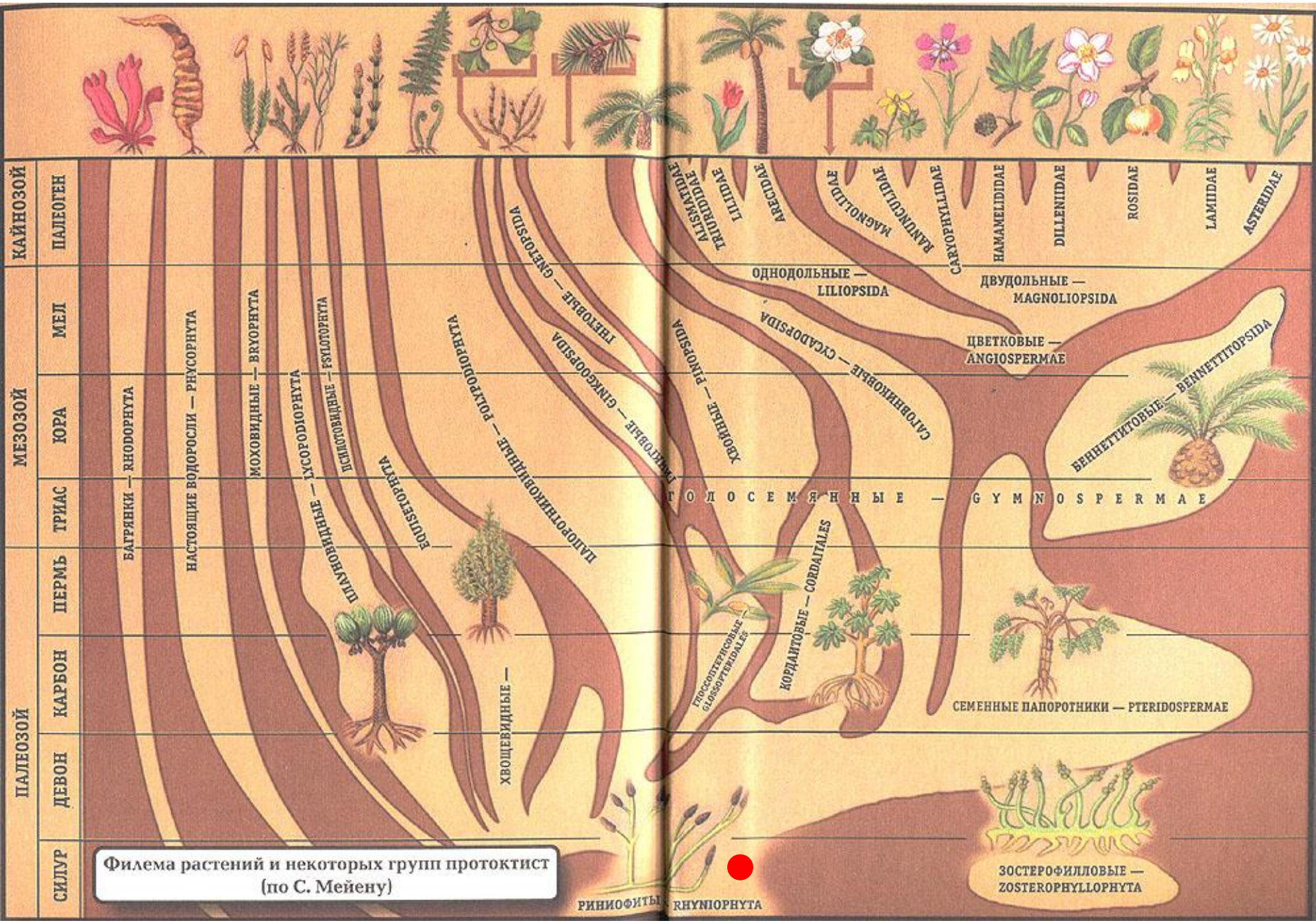
Метамерность в теломной теории

К.С. Байков



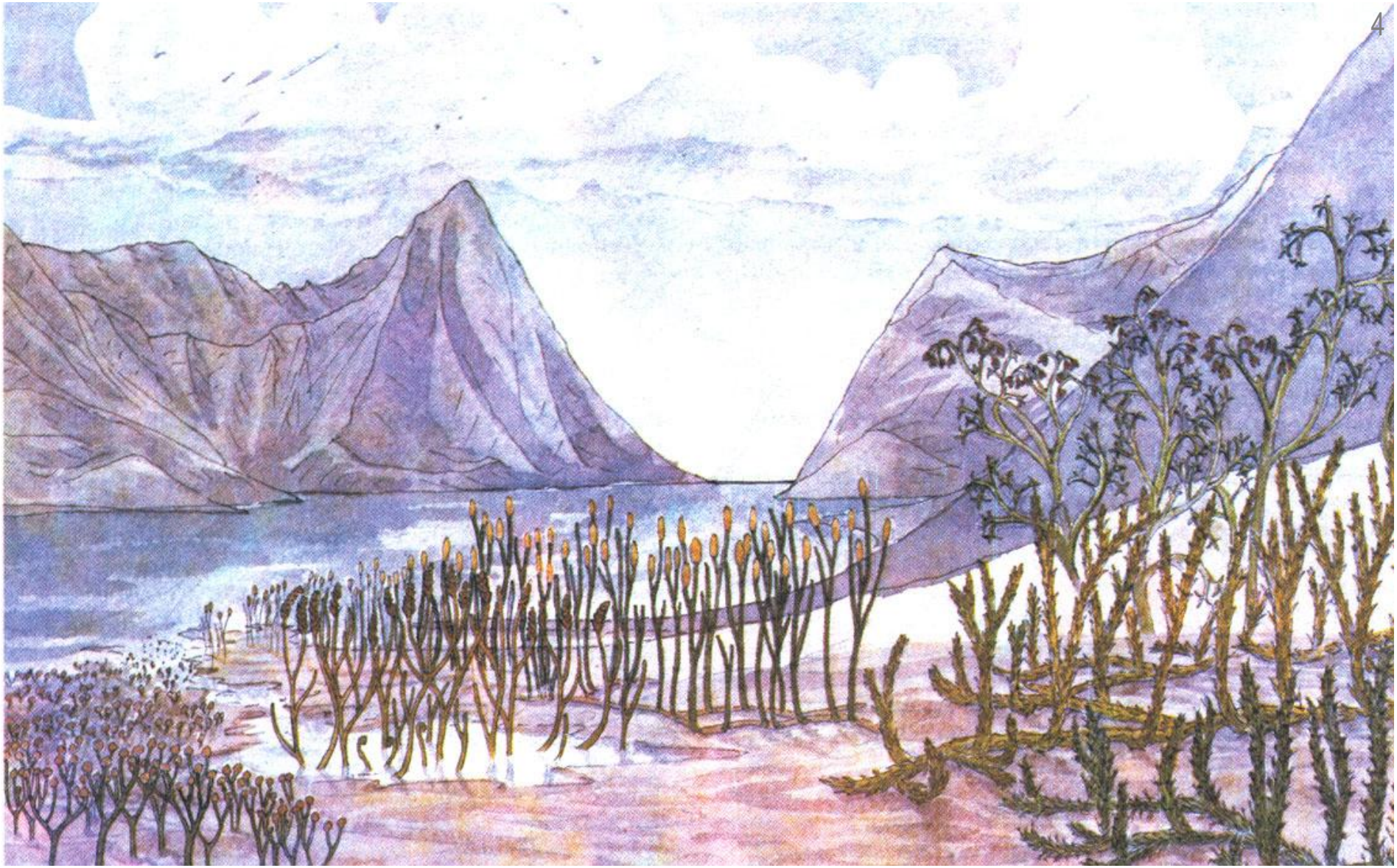
Филема растений и некоторых групп протоктист (по С. Мейену)

