



Олимпиадная подготовка по ботанике

Лекция 2.



Преподаватель: Анна Игоревна Вишневская

ВК: <https://vk.com/aivish>

Почта: ai.vish@yandex.ru

СИСТЕМА ЭУКАРИОТ

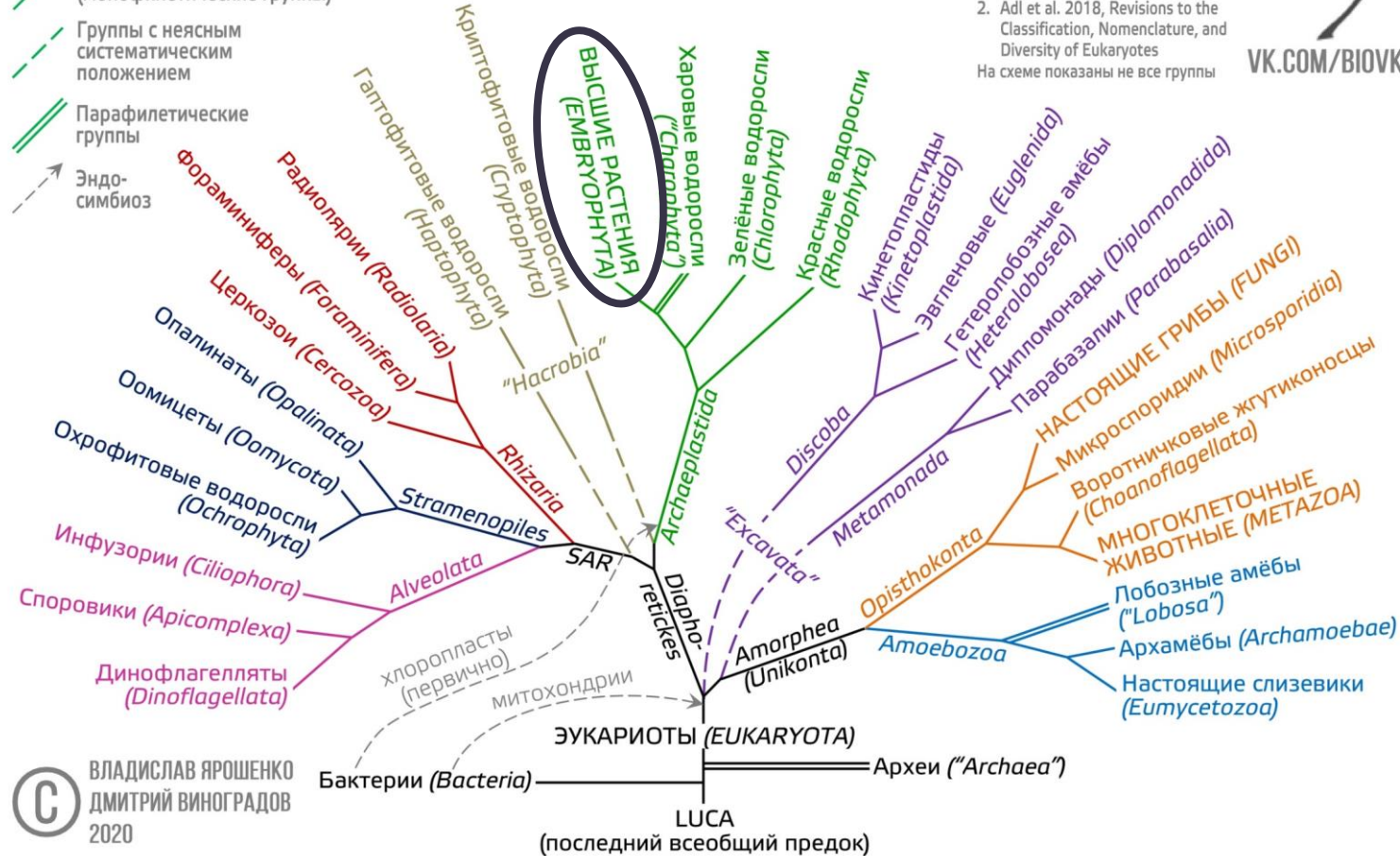
- Условные обозначения**
- Эволюционные линии (монофилетические группы)
 - Группы с неясным систематическим положением
 - Парафилетические группы
 - Эндо-симбиоз

Основные источники

- Burki et al. 2019, The New Tree of Eukaryotes
 - Adl et al. 2018, Revisions to the Classification, Nomenclature, and Diversity of Eukaryotes
- На схеме показаны не все группы



VK.COM/BIOVK



ВЛАДИСЛАВ ЯРОШЕНКО
ДМИТРИЙ ВИНОГРАДОВ
2020

Изображение: F. Skott
(fishbiosystem.ru)

Празиофици-
евая водоросль
*Mantobiella
antarctica*

Фото: Михаил Булдаков
(photosight.ru)

Требукиевая
водоросль
Trebouxia sp.

СУПЕРГРУППА ARCHAEPLASTIDA

Хлорофициевая
водоросль
Pediastrum sp.

Фото: Rogelio
Moreno (flickr.com)

Ульвовая
водоросль
Ulva lactuca

Фото: Kjersti Sjøtun
(seaweed.uib.no)

VK.COM/BIOVK

Показаны не
все группы

Фото: John
Kinross
(PhycoKey)

Клебсормидиевая
водоросль
Klebsormidium sp.

Изображение: Денис
Тихоненков (ria.ru)

Rhodelispha sp.

Харовые водоросли
("Charophyta")
(Klebsormidiophyceae)
Собственно харовые
(Charophyceae)
Клеохетовые
(Coleochaetophyceae)
Сцеплянки
(Zygnematales)

ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ
(EMBRYOPHYTES)

Фото: Rogelio
Moreno (flickr.com)

Клеохетовая
водоросль
Coleochaete sp.

Фото: Gerd Guenther
(fineartamerica.com)

Представитель сцеплянок –
Micrasterias furcata

Streptophyta

Зелёные
водоросли
(Chlorophyta)

Требукиевые
(Trebouxioideae)

Ульвовые
(Ulvoideae)

Хлорофициевые
(Chlorophyceae)

Красные водоросли
(Rhodophyta)

Родельфис
(Rhodophyta)

Глаукофитовые
водоросли (Glaucophyta)

Красная водоросль
Odonthalia dentata

Фото: aquaristics.ru
(автор неизвестен)

Глаукофитовая водо-
росль *Glaucocystis
nostochinearum*

ВЛАДИСЛАВ ЯРОШЕНКО
ДМИТРИЙ ВИНОГРАДОВ

2020

Подробнее: vk.com/@biovk-protisty-raznoobrazie

Условные обозначения

- Эволюционные линии (монофилетические группы)
- Парафилетические группы

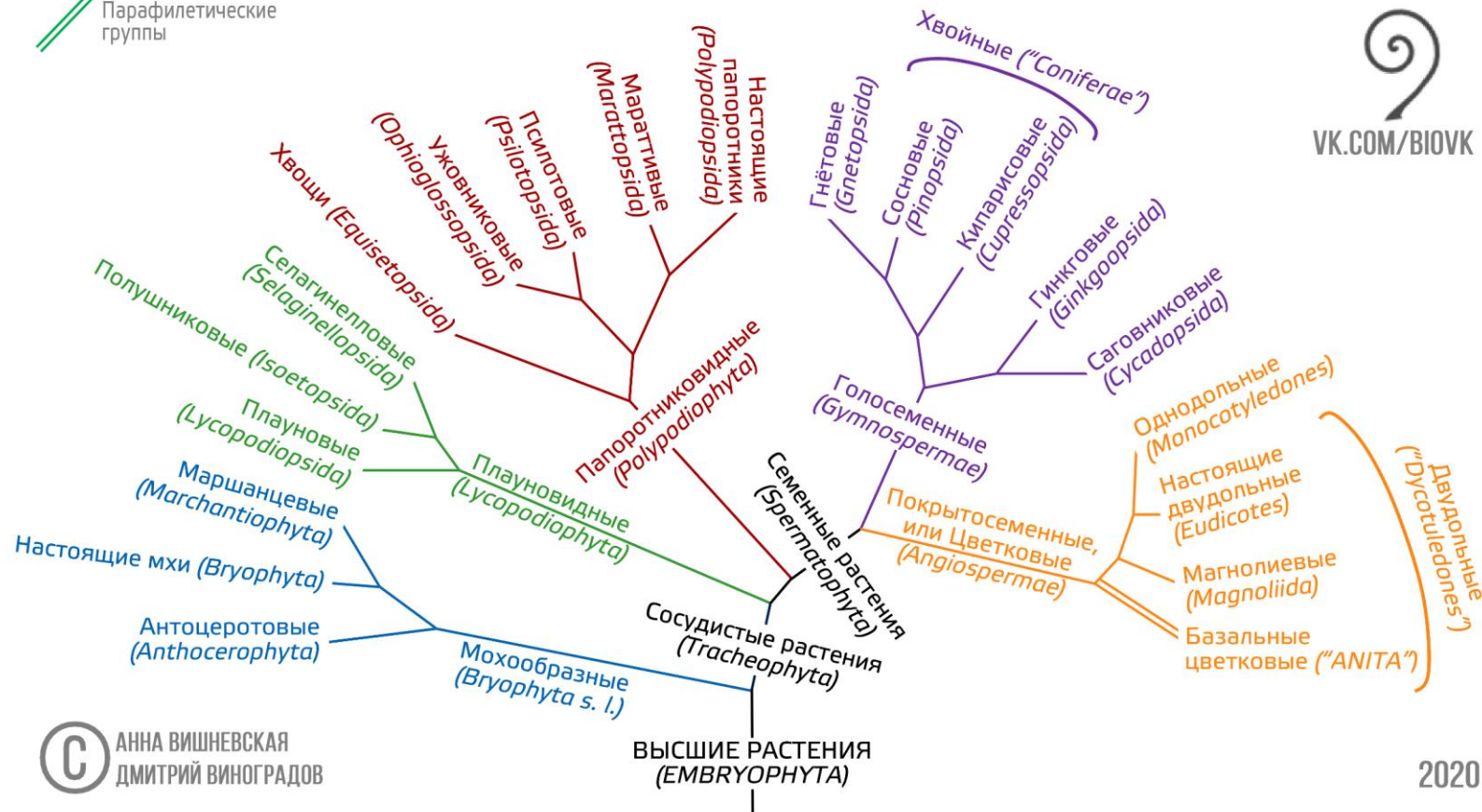
СИСТЕМА СОВРЕМЕННЫХ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Основные источники

1. Cole T. et al. 2019, Vascular Plants: Systematics and Characteristics.
2. Cole T. et al. 2019, Angiosperm phylogeny poster (APP) – Flowering plant systematics.
3. Hilger H. et al. 2019, Bryophyte Phylogeny Poster



VK.COM/BIOVK



Почему к высшим растениям столько внимания и зачем нам про них что-то знать?



