

Министерство образования и науки Российской Федерации  
Федеральное агентство по образованию

Орский гуманитарно-технологический институт (филиал)  
Государственного образовательного учреждения  
высшего профессионального образования  
«Оренбургский государственный университет»

# РАЗМНОЖЕНИЕ РАСТЕНИЙ

*Методические рекомендации*



Орск 2009

УДК 581.16  
ББК 41.45  
Р17

**Р17** **Размножение растений** : методические рекомендации  
/ сост. И. В. Лупова. – Орск : Издательство ОГТИ, 2009. – 31 с.

**Составитель**

*Лупова И. В., кандидат биологических наук, доцент кафедры  
биологии, безопасности жизнедеятельности,  
теории и методики обучения биологии ОГТИ*

© Лупова И. В., 2009  
© Издательство ОГТИ, 2009

## СОДЕРЖАНИЕ

Пояснительная записка.....	4
1. Размножение водорослей .....	6
2. Размножение высших споровых растений .....	15
3. Переход к семенному размножению: размножение голосеменных и покрытосеменных растений.....	20
Вопросы и задания для самоконтроля.....	28
Библиографический список .....	30

## ПОЯСНИТЕЛЬНАЯ ЗАПИСКА

**Размножение – это способность живых организмов к самовоспроизведению, обеспечивающая непрерывность и преемственность жизни, продолжение видов.** Суть этого процесса заключается в передаче генетической информации от родителей к потомству, но процесс размножения живых организмов исключительно сложен и связан также с анатомическими и физиологическими свойствами живых организмов, с гормональным контролем и поведением. Наконец, размножение организмов сопровождается процессами их роста и развития. В целом различают два способа размножения живых организмов – бесполое и половое. Бесполое размножение представляет собой процесс, в котором участвует только одна особь того или иного вида, то есть здесь процесс размножения представляет собой **апомиксис** (от греч. *apo* – без, *mixis* – смешение). В результате такого процесса возникает потомство, идентичное по наследственным признакам, если только под влиянием внешних условий не происходит мутация [8, с. 199]. По отношению к растениям традиционно принято различать вегетативное и собственно бесполое размножение. Вегетативное размножение – это увеличение числа особей данного вида посредством отделения жизнеспособных частей вегетативного тела растения (частями таллома или вегетативных органов). Потомство, возникающее при этом типе размножения, является **клоном**. Помимо естественных способов вегетативного размножения растений, в практике сельского хозяйства существует значительное число способов искусственного вегетативного размножения растений [15]. Бесполое размножение растений осуществляется спорами, которые представляют собой специализированные гаплоидные клетки, покрытые плотной оболочкой, устойчивые к воздействию внешних неблагоприятных факторов среды, и служащие как для размножения, так и для расселения растений, а также (кроме семенных растений) для перенесения неблагоприятных условий жизни.

В половом размножении участвуют два родителя, каждый из которых продуцирует свои половые клетки (гаметы), которые, сливаясь, образуют зиготу (оплодотворенное яйцо). Следовательно, при половом размножении имеют место смешения, рекомбинации наследственных факторов, то есть процесс,

обозначаемый, как **амфимиксис** (от греч. *amphi* – с обеих сторон, *mixis* – смешение). В сравнении с бесполом размножением, половое размножение явилось значительным эволюционным приобретением организмов, так как не только отвечает за сохранение наследственной информации и продолжение видов, но и способствует пересортировке генов, обновлению наследственного материала, появлению разнообразия организмов и повышению их конкурентоспособности в непрерывно меняющихся условиях окружающей среды [8, с. 200].

Однако изучение процесса размножения растений, помимо научного интереса, помимо необходимости знания данной темы для понимания основных направлений в эволюции растительного царства, имеет еще и чисто практический и в то же время исторический смысл. Размножение растений – одно из основных исторических занятий человечества. Освоение этого процесса находится у истоков человеческой цивилизации, по мере развития которой человек постоянно пополнял фонд культурных растений, культивируя не только пищевые, но и технические, лекарственные, декоративные растения, отбирая и улучшая особенно полезные для него виды [14].