ВЫХОД НА СУШУ

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

ТРИ ВЕРСИИ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

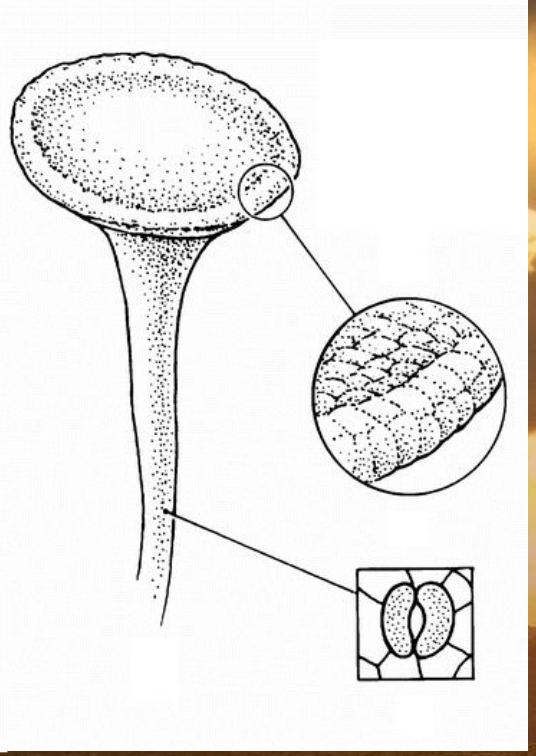
1) Непосредственно от водорослей (скорее всего, зеленых) произошли риниофиты, которые дали начало всем остальным наземным растениям.
2) Независимое происхождение от водорослей риниофитов и моховидных.
3) Непосредственно от водорослей произошли моховидные, от них – риниофиты.



Cooksonia **Zosterophyllum** **Rhynia** **Protolepidodendron** (на переднем плане) **Psilophyton**

ранний девон

начало среднего девона



Cooksonia petronii

"First plants"
Copyright © Walter Myers
http://www.arcadiastreet.com

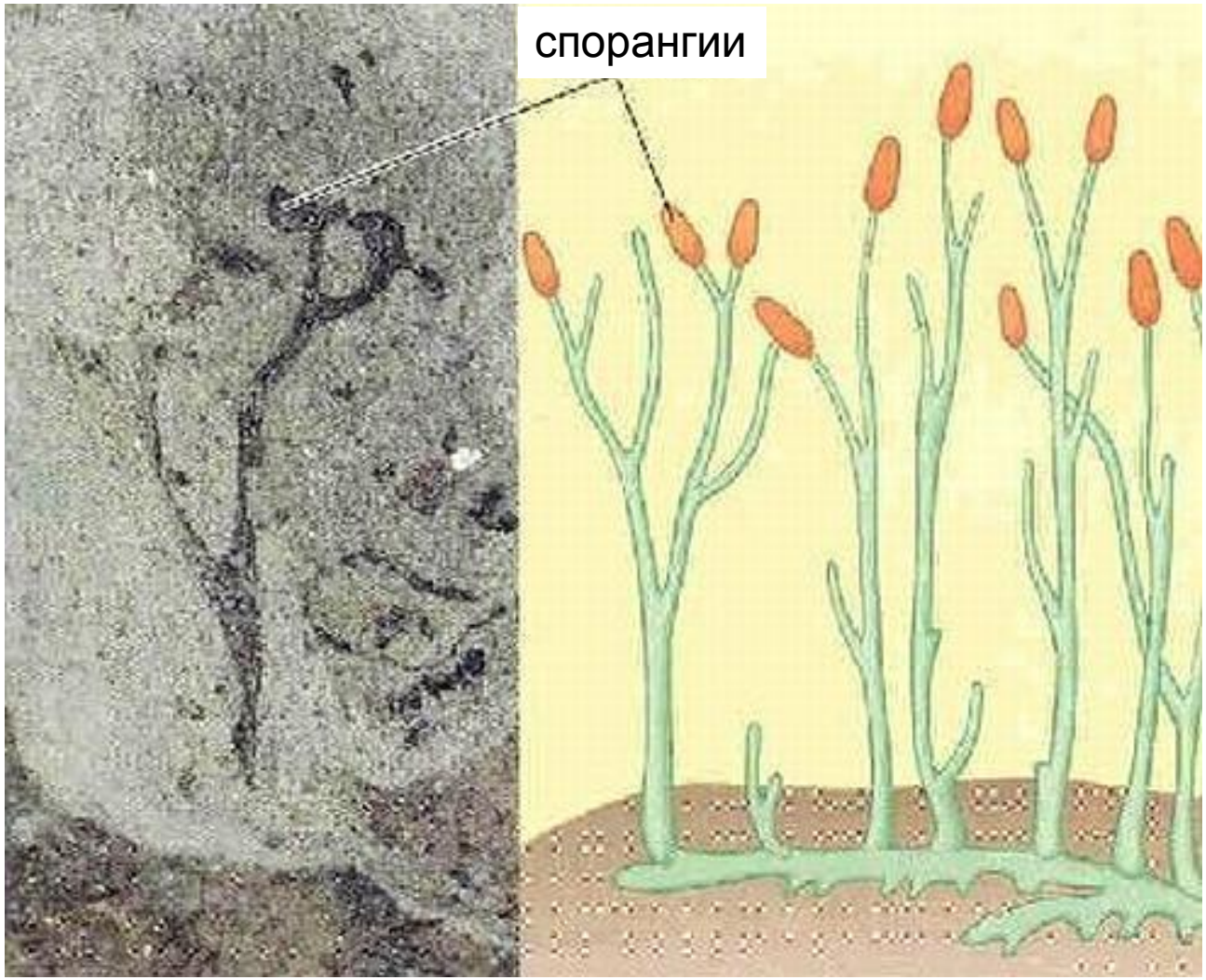
ОБРАЗ ПРЕДКА ВЫСШИХ СПОРОВЫХ РАСТЕНИЙ

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.