Мохообразные



***Sphagnum* sp.** – растение, обладающее антисептическими свойствами, использовалось в медицине, особенно в военное время.



Папоротникообразные



В Японии из некоторых видов **хвощей** делают блюдо, называемое цукуси (つくし, Tsukushi). На Дальнем востоке папоротник ***Pteridium*** sp. считается деликатесом и может продаваться на рынках в сухом или маринованном виде.



Семенные древесные растения



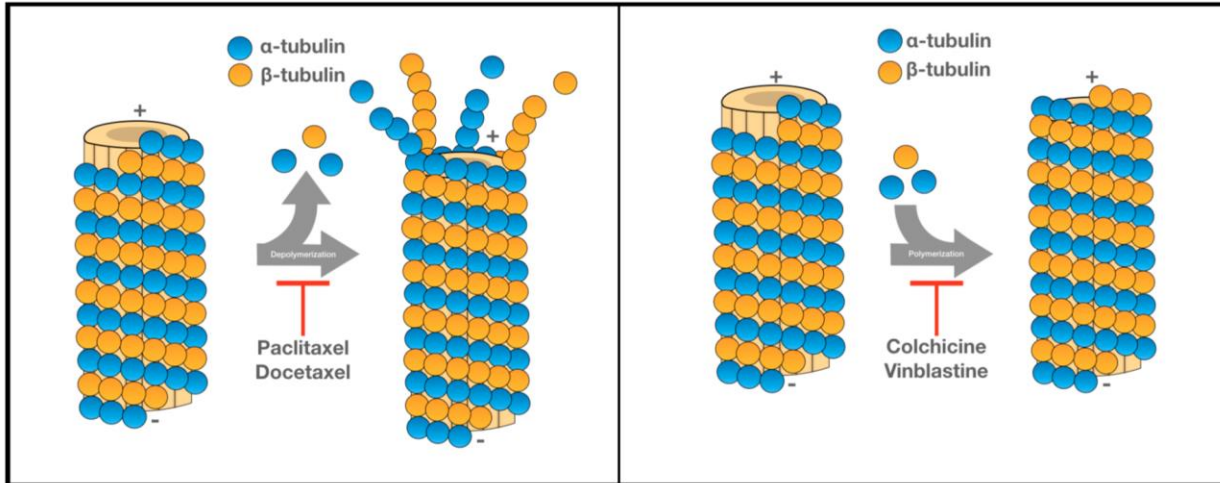
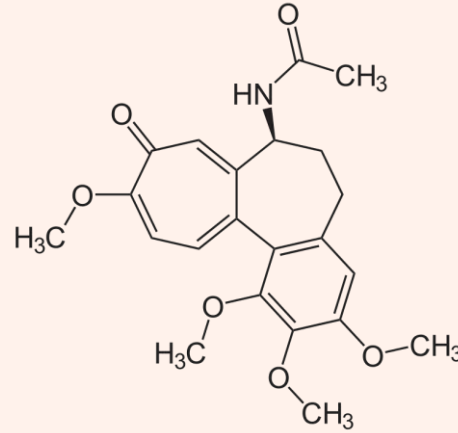
Древесные растения издревле используют в строительстве.



Растения как сырье для производства лекарств



Растения для исследований

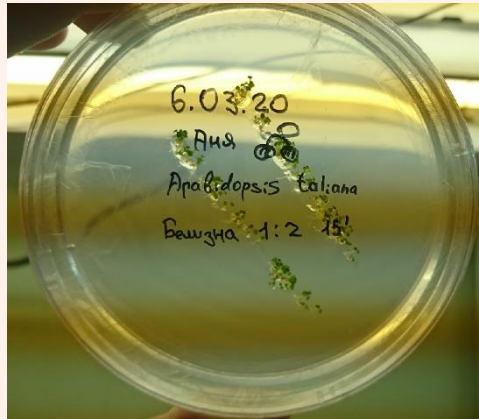


Что и про кого мы знаем?

Модельные организмы из мира растений



Angiospermae:
Резуховидка Таля
(*Arabidopsis thaliana*)



Angiospermae:
Кукуруза сахарная
(*Zea mays*)



Что и про кого мы знаем?

Модельные организмы из мира растений



Lycopodiophyta:
Селагинелла
Мёллендорфа
(*Selaginella*
moellendorffii)



Polypodiophyta:
Азолла (*Azolla*
filiculoides)

Что и про кого мы знаем?

Модельные организмы из мира растений



Bryophyta:
Фискомитрелла
раскрытая
(*Physcomitrella patens*)



Marchantiophyta:
Маршанция
изменчивая
(*Marchantia polymorpha*)

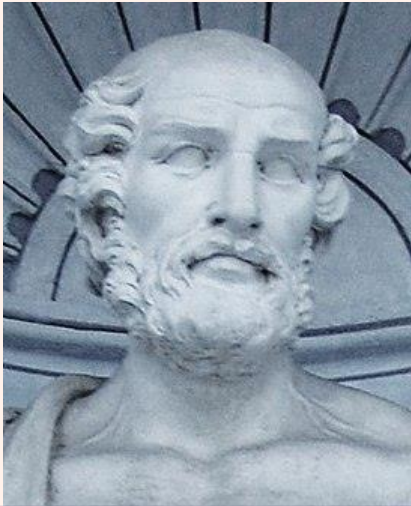
Зачем систематизировать растения?

1. Родственны ли организмы друг другу, как шло видообразование?
2. Перенос свойств более изученного организма на менее изученные.
3. Определение объектов.

Почему именно молекулярные данные?

1. ДНК есть у всех (или почти у всех).
2. Иногда ДНК – единственное, что есть у исследователя.
3. Данные можно комбинировать с морфологическими и физиологическими особенностями.

Как появилась и развивалась систематика?



Первым известным античным автором, предпринявшим попытку как-то систематизировать известные ему растения, является **Теофраст**

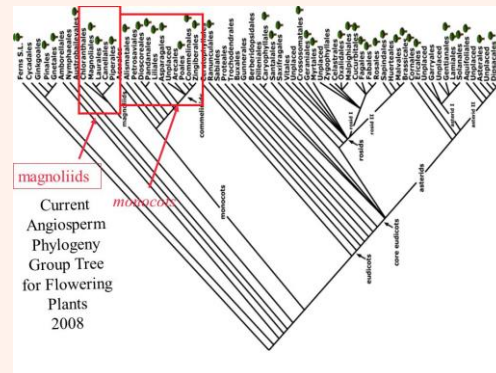
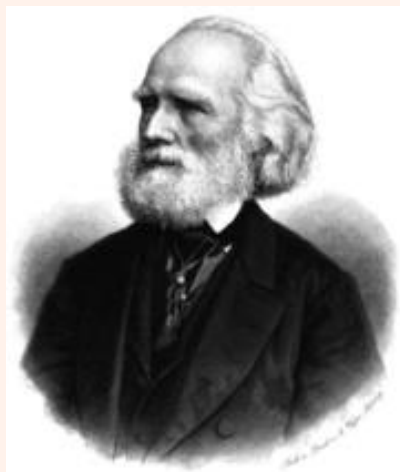


Первая попытка создания естественной системы растений принадлежит французскому ботанику **М. Адансону** (1726—1806)



А. Л. Жюссё к естественной системе добавляет «вес» признаков, то есть рассматривает их не количественно, а в совокупности.

Как появилась и развивалась систематика?



Представления, близкие к современному о систематике растений на уровне отделов были выделены **А. Брауном** (1805—1877)

В 20 веке успехи в классификации цветковых растений были достигнуты **А. Кронквистом** и нашим соотечественником **А.Л. Тахтаджяном**

С 1998 года развивается система, построенная на молекулярной филогенетике - **APG**

Например

Биосинтез лигина:

- Синапоморфия селлагинеллы и ели или

- Аутапоморфия высших сосудистых растений

Биосинтез спорополенина:

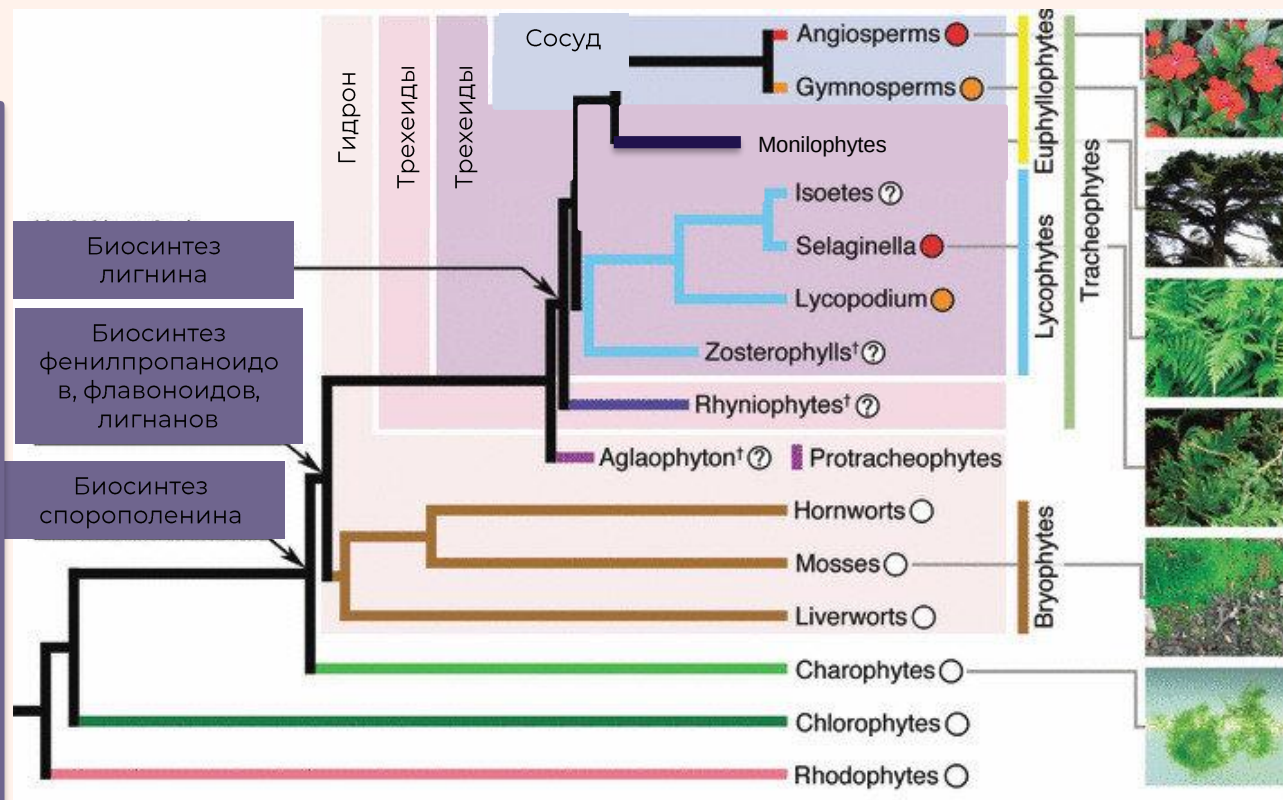
- Аутапоморфия всех высших растений.

