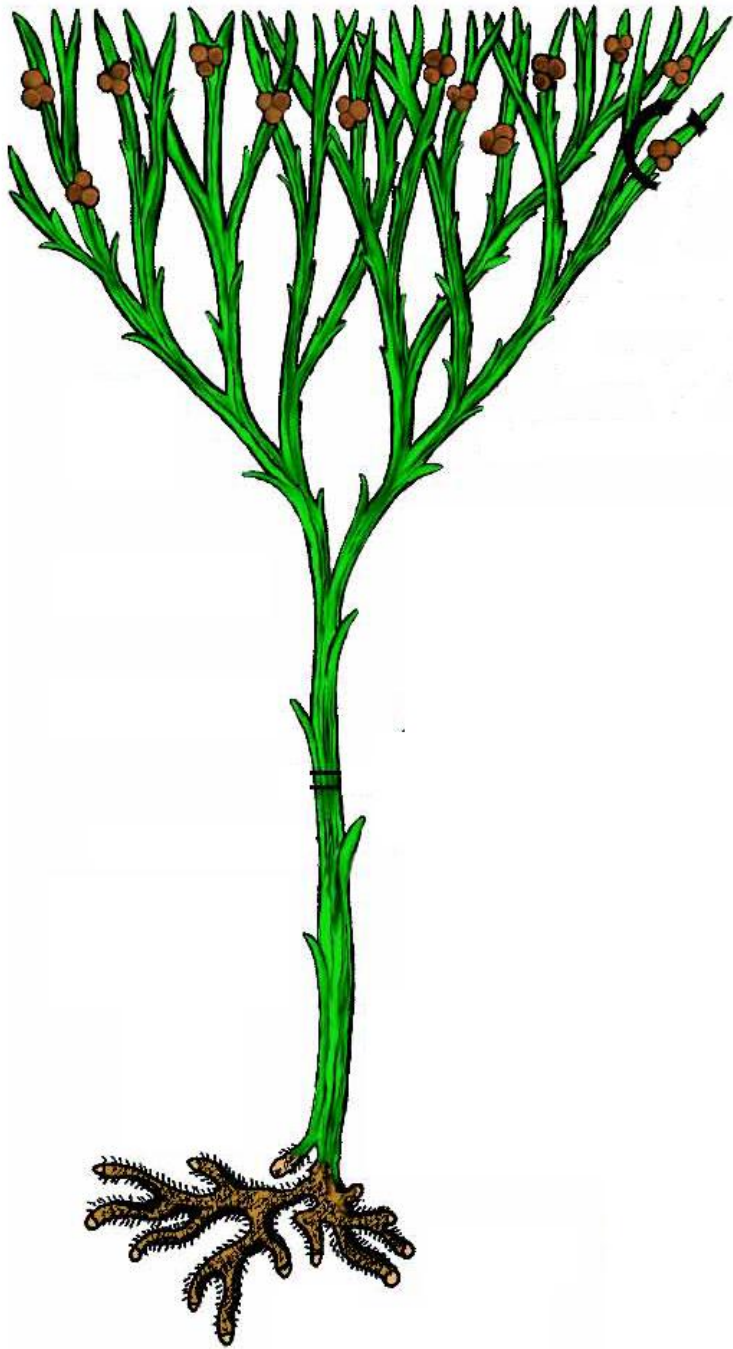




Cross section of *Psilotum* stem showing actinostele. The heavy red staining of the central xylem is due to impregnation with lignin. The phloem surrounds the xylem.