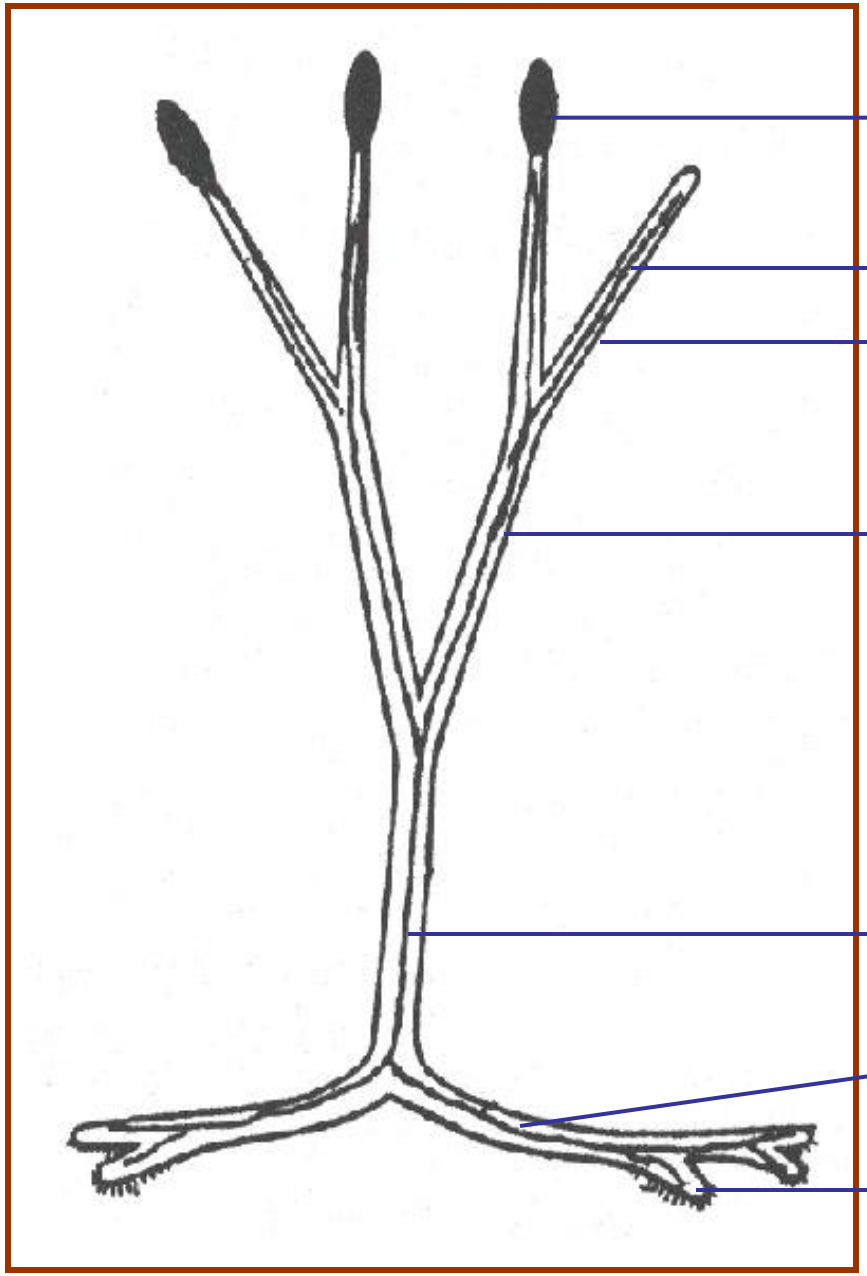


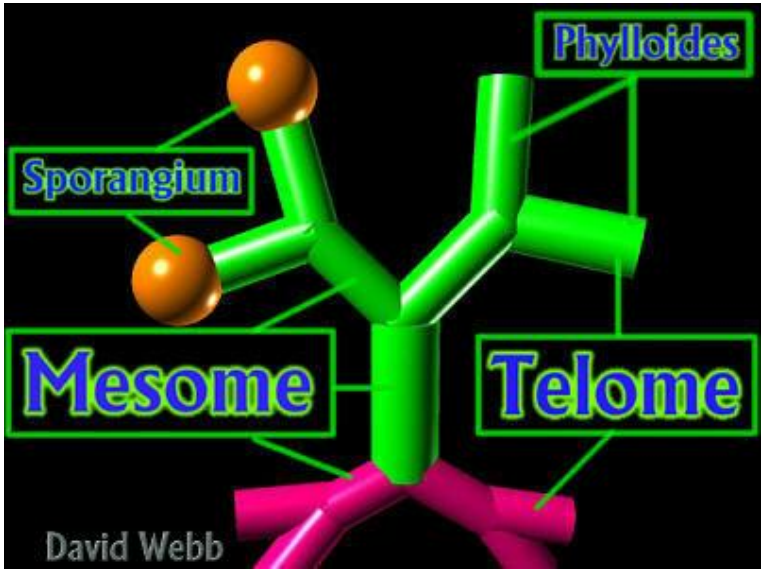
Схема строения тела первичного высшего растения
(по В. Циммерманну)

Метамерность – проявление метамерии.

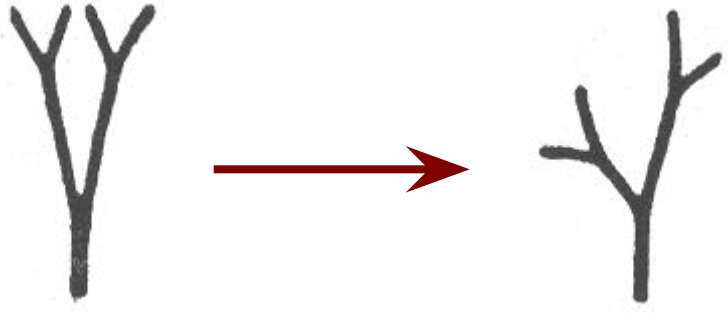
Метамер – повторяющийся сегмент тела.

Гомомерный – состоящий из сходных метамеров.

Гетеромерный – состоящий из несходных метамеров.

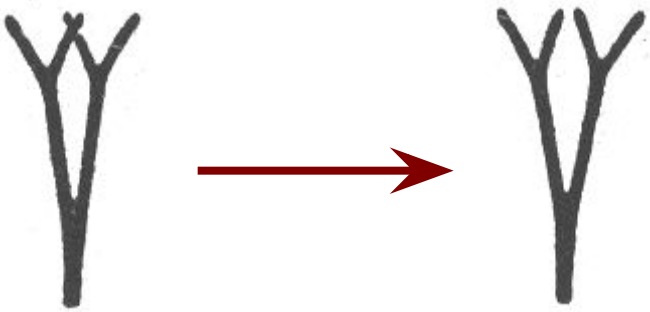


1. Перевершинивание (Ubergipfelung)



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.