Отсутствие биосинтеза лигнина:

- Симплезиоморфия красных (Rhodophyta), зелёных (Chlorophyta) и харовых (Charophyta) водорослей.

Наличие гидрона:

- Плезиоморфия мохообразных



Мохообразные *sensu lato*

Гаметофит (гаметофор) – основная стадия, представлен слоевищем или стебельком с листьями, с ризоидами.

Репродуктивные структуры – архегонии и антеридии.

Размножение связано с капельно-жидкой водой.

Спорофит (спотороний) занимает подчиненное положение, представлен коробочкой, сидящей на ножке, прикрепленной к гаметофиту гаусторией.



Мохообразные

Печеночники,
Marchantiophyta



*Marchantia
polymorpha*

Антоцеротовые,
Anthocerotophyta



Anthoceros laevis

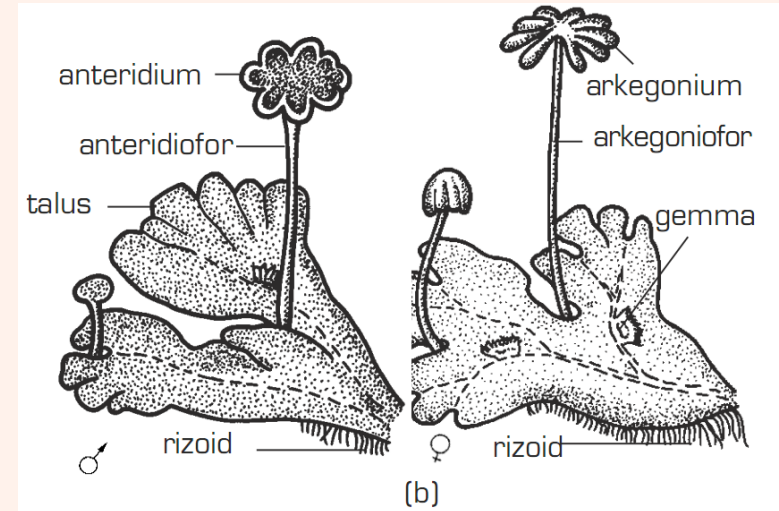
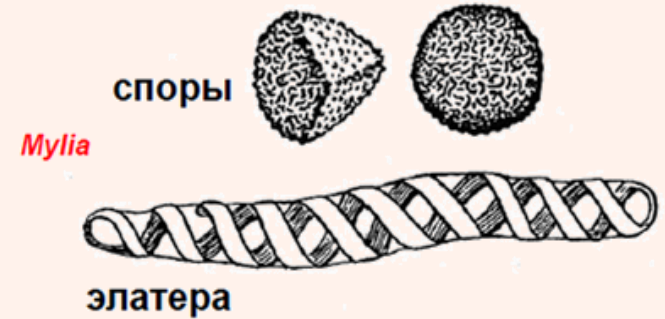
Мхи, *Bryophyta*



*Polytrichum
commune*

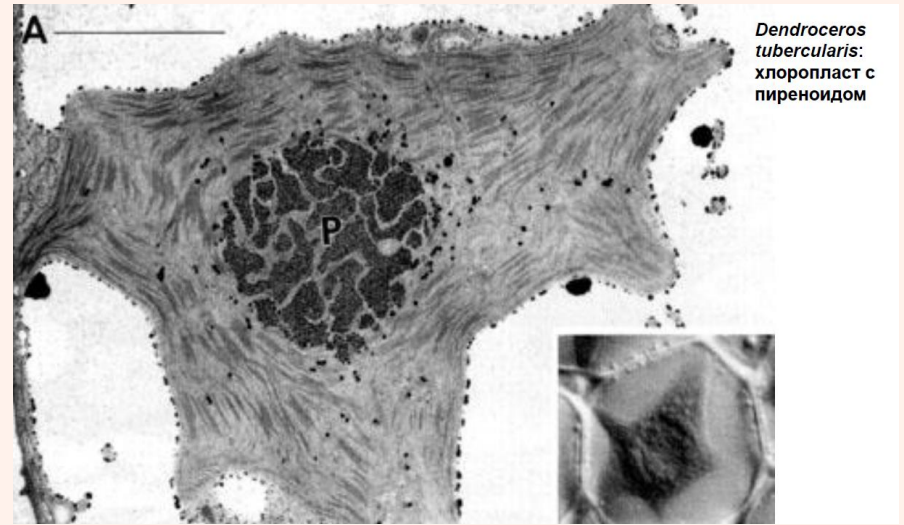
Отдел **Marchantiophyta**

- 6-8 тыс. видов, относящиеся к около 350 родам, входящих в состав около 70 семейств.
- Экзоспорическое (зачастую) прорастание спор.
- Слоевищное строение, реже листовостебельное.
- Зачастую одноклеточные ризоиды.
- Есть масляные тела (запас терпеноидов в составе углеводного матрикса).
- В спорангиях созревают споры и элатеры.
- Гаметангии образуются из одной поверхностной клетки таллома – экзогенно.
- Устьиц на коробочке нет



Отдел Anthocerophyta

- 150 видов, относящиеся к около 12 родам, входящих в состав 5 семейств.
- Экзоспорическое (зачастую) прорастание спор.
- Слоевищное строение.
- Одноклеточные ризоиды.
- Нет масляных тел.
- Есть пиреноид (необходим для запасания фермента Rubisco).
- В спорангиях созревают споры и элатеры, при этом последние - многоклеточные.
- На коробочке есть устьица.
- Антеридии и архегонии образуются эндогенно со спинной стороны.



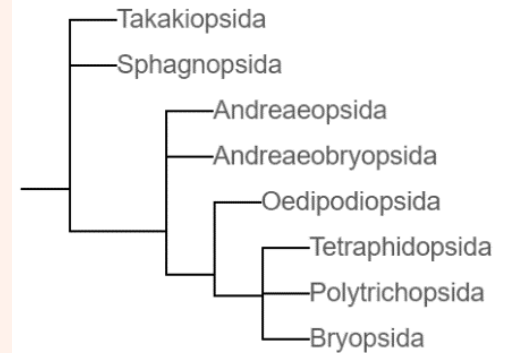
Anthoceros sp.

Отдел Bryophyta

- 8 классов, 100 семейств, 800 родов, 10-12 тысяч видов.
- Побеговая организация гаметофита (хотя развита протонема). Листорасположение обычно не 2-или 3-рядное, нет дифференциации листьев на брюшные и спинные.
- Листья из одноклеточного зачатка, часто (не всегда!) с жилкой.
- Нет масляных тел.
- При развитии спорофита обычно сначала удлиняется ножка, потом образуется коробочка.
- Нет стерильных клеток в коробочке.
- Коробочка с колонкой.
- Стенка коробочки обычно (не всегда) с устьицами.
- Большинство - двудомные



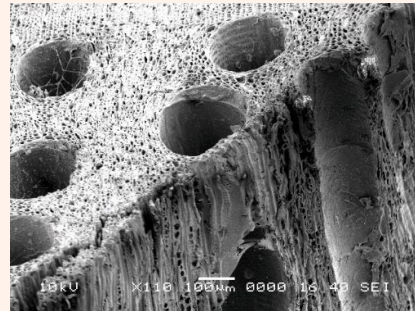
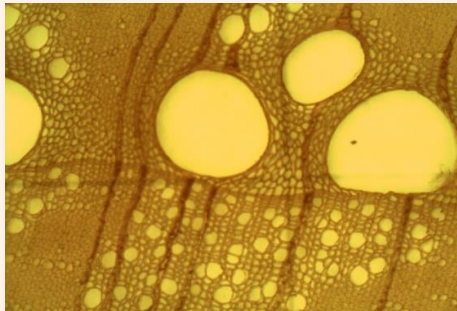
Sphagnum sp.



Goffinet B., Buck W. R., Shaw A. J. Morphology and Classification of the Bryophyta // Bryophyte Biology (англ.) / Goffinet B., Shaw A. J. (eds.). — 2nd ed. — Cambridge: Cambridge University Press, 2008. — P. 55—138. — 565 p

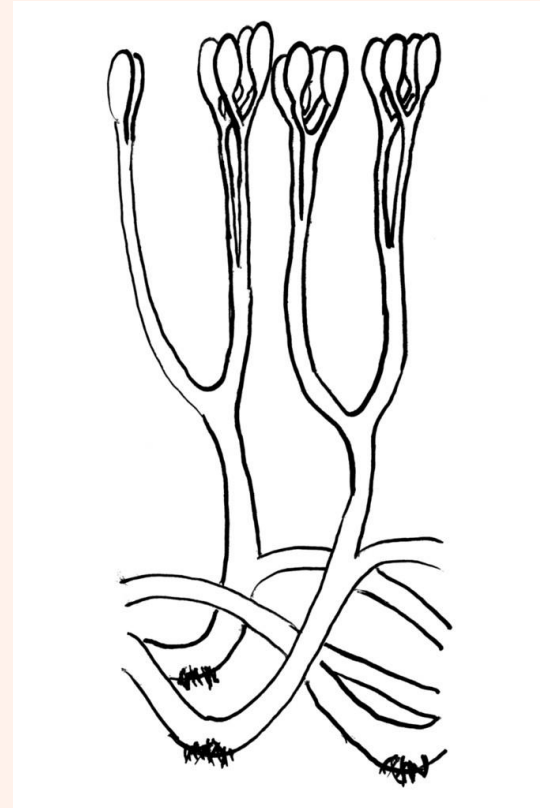
Сосудистые растения

1. Преобладает спорофит в жизненном цикле.
2. Обычно сложная гистологическая и морфологическая дифференциация спорофита, у современных форм обычно есть побеги и корни.
3. Прочная кутикула; способность к синтезу суберина и лигнина (склереиды, волокна, *трахеальные элементы*).
4. Гаметофиты на теломном или талломном уровне организации или редуцированы до нескольких клеток.
5. Архегонии погружены брюшком в ткань гаметофита (у продвинутых форм их нет).
6. Сперматозоиды исходно многожгутиковые (редко вторично 2-жгутиковые), у продвинутых форм – спермии.
7. За редкими исключениями, гомойогидрические растения. То есть они способны поддерживать относительное постоянство воды в тканях и мало зависящие от влажности окружающей среды.