*Psilotum nudum* gametophyte showing the apical meristems (**AM**), dichotomous branching (**DB**), antheridia (**A**), and the point of spore germination (**SG**)



## Отдел Псилотовые (Psilotophyta)

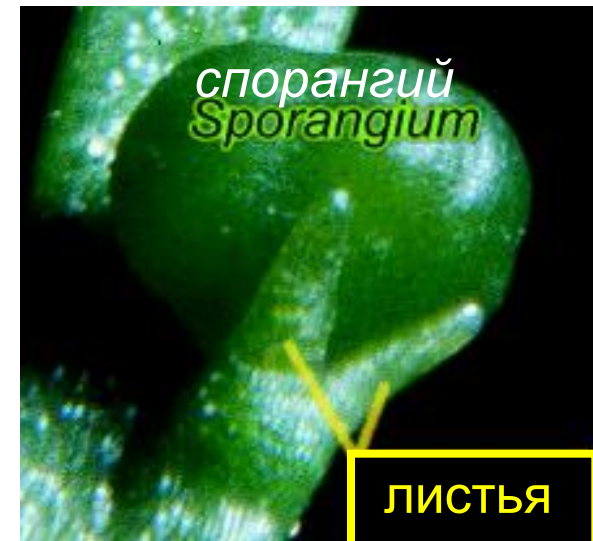
**Жизненные формы:** наземные или эпифитные многолетние травянистые растения. Побеги надземные и подземные, ветвятся **дихотомически** (как у риниофитов). **Отсутствие корней**, даже у зародыша.