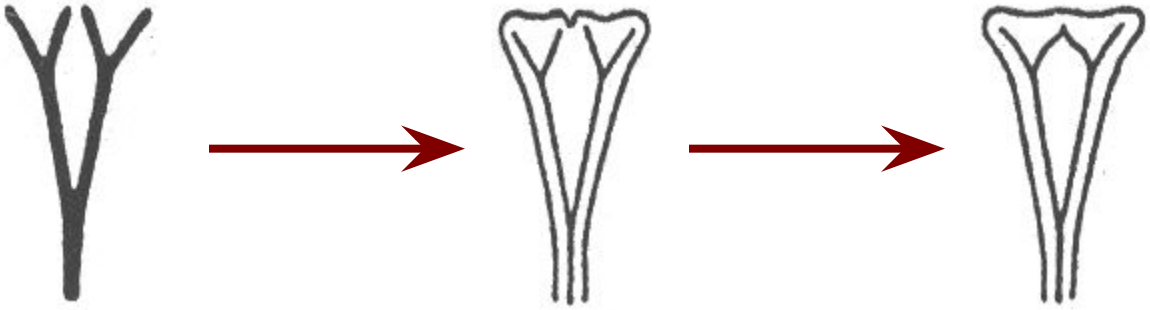
2. Планация (Planation)
(от лат. planum – плоский)



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

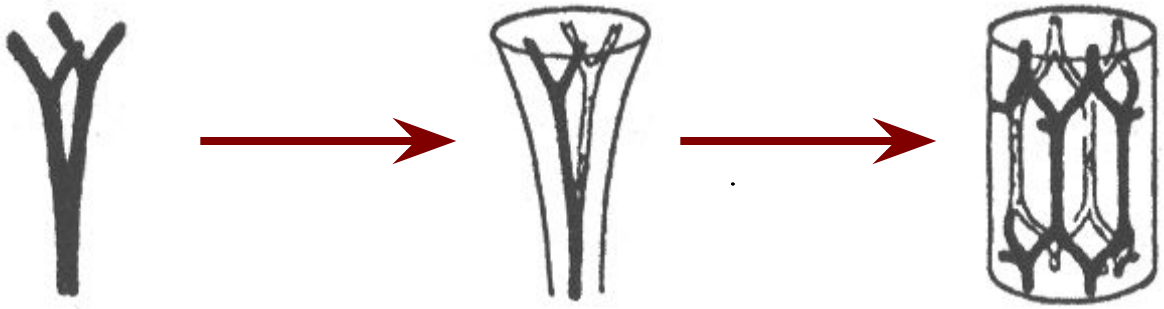
3а. Срастание (Verwachsung)

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



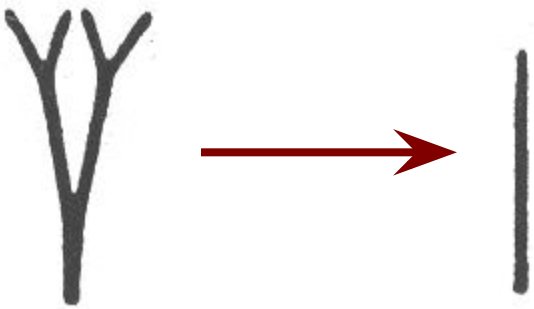
Если срастание сочеталось с планацией, то формировались крупные рассеченные листья с системой разветвленных жилок.

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)



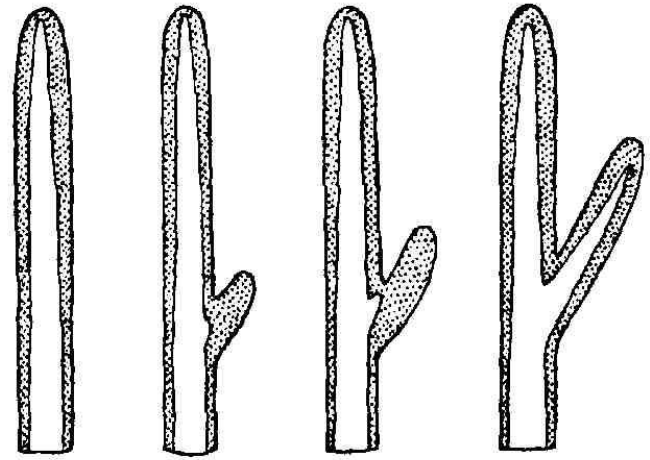
Под редукцией понимается уменьшение числа порядков ветвления, что приводило к упрощенному строению органа. Так, простая листовая пластинка хвощей в ходе эволюции возникла из системы многократно ветвящихся мезомов, которые подверглись редукции.

ТРУДНОСТИ ТЕОРИИ

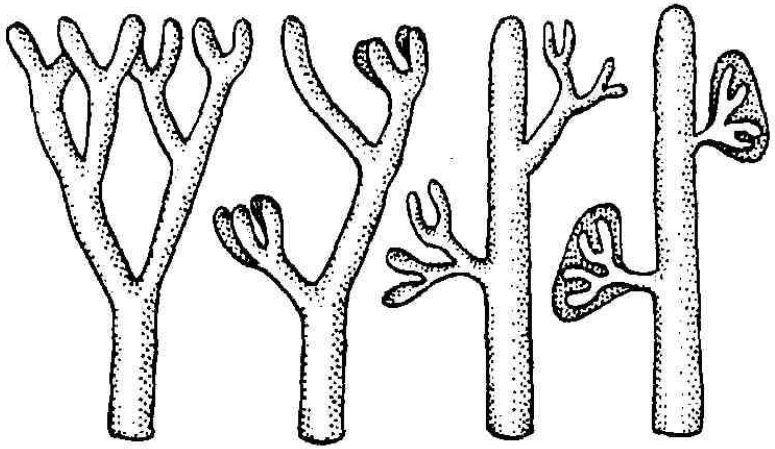
Согласно теломной теории, недифференцированный водорослевидный телом сначала расчленился, а затем его части срастались. Возможна ли внутренная (тканевая) дифференциация телома без внешнего (морфологического) членения?