Каково разнообразие вышедших на сушу растений?

Полиспорангиофиты, Polysporangiophyta, - это растения, у которых спороносное поколение (спорофит) имеет ветвящиеся стебли (оси), несущие спорангии. Название буквально означает "растение с множеством спорангиев". К кладу относятся все наземные растения (эмбриофиты), за исключением бриофитов (печеночников, мхов и роговиков), спорофиты которых обычно не ветвятся, хотя встречаются и исключительные случаи. Известны вымершие полиспорангиофиты, которые не имеют сосудистой ткани и поэтому не являются трахеофитами.



О происхождении

Джон Уильям Доусон (1859) - впервые описал древнейшие ископаемые растения, в том числе *Psilophyton princeps* из отложений Gaspe Bay, Quebec, Canada

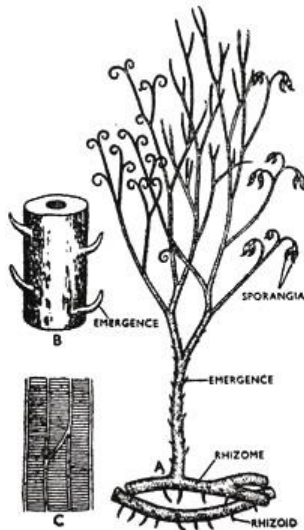
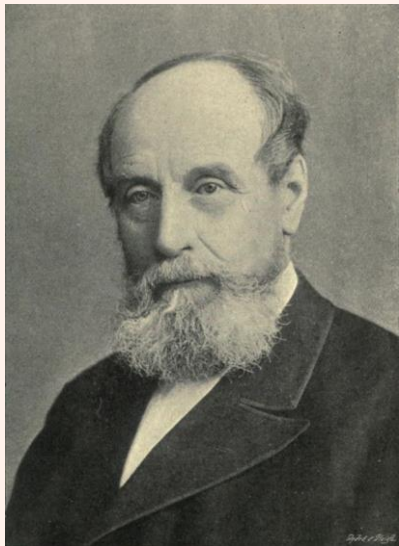


Fig. 521. *Psilophyton princeps* as reconstructed by Dawson (1871). A. Sporophyte plant. B. Stem base showing emergences. C. L.S. of annular tracheides in xylem.

НО: Сосудистые растения известны из силура и массово встречаются в девоне. Лишь очень немногочисленные печеночники известны из девона, а мхи вообще достоверно не обнаружены древнее карбона (?).

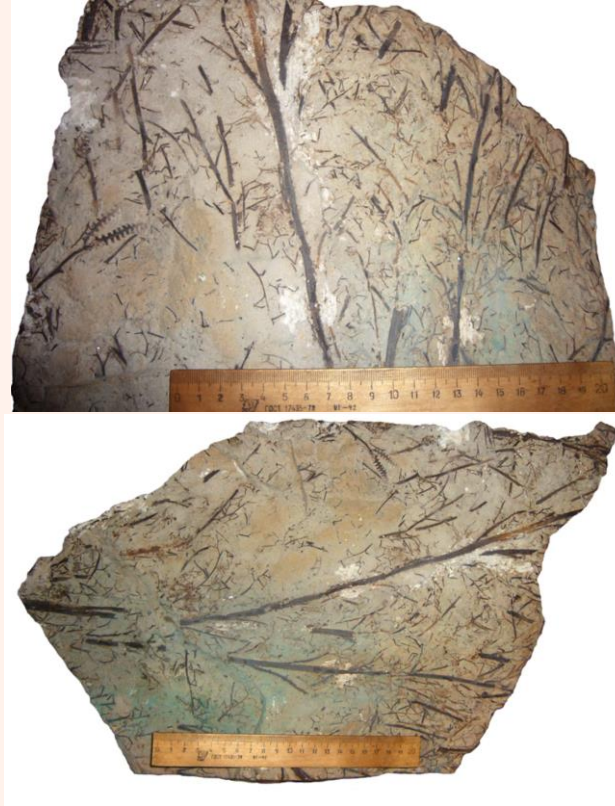


Oldest known mosses discovered in Mississippian (late Visean) strata of Germany
Article (PDF Available) in [Geology](#) 40(8):755-758 · August 2012 with 527 Reads
DOI: 10.1130/G33122.1

Как назывался и выглядел первый открытый псилофит?

Палеоботаники различают микро- и мегафоссилии. Микрофоссилии - это прежде всего споры, одиночные или групповые. Мегафоссилии - это сохранившиеся части растений, достаточно крупные для того, чтобы показать их структуру, например, поперечные сечения стеблей или схемы ветвления.

Доусон, канадский геолог и палеоботаник, первым обнаружил и описал мегафоссилии полиспорангиофита. В 1859 г. он опубликовал реконструкцию девонского растения, собранного в виде окаменелости в районе Гаспе (Канада), которое он назвал *Psilophyton princeps*.

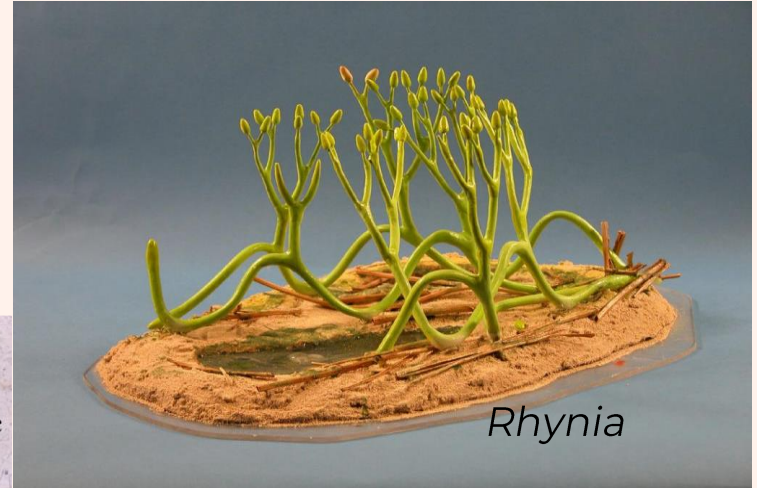
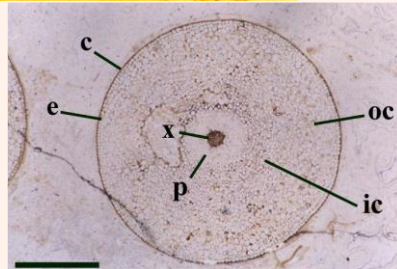


Psilophyton princeps

Как происходил выход растений на сушу?

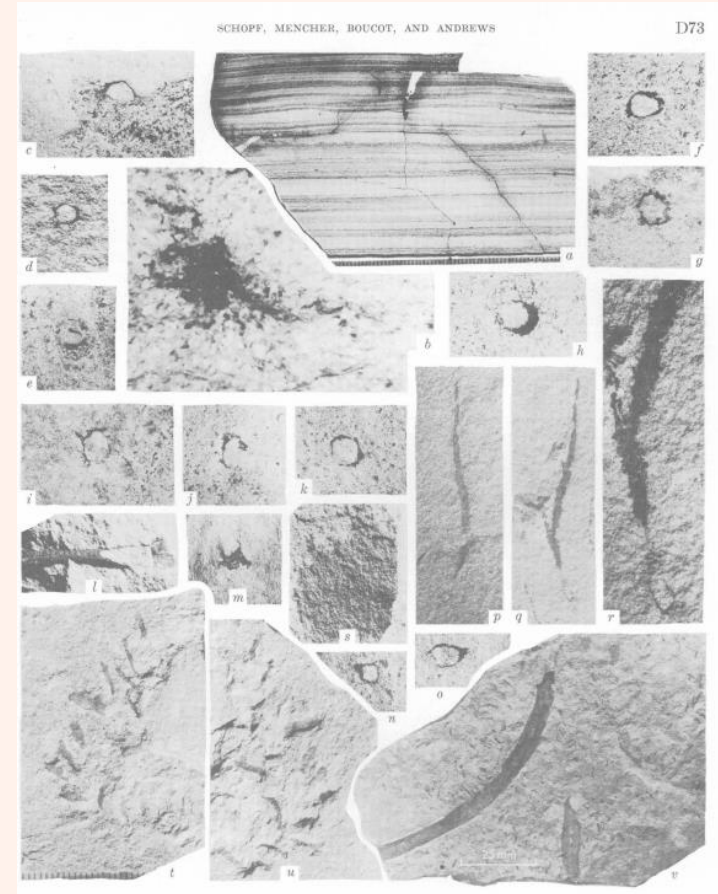
Dr Robert Kidston вместе с Henry Lang первыми научно описали ископаемые в 1917.

Все с тех пор найденные ископаемые – спорофиты.



Как называется самое древнее найденное наземное споровое растение?

По состоянию на 2019 год ***Eohostimella***, датируемая эпохой Лландовери (444-433 млн. лет назад), является одним из самых ранних ископаемых, идентифицированных как полиспорангиофит.



Как классифицировать всех найденных ископаемых?