**Корневища** покрыты корневыми волосками, имеют примитивное **протостелическое** строение.

**Листья** у псилота мелкие, чешуевидные, у тмезиптериса нормально развитые, кожистые.



**Псилот трехраздельный**  
(*Psilotum triquetrum*)





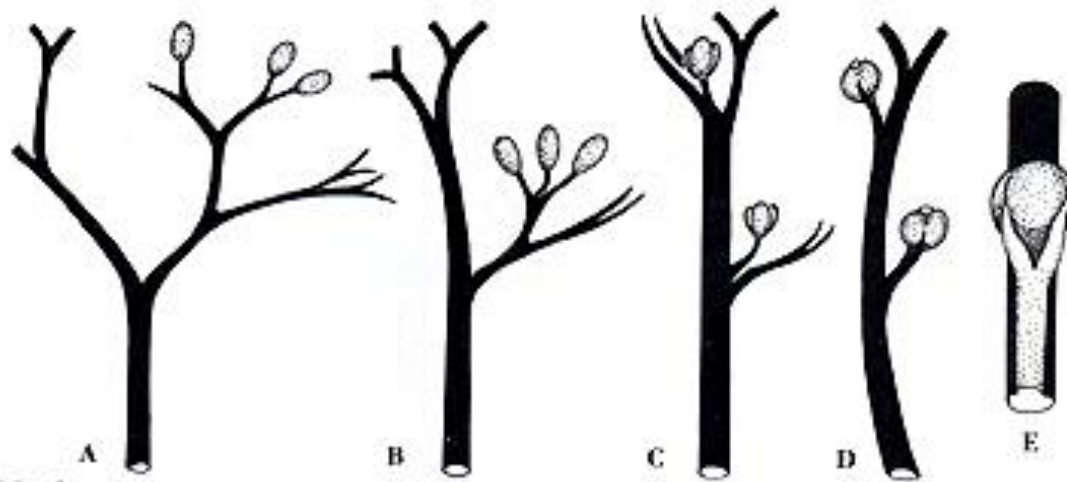


Figure 20-6

Гипотетические этапы развития синангия и листьев Псилота

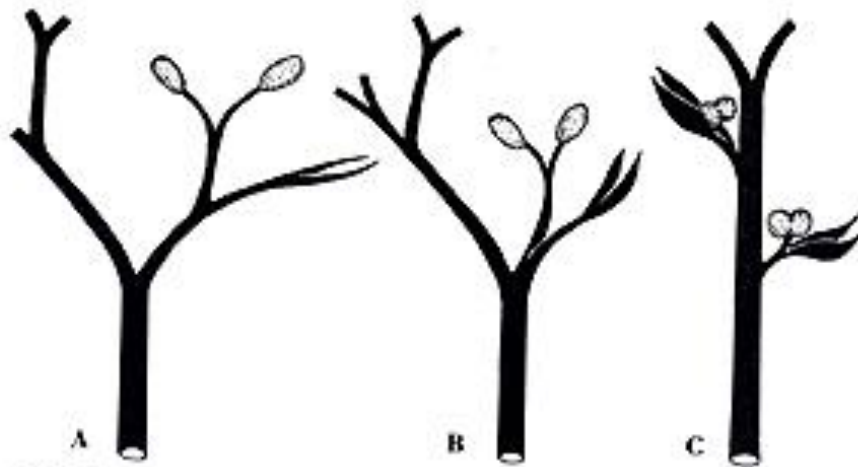
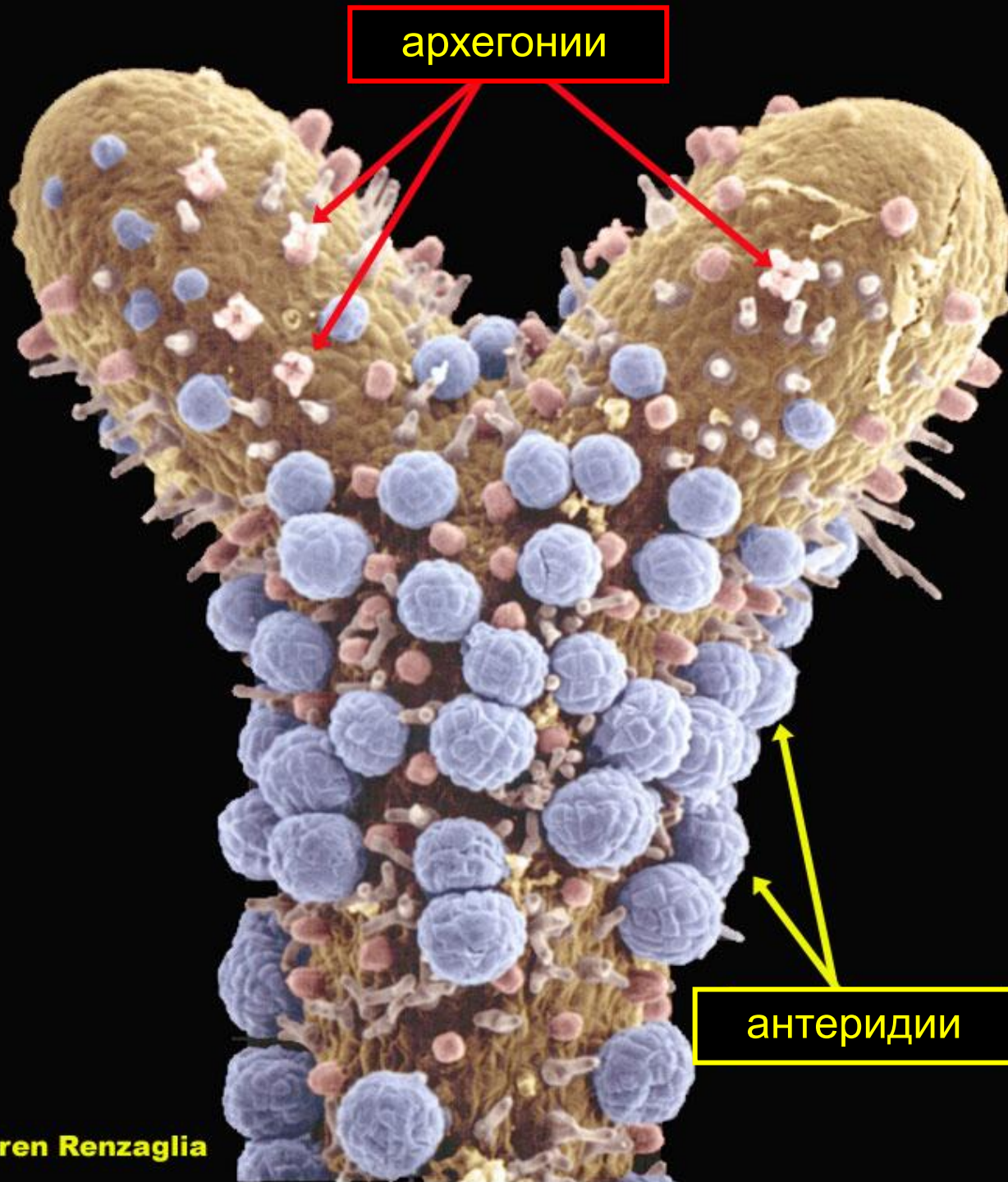