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

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



1



2

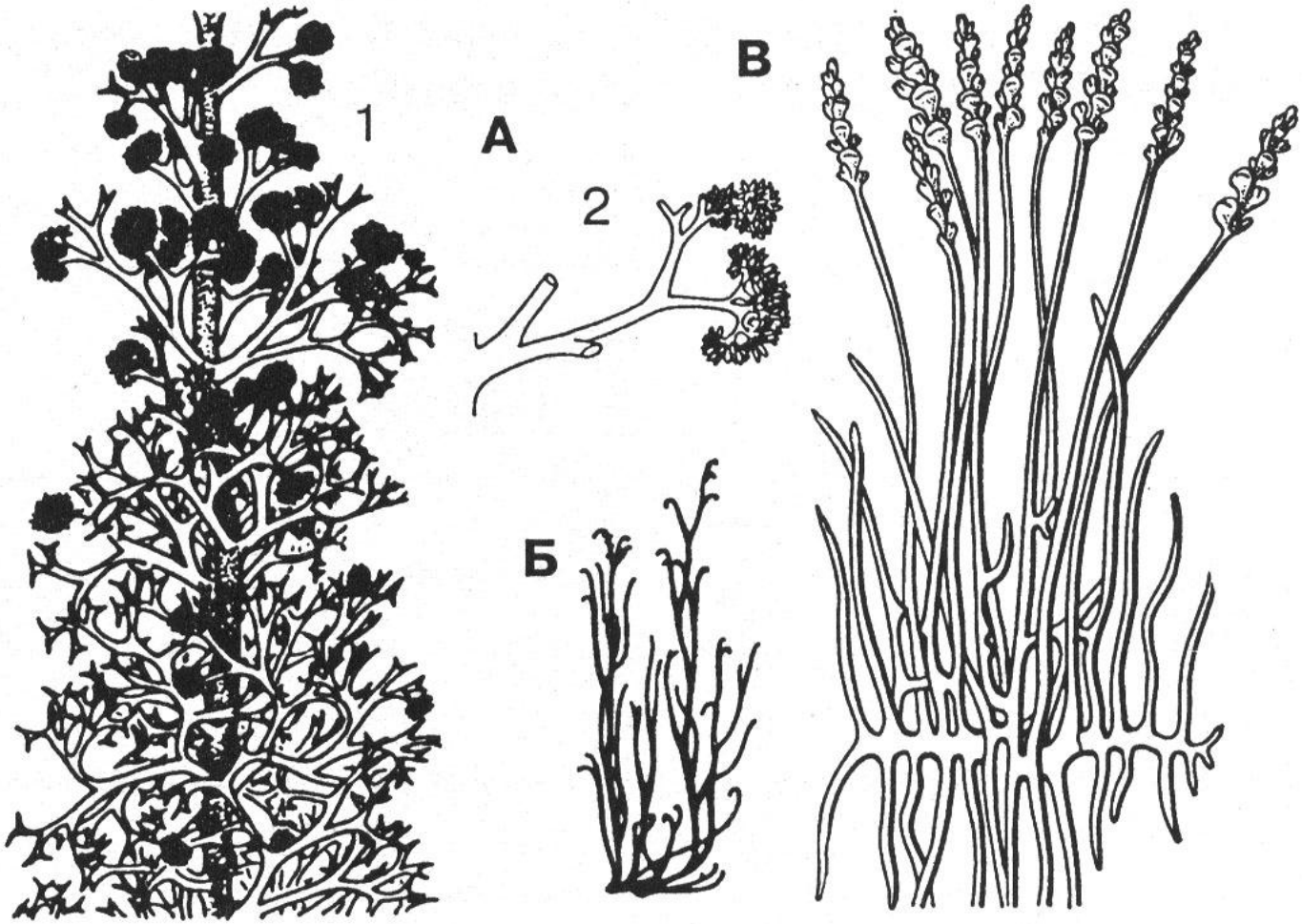
Два пути возникновения листьев

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

ПРОТОЛЕПИДОДЕНДРОВЫЕ
(Protolepidodendrales)

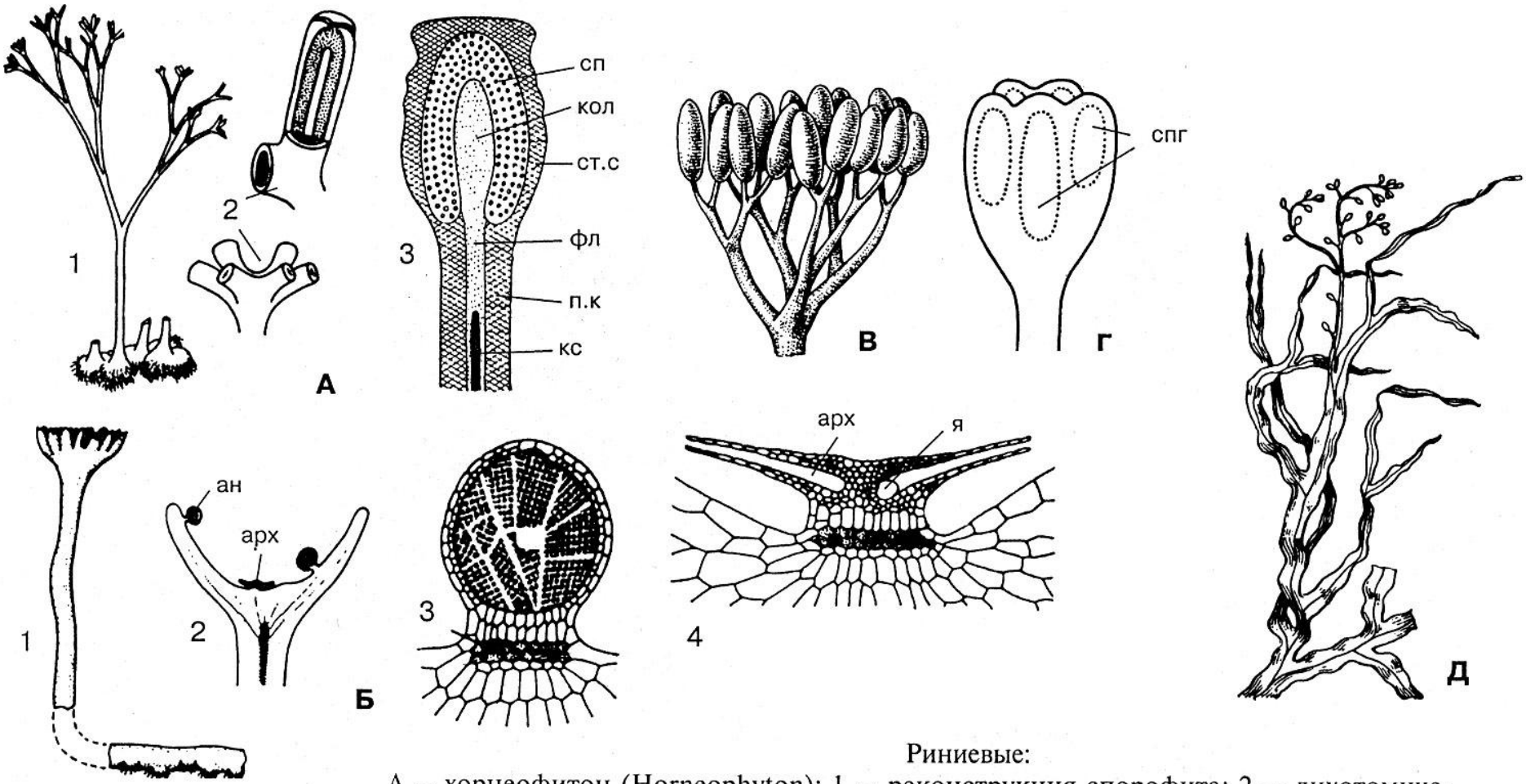
Листья протолепидодендровых наверху вильчато раздваивались, что противоречит традиционно принятой схеме происхождения их листьев, которые рассматривают как энационные, то есть сформированные в результате выростов поверхностных тканей. Спорангии располагались ближе к верхушке листа, чем у современных 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), реконструкция; В — зостерофиллум (Zosterophyllum), реконструкция