Alternative names for Banks' three groups of early polysporangiophytes

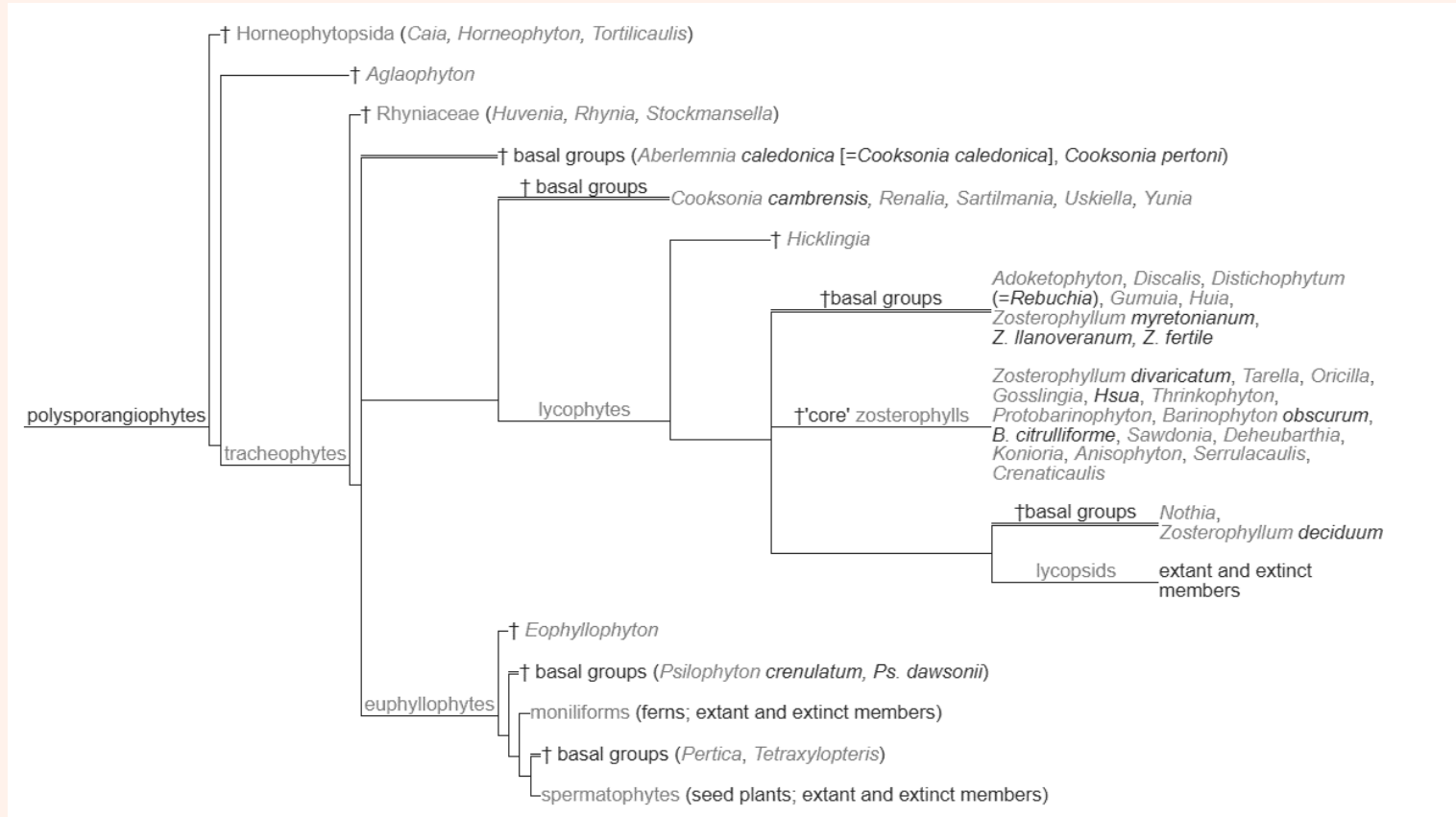
Division	Subdivision	Class	Order	Informal
Rhyniophyta	Rhyniophytina	Rhyniopsida (Rhyniophytopsida) ^[17]	Rhyniales	rhyniophyte
Zosterophyllophyta	Zosterophyllophytina	Zosterophyllopsida	Zosterophyllales	zosterophyll (zosterophyllophyte)
Trimerophyta (Trimerophytophyta) ^[18]	Trimerophytina (Trimerophytophytina)	Trimeropsida (Trimerophytopsida)	Trimerophytales	trimerophyte

Как классифицировать всех найденных ископаемых?

Alternative names for Banks' three groups of early polysporangiophytes

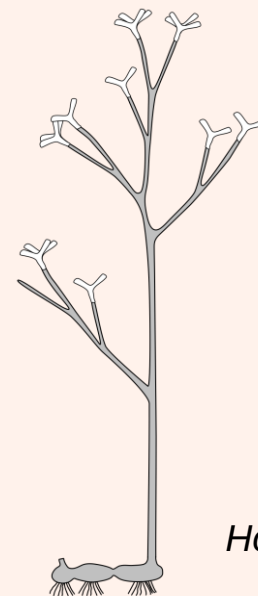
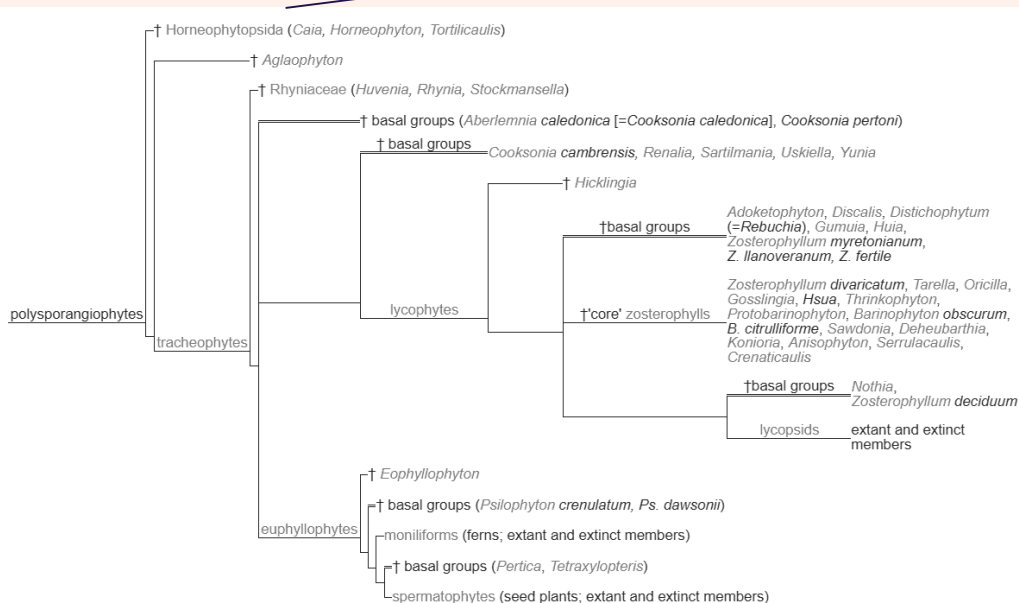
Division	Subdivision	Class	Order	Informal
Rhyniophyta	Rhyniophytina	Rhyniopsida (Rhyniophytopsida) ^[17]	Rhyniales	rhyniophyte
Zosterophyllophyta	Zosterophyllophytina	Zosterophyllopsida	Zosterophyllales	zosterophyll (zosterophyllophyte)
Trimerophyta (Trimerophytophyta) ^[18]	Trimerophytina (Trimerophytophytina)	Trimeropsida (Trimerophytopsida)	Trimerophytales	trimerophyte

Как бы выглядело дерево высших растений, будь все вымершие растения живы?



Кто они такие?

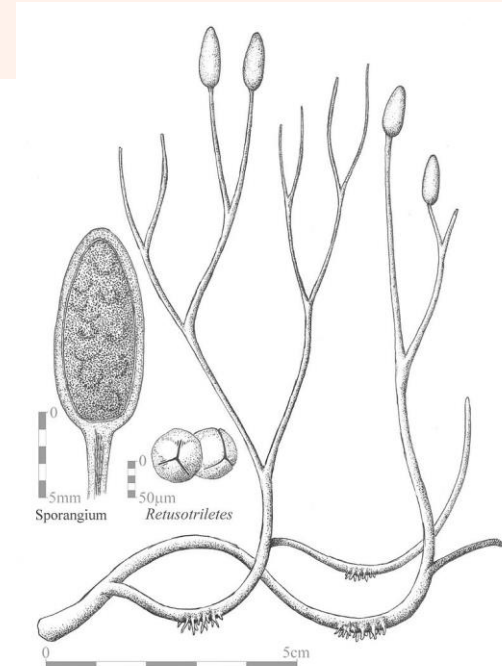
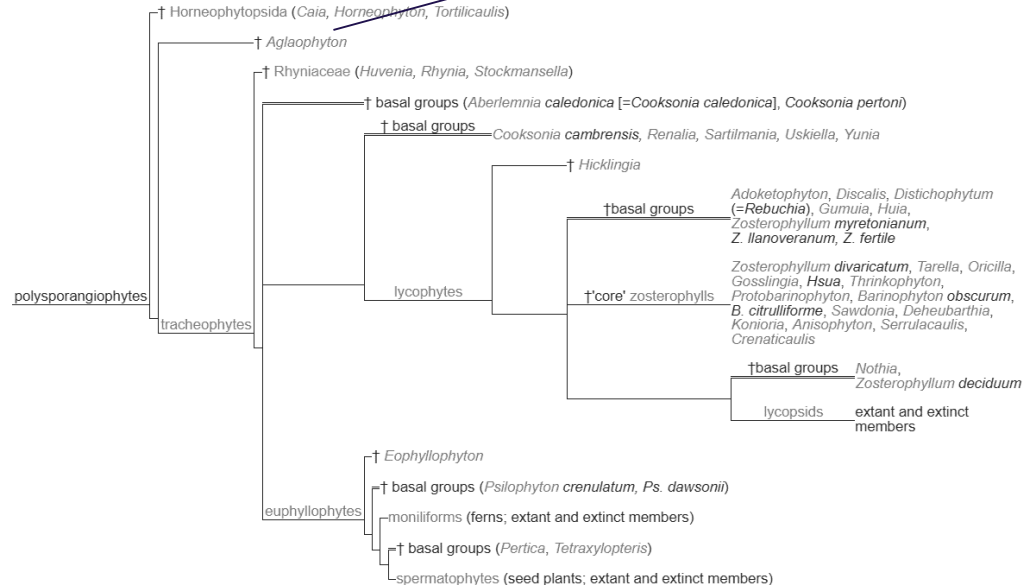
Хорнеофитопсиды, неофициально называемые хорнеофитами, - класс вымерших растений с ветвистыми стеблями без листьев, корней и сосудистой ткани, обнаруженных с позднего силура до раннего девона (около 430-390 млн. лет назад). Это простейшие полиспорангиофиты, т.е. растения со спорофитами, имеющими множество спорообразующих органов (спорангиев) на ветвистых стеблях.



Horneophyton lignieri

Кто они такие?