Методические рекомендации по теме «Размножение растений» предназначены для студентов, обучающихся по специальности «Биология», и могут быть использованы ими в процессе изучения дисциплины «Ботаника с основами фитоценологии». Особенность изучения темы «Размножение растений» в курсе ботаники заключается в том, что к данной теме студенты обращаются неоднократно, на всем протяжении изучения дисциплины, поскольку она является одним из центральных звеньев в понимании исторического процесса развития растений. Представленные в данном пособии методические рекомендации направлены на то, чтобы помочь студентам воссоздать картину исторического, эволюционного развития процесса размножения растений и способствовать лучшему пониманию и усвоению данной темы при изучении всех разделов дисциплины. Представленные теоретические сведения, вопросы и задания для самоконтроля также помогут студентам в осмыслении, систематизации и усвоении теоретического материала, подготовке к практическим и лабораторным работам в процессе изучения дисциплины.

## 1. РАЗМНОЖЕНИЕ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Процесс воспроизведения себе подобных у водорослей происходит посредством трех форм: вегетативного, полового и бесполого размножения.

**Вегетативное размножение.** У одноклеточных водорослей такой тип размножения представлен простым делением особей надвое. У многоклеточных водорослей оно происходит несколькими способами. Во-первых, путем **фрагментации**, в том числе при механическом разрушении слоевища на части или вследствие процессов, сопровождающихся распадением нити на одноклеточные или многоклеточные части, например, при отмирании отдельных клеток.

Некоторые багрянки, зеленые, харовые и бурые водоросли имеют стелющиеся побеги, на которых вырастают новые слоевища.

Следует отметить, что размножение частями слоевищ не всегда приводит к возобновлению нормальных растений. Бентосные морские водоросли, растущие на твердых грунтах, нередко разрушаются под действием волн. Оторванные части или даже целые слоевища не способны уже закрепиться на твердых грунтах. Помимо того, что закреплению мешает течение, органы прикрепления у них больше не образуются. Течение относит их в более спокойные места, с илистым или песчаным дном, где они продолжают расти, лежа на грунте. Со временем старые части отмирают, и ветви, отходящие от них, превращаются в новые слоевища. При этом вследствие изменения экологических условий такие водоросли видоизменяются: в более спокойных местах их ветви становятся тоньше, уже и слабее ветвятся. В подобных случаях говорят о свободноживущих (неприкрепленных) формах соответствующих видов. Кроме того, неприкрепленные формы донных водорослей не образуют органов полового и бесполого размножения. Органы размножения на них можно наблюдать очень редко, и только в тех случаях, когда они были заложены на старых слоевищах до того, как те были оторваны. В этих случаях процесс их развития проходит и завершается нормально, но впоследствии органы размножения уже не образуются.

Во-вторых, иногда для вегетативного размножения служат специальные образования. Так, на слоевищах сфацеларии (из бурых водорослей) вырастают

почки, которые опадают и прорастают в новые талломы. Харовые водоросли образуют одноклеточные или многоклеточные клубеньки, перезимовывающие и с наступлением нового вегетационного периода дающие новые растения. У ряда нитчатых водорослей (например, у улотрикса из зеленых водорослей) отдельные клетки округляются, накапливают большое количество питательных веществ и пигментов, одновременно происходит утолщение их оболочки. Такие клетки называют **акинетами**. Они могут переживать неблагоприятные условия, когда обычные вегетативные клетки погибают.

**Бесполое размножение.** Оно, во-первых, сопровождается делением протопласта клетки на части и, во-вторых, выходом продуктов деления из оболочки материнской клетки. Иногда в клетках образуется по одной споре, но, в отличие от акинет, одиночные споры покидают оболочку клетки.

Бесполое размножение водорослей осуществляется посредством спор или зооспор (в этом случае споры подвижны и имеют жгутики). Они образуются или в клетках, не отличающихся по форме от других клеток, или в особых клетках, называемых **спорангиями**, которые нередко отличаются формой и размерами от вегетативных клеток. Главное же отличие спорангиев от других клеток заключается в том, что они возникают как выросты обычных клеток и выполняют только функцию образования спор. Отличительной особенностью спор и зооспор является упрощенная по сравнению с обычными клетками форма и мелкие размеры. Они бывают шаровидными, эллипсоидными или яйцевидными, покрытыми оболочкой или без нее.