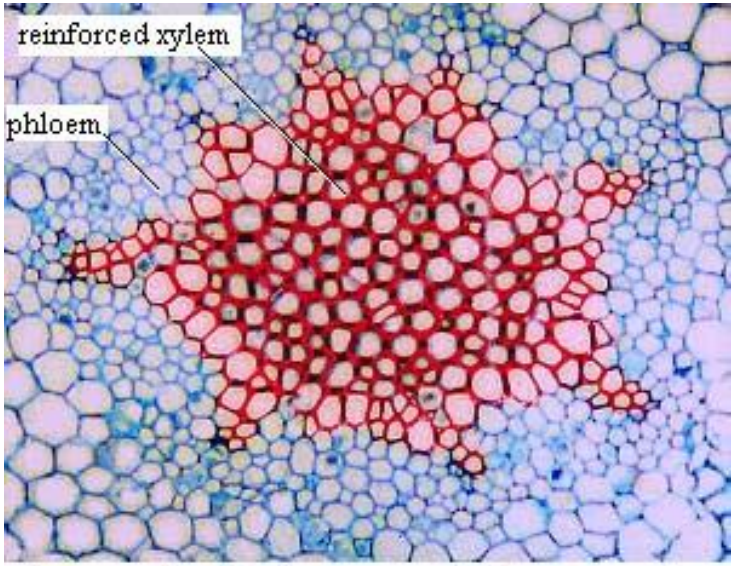
Риниофиты



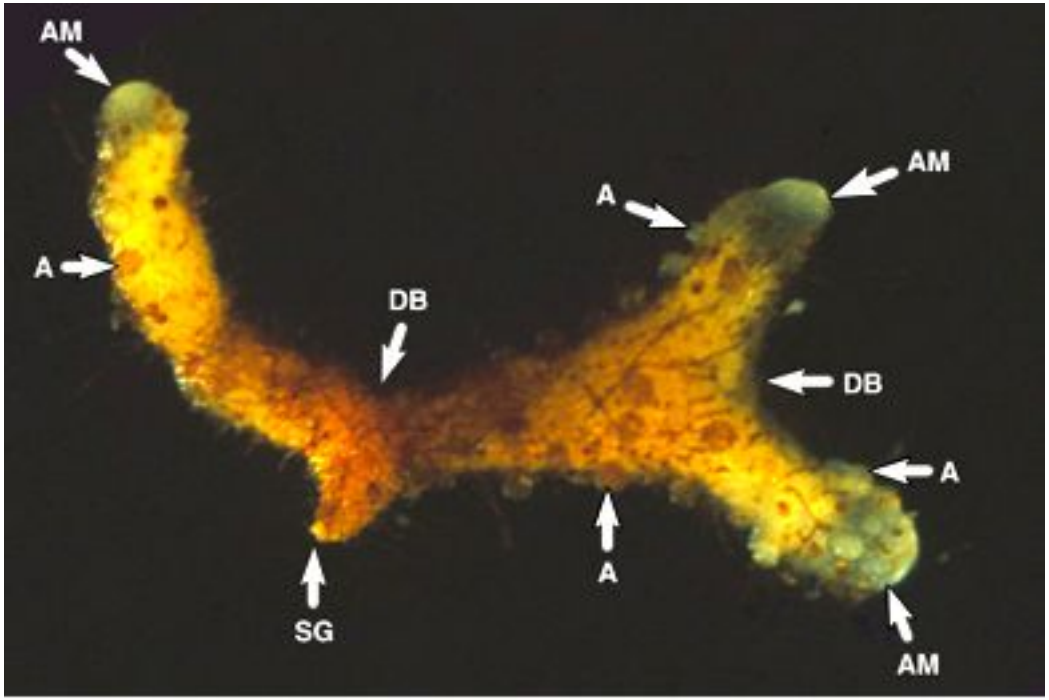
Риниевые:

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 (Lyonophyton): 1 —реконструкция гаметофита; 2 — гаметангиофор; 3 — антеридий; 4 —архегоний; В — спорангий хедеи (Hedeia); Г — синангий ярравии (Yarravia); Д — тениокрада (Taeniocrada), реконструкция спорофита; ан — антеридий; арх — архегоний; я — яйцеклетка; спг — спорангий

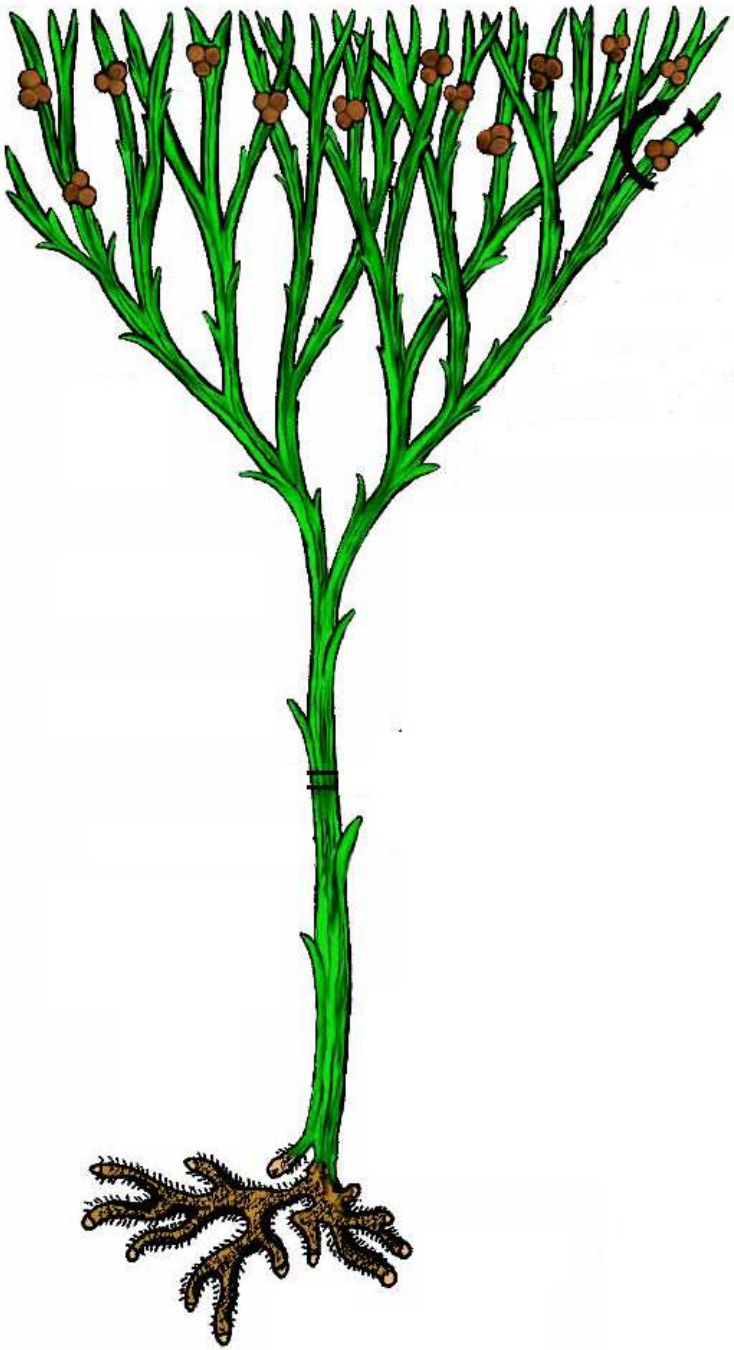
http://www.plantatlas.usf.edu/images.asp?plantID=2108#