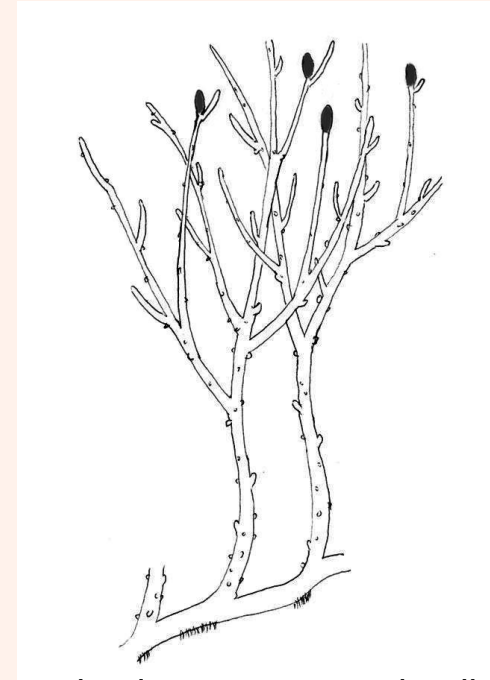
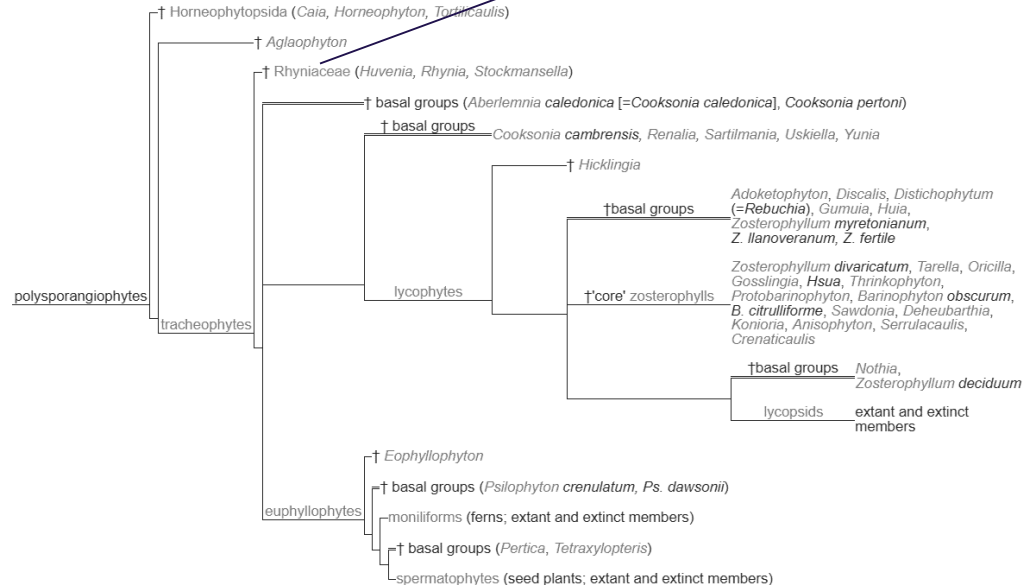
Aglaophyton major (правильнее *Aglaophyton majus*) – спорофитное растение, не сосудистое, датируемое нижним девоном (пражский ярус, около 410 млн. лет назад). По анатомическим признакам оно занимало промежуточное положение между бриофитами и сосудистыми растениями или трахеофитами.



Aglaophyton majus

Кто они такие?

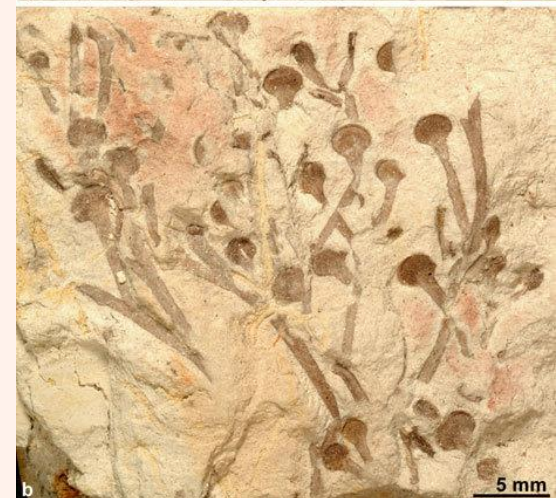
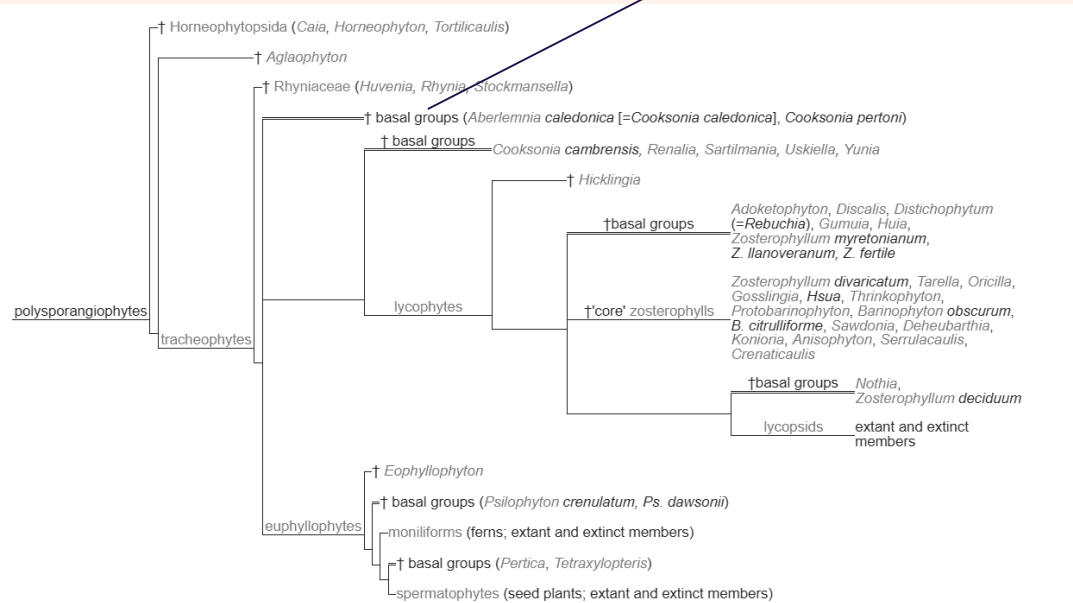
Риниофиты - группа вымерших ранних сосудистых растений, которые считаются сходными с родом *Rhynia*, обнаруженным в раннем девоне (около 419-393 млн. лет назад).



Rhynia gwynne-vauchanii

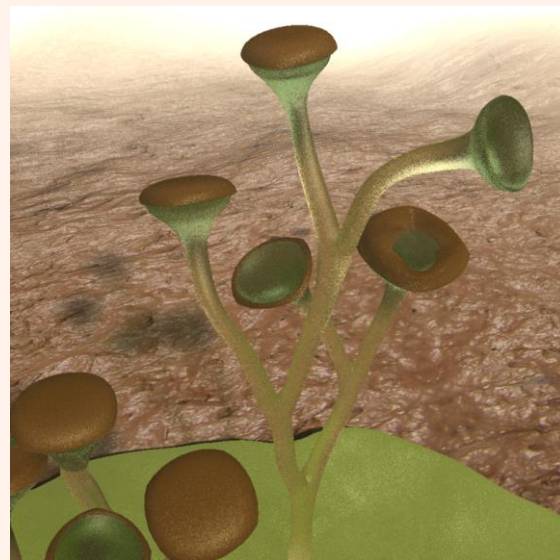
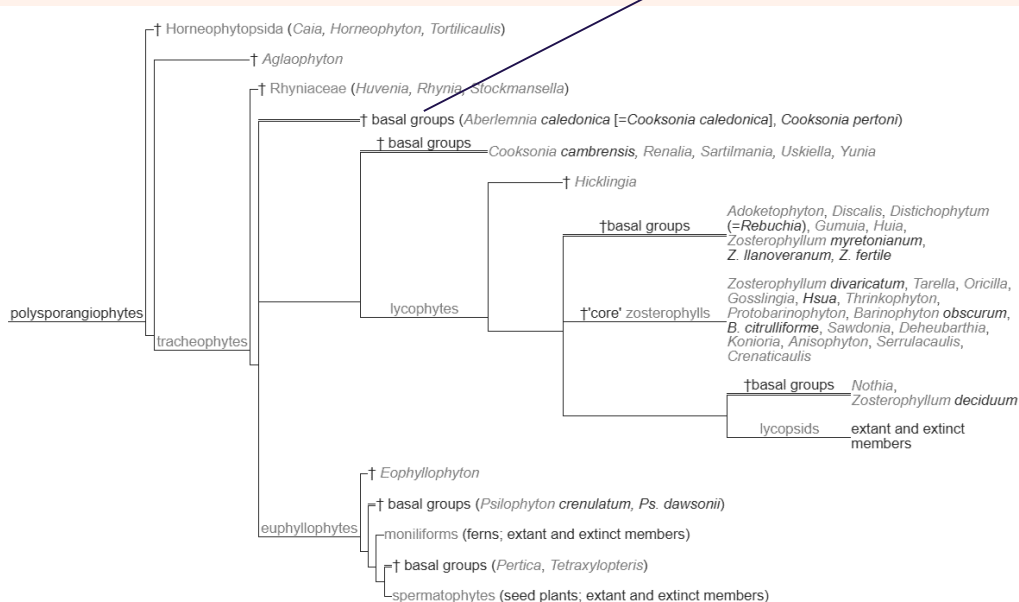
Кто они такие?

Aberlemnia - род вымерших сосудистых растений раннего девона (около 420-390 млн. лет назад), состоявший из безлистных стеблей с терминальными спорообразующими органами (спорангиями). Ископаемые, найденные в Шотландии, первоначально были описаны как *Cooksonia caledonica*, но позднее благодаря ископаемым из Бразилии, удалось выяснить, что это другой род, который был назван *Aberlemnia*.



Кто они такие?

Сама же *Cooksonia caledonica* – растение, имеющее стебель с сосудистой тканью, и, таким образом, является переходной формой между примитивными бессосудистыми бриофитами и сосудистыми растениями. Самые ранние куксонии датируются серединой силура (эпоха Венлок); эта группа оставалась важным компонентом флоры до конца раннего девона, т.е. в общей сложности 433-393 млн. лет назад.



Cooksonia pertoni

Отдел **Lycopodiophyta**

Исходные признаки:

- Боковые спорангии с поперечным вскрыванием
- Теломы с экзархной ксилемой

- Многолетние травянистые растения.
- В жизненном цикле преобладает спорофит.
- Дихотомическое ветвление.
- Листья мелкие, энации = микрофилия.
- Гаметофит представлен заростком, сперматозоиды двух- или многожгутиковые.
- Как равно-, так и разноспоровые растения.
- Первичная гоморизная корневая система.