Образованию спор и зооспор у водорослей как в спорангиях, так и в вегетативных клетках предшествует деление ядра. При этом в зависимости от особенностей цикла развития может происходить редукция числа хромосом (мейоз). Дочерние ядра равномерно распределяются в цитоплазме. Одновременно делятся хлоропласты и другие органеллы, после их группировки вокруг отдельных ядер происходит деление цитоплазмы и окончательное формирование спор или зооспор.

У большинства водорослей бесполое размножение осуществляется посредством зооспор. В одной клетке или спорангии их может быть от одной, как, например, у эдогониума (из зеленых водорослей), до нескольких сотен (кладофора из зеленых). Зооспоры могут иметь различное строение, что в определённой мере отражает различия в строении одноклеточных водорослей, бывших предками соответствующих групп. Зооспоры бывают с одним, двумя, четырьмя или множеством жгутиков, причем в последнем случае они располагаются венчиком на конце.

Кроме того, у водорослей можно встретить несколько других типов спор. Многие хлорококковые и жёлто-зелёные водоросли имеют споры, одевающиеся оболочкой внутри материнской клетки. Их называют **апланоспорами**. Если у спор образуется особенно утолщенная оболочка, их называют **гипноспорами**, поскольку они способны длительный срок находиться в состоянии покоя. Гипноспоры образуются по одной в клетке, но, в отличие от акинет, оболочка материнской клетки не участвует в образовании их оболочки. Иногда апланоспоры ещё в материнской клетке приобретают подобную ей форму. В таких случаях они являются **автоспорами**. Иногда в названии спор отражается их число в спорангии: **тетраспоры** – образуются по четыре (багрянки и диктиотовые из бурых водорослей); **биспоры** – две споры в спорангии (некоторые кораллиновые из красных водорослей); **моноспоры** – одна спора в спорангии (некоторые багрянки).

Споры и зооспоры обычно выходят в воду через отверстие в стенке спорангия целой группой, окруженные слизистой оболочкой, которая затем вскоре расплывается. Ещё находясь в слизистой оболочке, зооспоры при выходе из спорангия начинают активно двигаться и после разрыва оболочки моментально расплываются в разные стороны. Аналогичным образом выходят и гаметы при половом размножении [4].

**Половое размножение.** Оно заключается в слиянии двух половых клеток (**гамет**), в результате чего образуется **зигота**, вырастающая в новую особь или дающая зооспоры. У водорослей половое размножение бывает нескольких ти-



пов. В самом простом случае оно представляет собой соединение содержимого двух вегетативных клеток. У одноклеточных жгутиковых водорослей (некоторые вольвоксовые) половой процесс сводится к слиянию двух особей и называется **гологамией**. При слиянии содержимого двух безжгутиковых вегетативных клеток половой процесс называется **конъюгацией**. Это единственная форма полового размножения в *классе конъюгат* из зеленых водорослей. Однако чаще половое размножение у водорослей, в том числе у одноклеточных жгутиковых, связано с дроблением содержимого клеток и образованием внутри них специализированных половых клеток – гамет. У всех водорослей, кроме конъюгат и багряннок, по крайней мере, мужские гаметы имеют жгутики, а у женских гамет или гамет противоположного пола, они имеются не всегда. Гаметы образуются так же, как споры и зооспоры. Особыеместилища гамет называются **гаметангиями**. Число гамет в клетке или гаметангии может колебаться от одной до нескольких сотен. У примитивных водорослей гаметы формируются в вегетативных клетках.