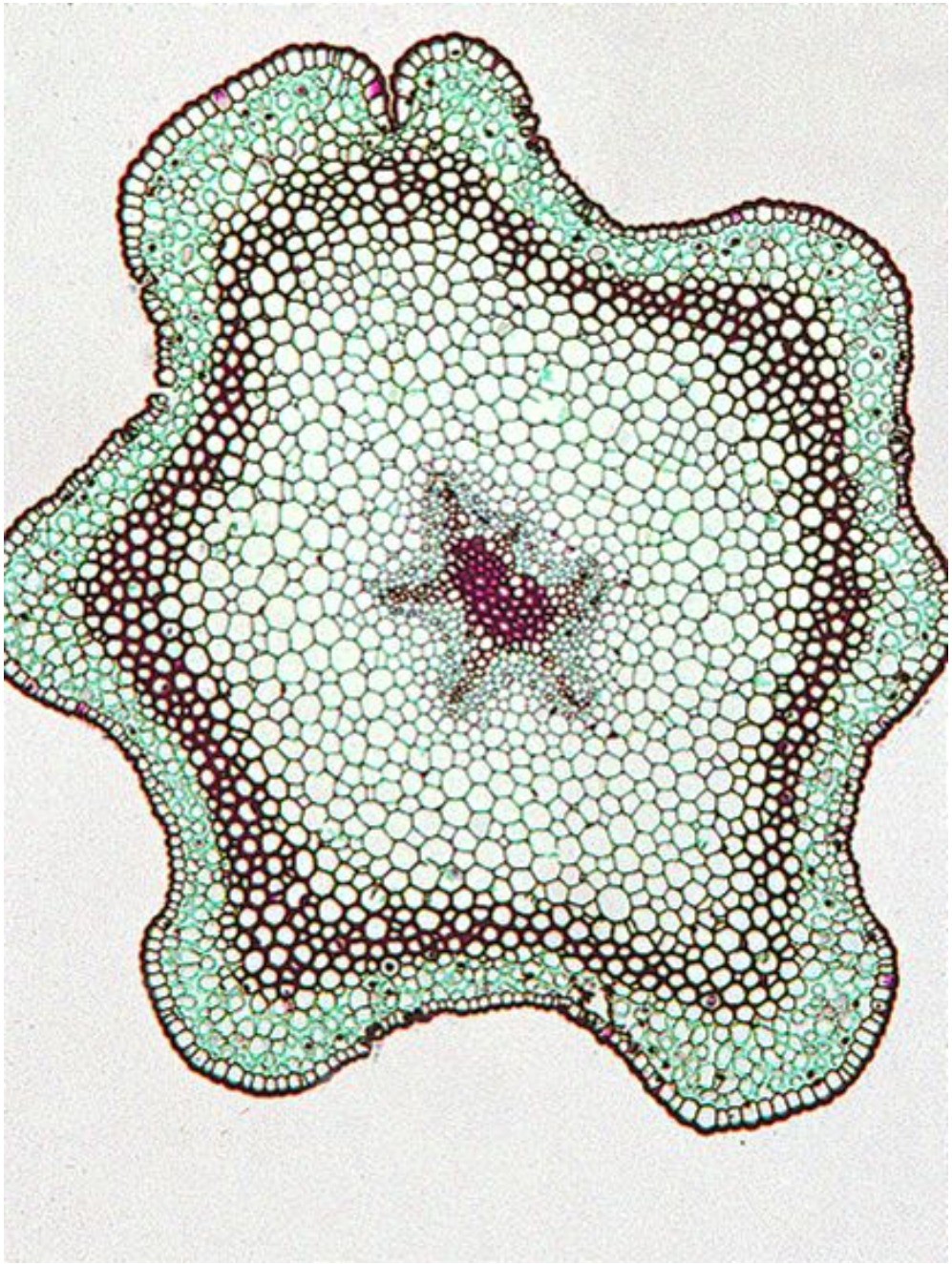


Cross section of Psilotum stem showing actinostele. The heavy red staining of the central xylem is due to impregnation with lignin. The phloem surrounds the xylem.



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





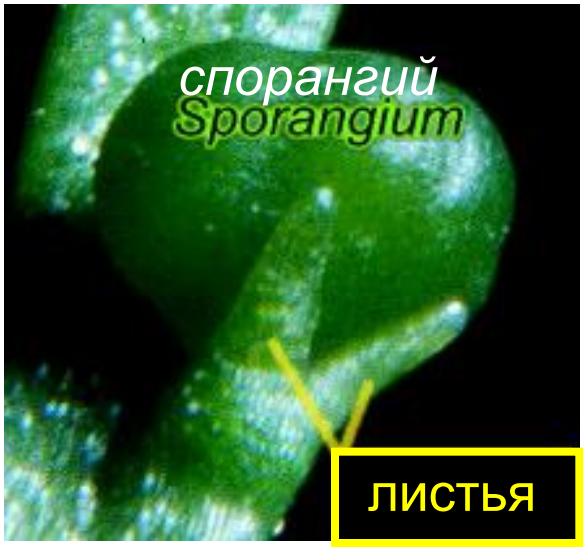
Отдел Псилотовые (Psilotophyta)

Псилот трехраздельный
(Psilotum triquetrum)

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.