Lycopodium clavatum

Отдел **Lycopodiophyta**

Зостерофилловые,
Zosterophyllopsida

†

Плауновые, Lycopodiopsida
(200-250 современных видов)

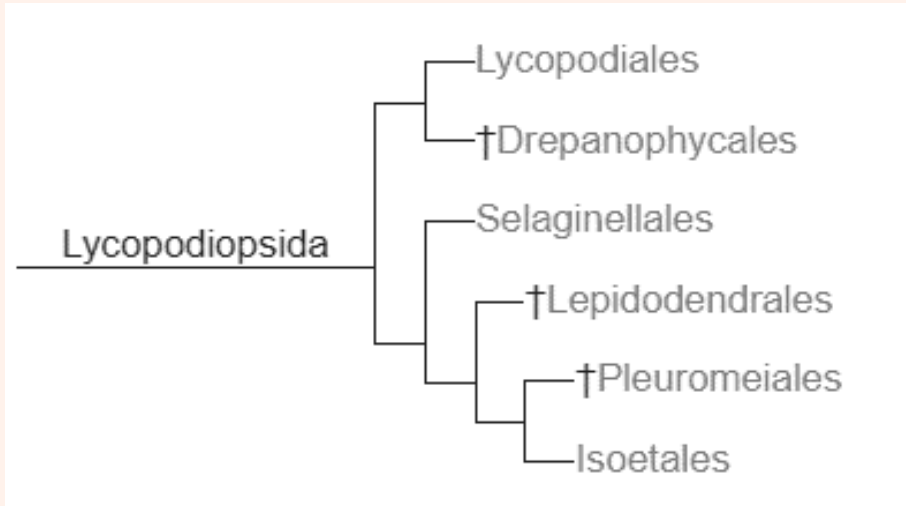
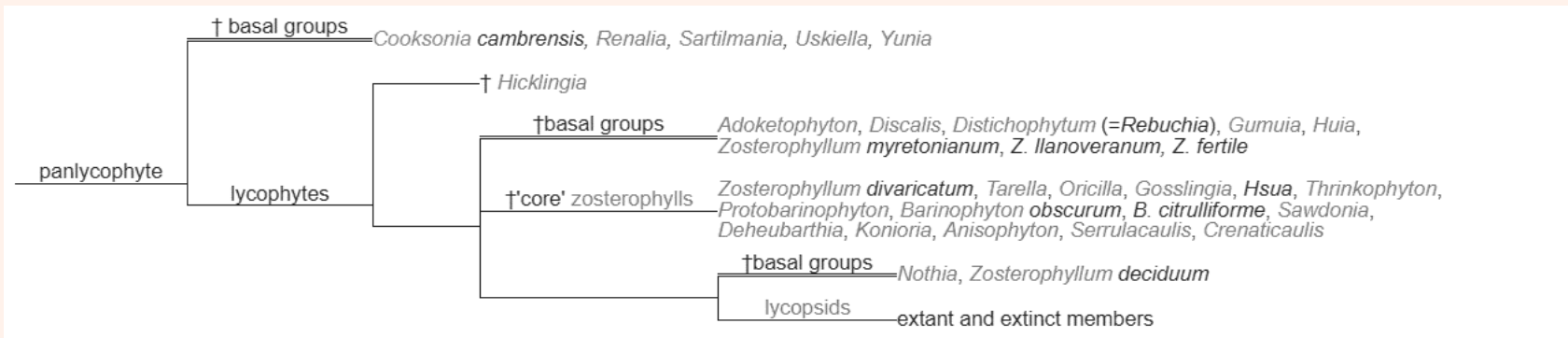
Полушниковые, Isoetopsida
(около 70 современных видов)

Селагенелловые, Selaginellopsida
(около 700 современных видов)

Протолепидодендровые,
Protolepidodendropsida

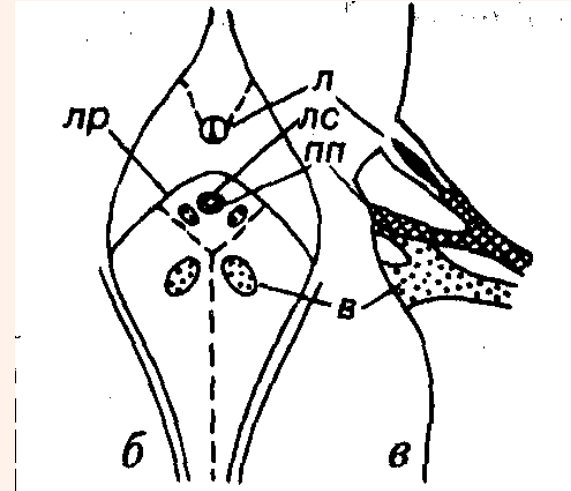
†

Отдел **Lycopodiophyta**



Класс *Lycopodiopsida*

- С единственным современным порядком – Lycopodiales.
- Равноспоровые, заростки обоеполые.
- Множественные инициалы апикальной меристемы.
- Стебель длинный, ползучий.
- Спорофиллы собраны в колоски на верхушке побега.
- Стебель представлен плектостелой (у взрослых плаунов).
- Проводящие элементы примитивные – трахеиды со спиральным, кольчатым утолщением стенок очень редко бывают окаймленные поры.
- Листья **без лигулы** (ligula — язычок), представляет собой особое образование при основании листа или в его пазухе) и снабжаются одиночными проводящими пучками. Из этого класса лигулы имелись только у порядка Protolepidodendrales, но они вымерли.



Класс **Isoetopsida**

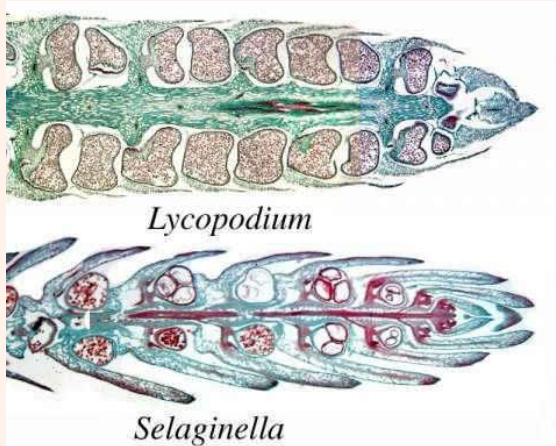
- Травянистые формы.
- Разноспоровые, микро- и мегаспоры образуются на одном растении.
- Имеется лигула.
- У многих спорофиллы не собраны в стробилы.

Isoetes lacustris



Класс **Selaginellopsida**

- Разноспоровые: формируются мега- и микроспорангии. В мегаспорангии образуется только 4 мегаспоры. В микроспорангии содержатся многочисленные микроспоры.
- Единственная инициаль в апексе.
- Эпидерма стебля без устьиц.
- Характерно наличие воздухоносной полости в стебле.
- Экзогенное заложение ризофоров у плагиотропных видов.
- 1 женский гаметофит – 1 зародыш.
- Листья с лигулой.

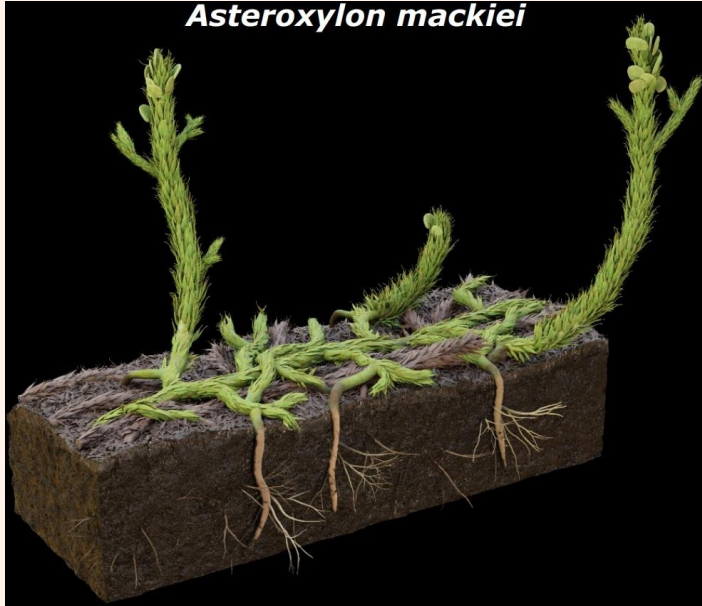


ризофоры

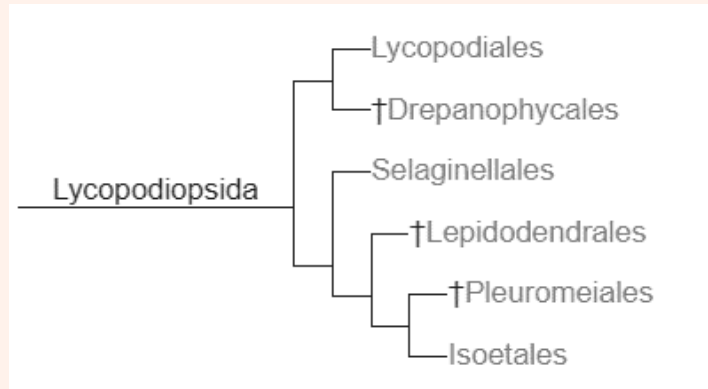
*Selaginella
martensii*

Вымершие **Lycopodiophyta**

Asteroxylon mackiei



Drepanophycales - порядок вымерших ликофитовых растений позднесилурийского - позднедевонского возраста (около 430-360 млн. лет назад), встречающихся в Северной Америке, Китае, России, Европе и Австралии. Иногда известен как *Asteroxylales* или *Baragwanathiales*.

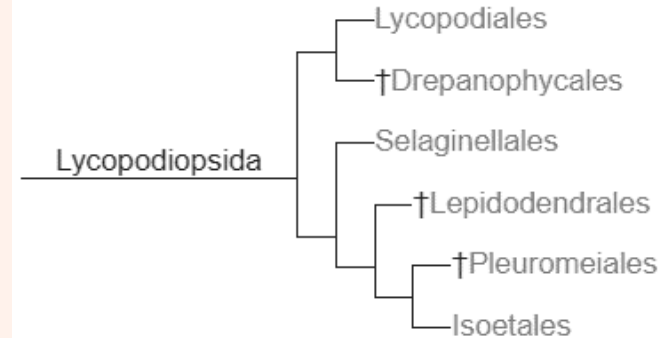


Вымершие **Lycopodiophyta**

Lepidodendrales (от греч. "чешуйчатое дерево"), или древовидные ликофиты, - это вымершая группа примитивных, сосудистых, гетероспоровых, древовидных растений, относящихся к классу Lycopodiopsida.