Figure 20-7

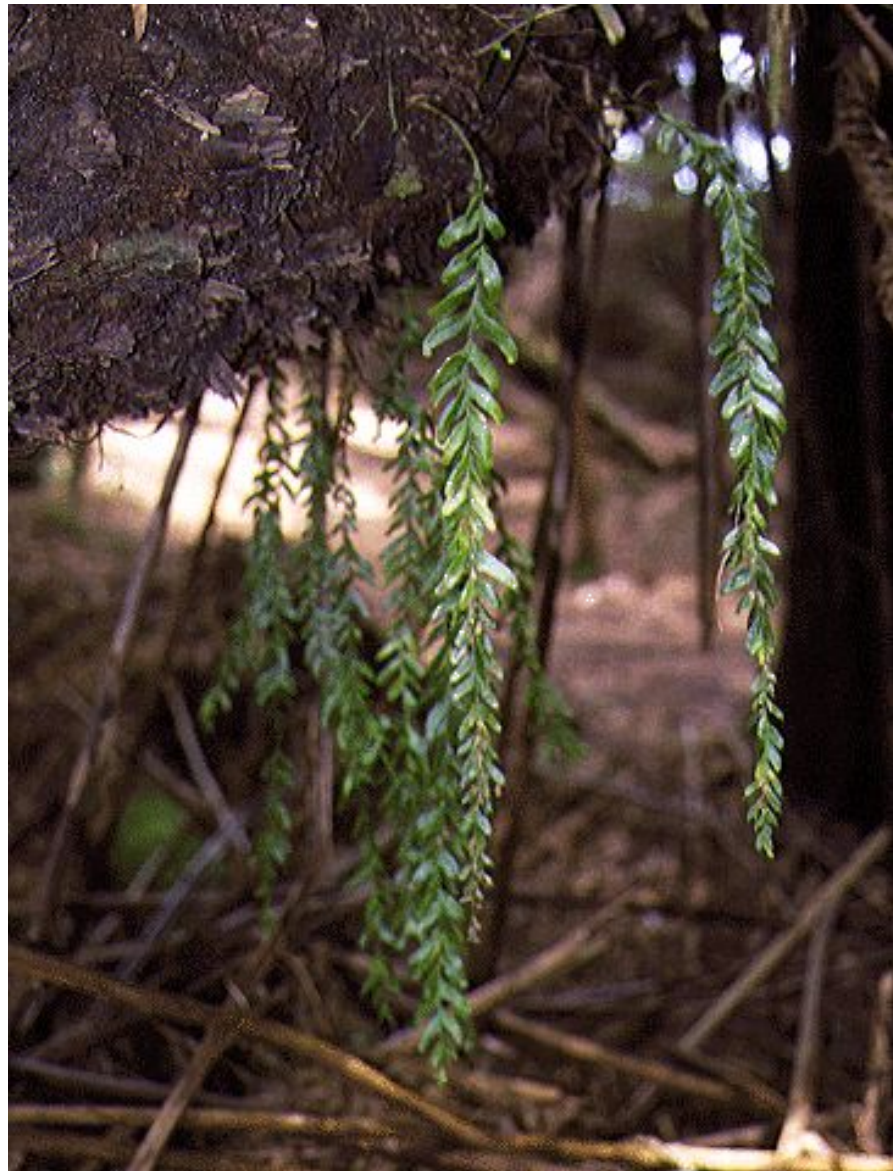
Гипотетические этапы развития синангия и листьев Тмезиптериса



**Гаметофит**  
обоеполюый,  
развивается из спор  
подземно. Он  
цилиндрический, на  
концах дихотомически  
ветвится.

**Псилот**  
гаметофит

# Tmesipteris sp.







# МЕТАМЕРНОСТЬ В ТЕЛОМНОЙ ТЕОРИИ