Modified from Bold et al.'s Morphology of Plants and Fungi, ed. 5, p. 477

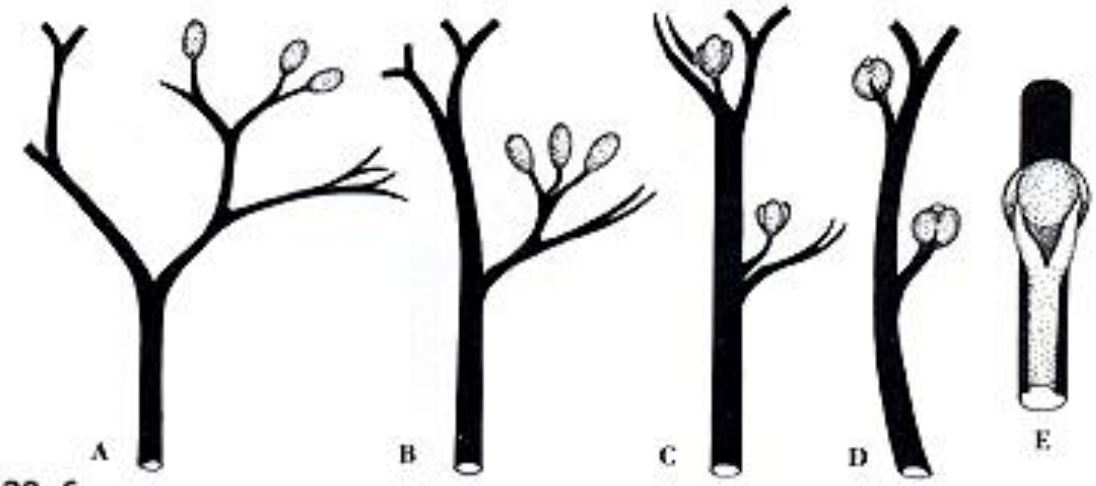


Figure 20–6

Гипотетические этапы развития синангия и листьев Псилота

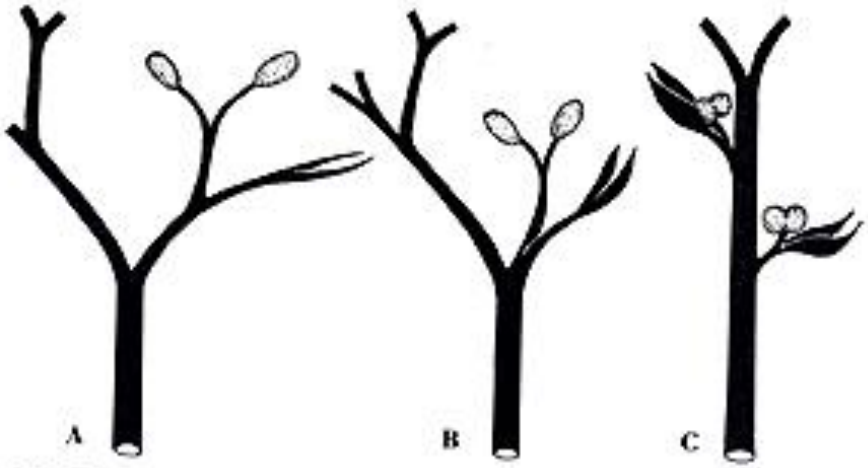
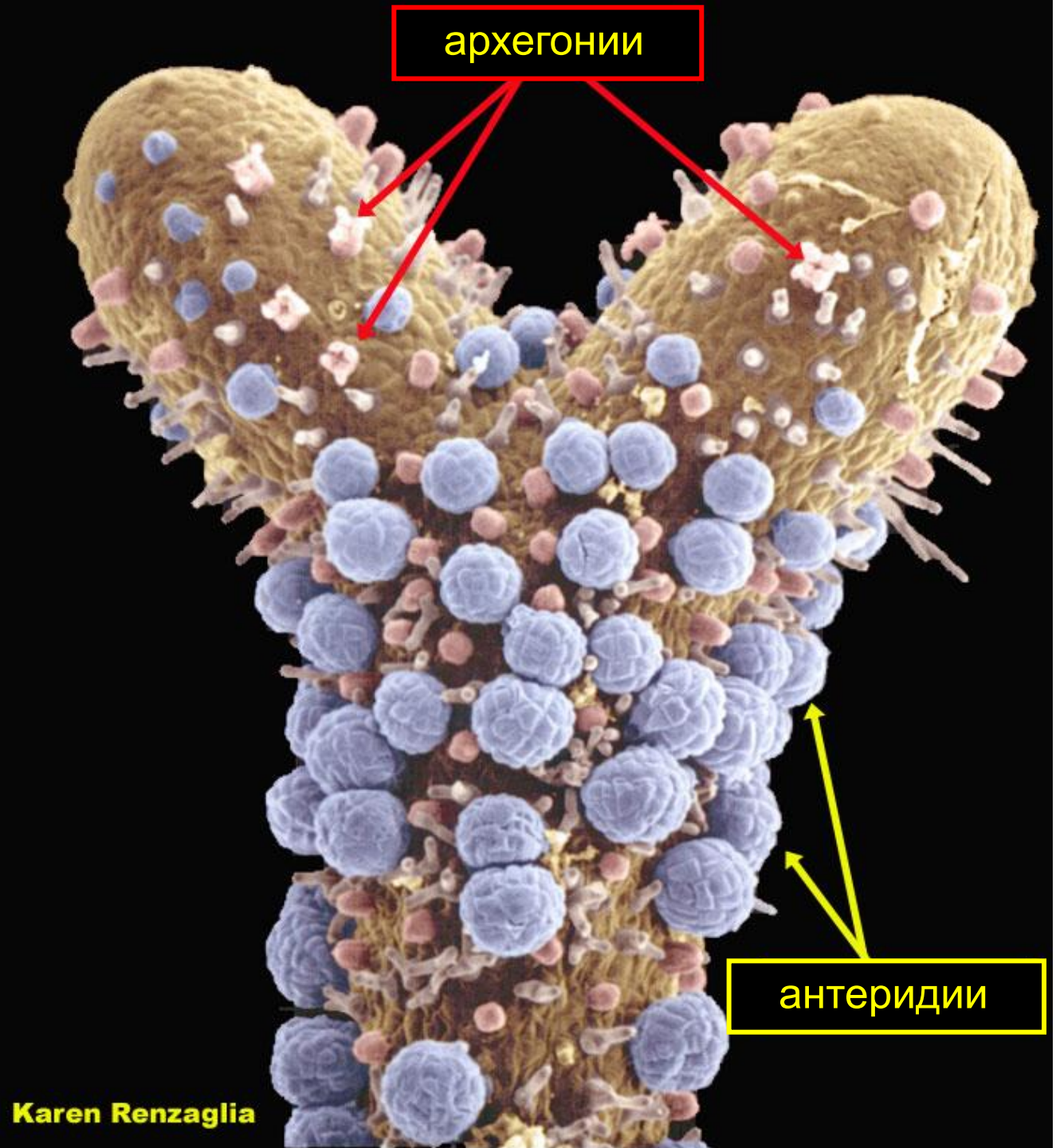


Figure 20–7

Гипотетические этапы развития синангия и листьев Тмезиптериса



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

Псилот
гаметофит

Tmesipteris sp.

МЕТАМЕРНОСТЬ В ТЕЛОМНОЙ ТЕОРИИ