Reconstruction of *Lepidodendron* sp. (Stewart 1983)

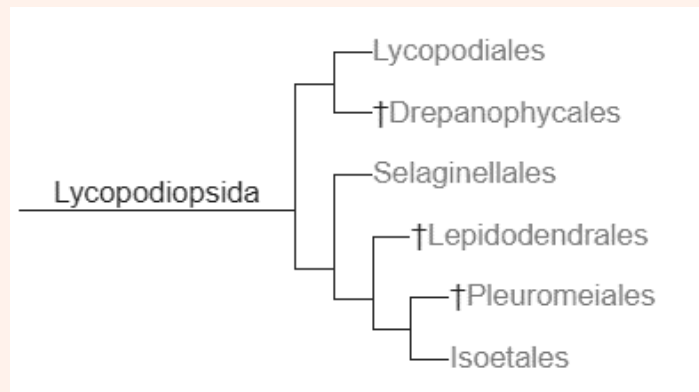


Вымершие **Lycopodiophyta**

Pleuromeia - вымерший род ликофитов, родственный современным полушниковым (*Isoetes*). *Pleuromeia* доминировала в растительности в раннем триасе на всей территории Евразии и в других регионах после пермо-триасового вымирания. Осадочные породы, в которых он встречается в моноспецифических скоплениях на незрелых палеосолях, свидетельствует о том, что это было оппортунистическое растение-пионер, произраставшее на минеральных почвах при незначительной конкуренции. Оно распространилось в высоких широтах с тепличными климатическими условиями.



Pleuromeia sternbergii



Отдел **Polypodiophyta**

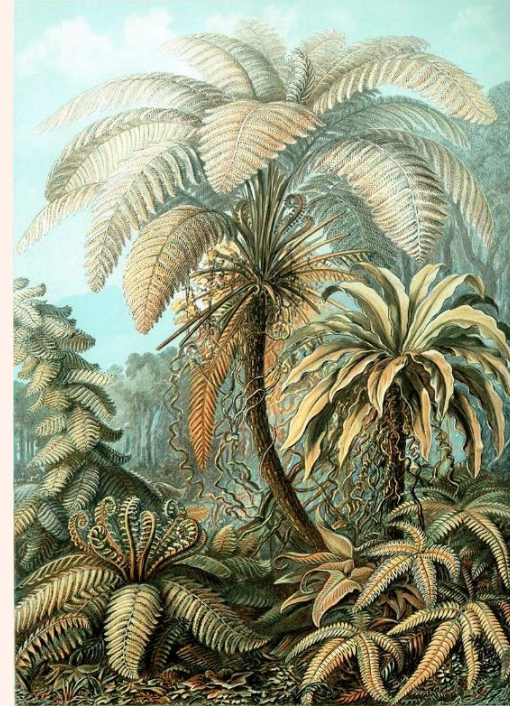
- Включает в себя 48 семейств, 587 родов и 10 620 видов.
- Макрофильные растения - крупные листья.
- Листовидные органы папоротника называются вайями, обладают верхушечным ростом.
- Встречаются как травянистые, так и древесные формы.
- Бывают равно- и разнospоровые представители отдела.

Класс Psilotopsida

Класс Equisetopsida

Класс Marattiopsida

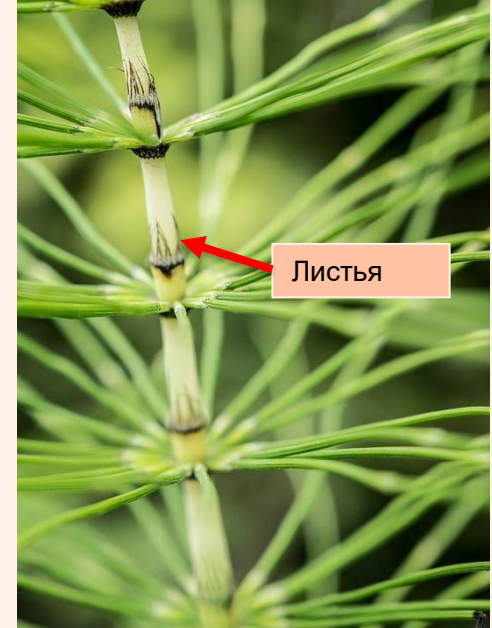
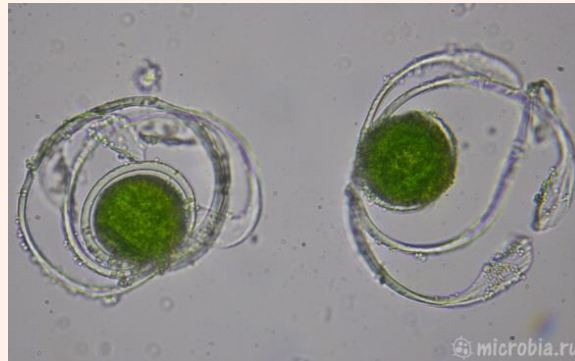
Класс Polypodiopsida



Эрнст Генрих Геккель -
Kunstformen der Natur (1904)

Класс **Equisetopsida**

- Единственный порядок *Equisetales*, единственное семейство *Equisetaceae*, единственный род *Equisétum*, около 32 видов.
- Мутовчатое расположение ветвей и листьев.
- Листья мелкие (мельчали по ходу эволюции), но синтеломные – не энационные.
- Метамерное строение побега.
- Артростела зачастую с воздухоносными полостями.
- Споры с элатерами (гаптерами).



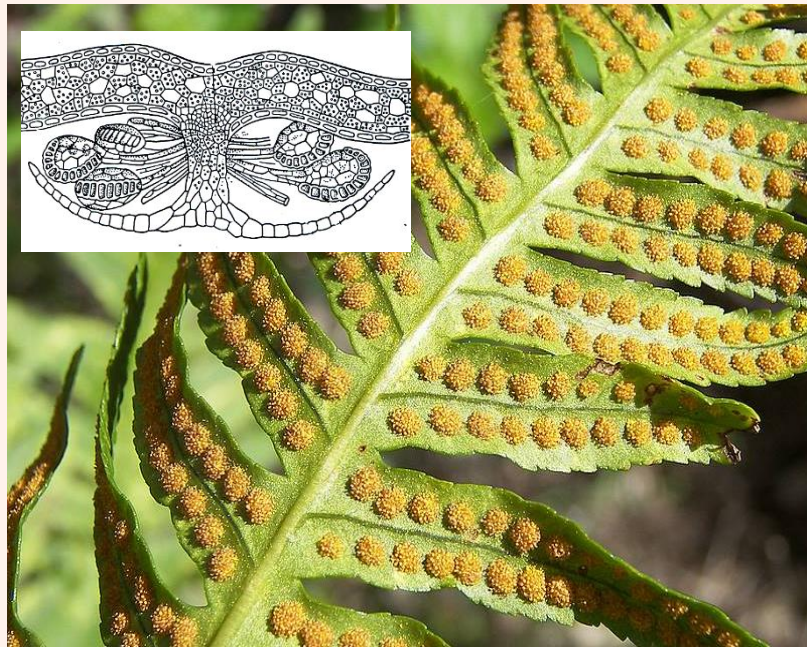
Класс **Polypodiopsida**



Salvinia natans



Dryopteris filix-mas



Pteridium aquilinum

Класс **Marattiopsida**



Angiopteris evecta

Класс **Psilotopsida**

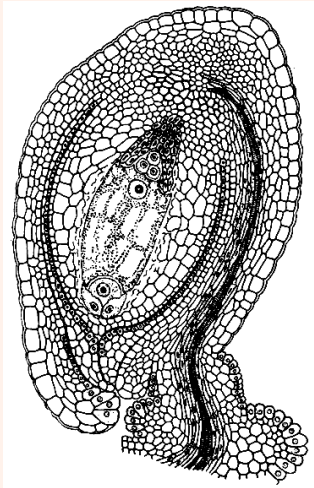
- Функцию фотосинтеза выполняют в основном стебли.
- Листья либо редуцированы, либо находятся в энационном состоянии. (архаичный признак?)
- Не имеют корней: питаются либо эпифитно, либо в симбиозе с грибом.
- Единственная инициаль.



Psilotum nudum

Семенные растения

- У всех представителей есть семя.
- Разноспоровые растения – есть мега- и микроспоры.
- Редукция гаметофита и оболочки спор из спорополленина.
- Образование семязачатка.
- Имеют пазушные почки – геммаксиллярные растения.
- В апексе побега и корня зачастую несколько инициалей.
- Усовершенствование проводящей системы.



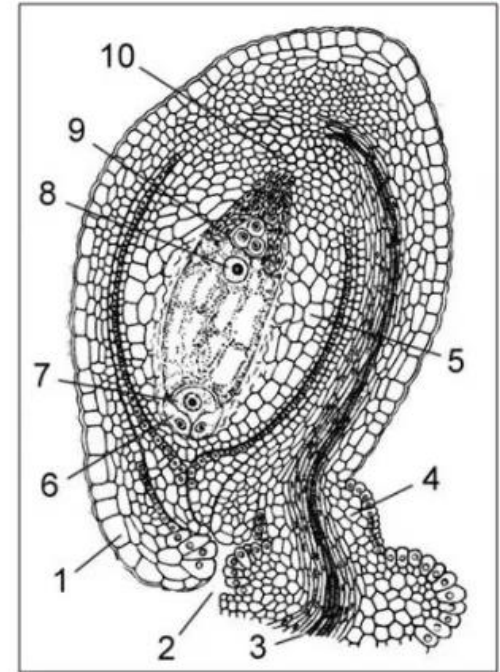
Побег *Pinus sp.*



Семена
Ginkgo biloba

Покрытосеменные

- 1) Семяпочки расположены в замкнутой завязи.
- 2) Есть рыльце для улавливания и прорастания пыльцы. На рыльце происходит её распознавание: оплодотворение может быть произведено только пыльцой своего вида. Самонесовместимость – пыльца должна быть не с собственных тычинок.
- 3) Гаметофиты редуцированы, нет архегониев и антеридиев в явном виде.
- 4) Двойное оплодотворение, эндосперм обычно триплоидный.
- 5) Разнообразные жизненные формы, втч травы; быстрый рост.
- 6) Проводящая система: сосуды и ситовидные трубки с клетками-спутницами.
- 7) При сетчатом жилковании есть жилки разных порядков.
- 8) Образуется особая структура – плод.



1 — интегументы; 2 — микропиле; 3 — плацента с проводящим пучком; 4 — семяножка; 5 — нуцеллус; 6 — синергиды; 7 — яйцеклетки; 8 — центральная клетка; 9 — антиподы; 10 — халаза.

**Спасибо за
внимание!**