В зависимости от относительных размеров гамет, участвующих в слиянии, различают следующие типы полового процесса:

- **изогамия** – гаметы одинаковой формы и величины;
- **гетерогамия** или **анизогамия** – гаметы сходны между собой, но одна гамета (женская) крупнее другой (мужской);
- **оогамия** – характерна как для водорослей, так и для всех высших растений. Женская гамета – **яйцеклетка** – значительно крупнее мужской, имеет большой запас питательных веществ, неподвижна и лишена ундулиподиев (жгутиков); мужская гамета мельче, может быть подвижной, с ундулиподиями (**сперматозоид, антерозоид**) или без них (**спермий**). Гаметангии с яйцеклетками в этом случае именуются **оогониями** (у водорослей) или **архегониями** (у высших растений); гаметангии с мужскими гаметами называются **антеридиями**;
- **автогамия** – это особый тип полового процесса, характерный для части *диатомовых* водорослей, и заключается он в том, что ядро клетки мейотически или редукционно делится на 4 ядра, два из них разрушаются, а оставшиеся два

ядра сливаются, вновь образуя диплоидное ядро. Таким образом, в данном случае автогамия не сопровождается увеличением числа особей, а лишь их омоложением.

При гетерогамии и оогамии женские и мужские гаметы могут развиваться на *одной особи* или колонии – **обоеполые** или **однодомные** виды или на *разных особях* – **раздельнополые** или **двудомные** виды. Среди водорослей, для которых характерен изогамный тип полового процесса, различают **гомоталлические** виды (у них сливаются гаметы из одного слоевища или колонии) и **гетероталлические** виды, для которых копуляция возможна лишь между гаметами из разных особей.

В результате слияния гамет образуется шаровидная зигота. Жгутики при этом опадают, и появляется оболочка. Зиготы некоторых водорослей, сохраняющие на какое-то время жгутики, называются **планозиготами**. Они способны плавать от нескольких дней до трех недель. Ядра гамет сливаются в зиготе, и она становится диплоидной. Зиготы различных водорослей ведут себя по-разному. Одни зиготы прорастают без периода покоя, другие (**гипнозиготы**) вырабатывают толстую оболочку и впадают в период покоя, длящийся до нескольких месяцев. В одних случаях из зигот непосредственно вырастают новые слоевища. Другие зиготы первоначально растут. В этом случае первое деление зиготы является мейотическим, и в результате образуются зооспоры. В зависимости от размеров образуется от 4 до 32 зооспор.

Среди водорослей наблюдаются случаи партеногенетического (без оплодотворения) развития женских гамет. Они называются **азиготами** или **партеноспорами**.

В зависимости от времени года и внешних условий у одного и того же вида водорослей наблюдаются разные формы размножения (бесполое и половое), при этом происходит смена гаплоидной и диплоидной ядерных фаз. Исключения составляют виды, лишенные полового процесса. Изменения, которые претерпевают особи вида между одноименными стадиями или моментами жизни составляют его **цикл развития**.

Растения, на которых образуются споры, называются **спорофитами**, а растения, производящие гаметы, – **гаметофитами**. У некоторых водорослей споры и гаметы образуются на одних и тех же растениях, причем одновременно у таких видов могут существовать и особи, дающие только споры, то есть спорофиты (порфира). Растения, способные производить и зооспоры, и гаметы, могут называться в ботанических трудах гаметофитами, но более точным названием для них является **гаметоспорофиты**. Развитие у гаметоспорофитов того или иного типа органов размножения определяется температурой, причем у таких водорослей гаметы обычно появляются при более низкой температуре, чем споры. При промежуточной температуре развитие тех или иных органов размножения на гаметоспорофитах определяется другими факторами – интенсивностью света, длиной дня, сезонными изменениями химического состава воды или солености (для морских водорослей). Гаметоспорофиты встречаются у улотриковых, кладофоровых и ульвовых из зеленых водорослей, у эктокарповых, хордариевых, пунктариевых и сфацеляриевых из бурых водорослей, бангиевых и некоторых немалиевых из красных. Спорофиты и гаметофиты (гаметоспорофиты) бывают одинакового строения или разного строения, и, соответственно, существуют **изоморфное** и **гетероморфное** чередования поколений. Следует отметить, что в отношении большинства водорослей неточно говорить о чередовании поколений спорофитов и гаметофитов, так как они часто существуют одновременно. Иногда они могут расти в несколько различных экологических условиях.

Разница в строении спорофитов и гаметофитов (гаметоспорофитов) при гетероморфной смене поколений может быть очень значительной. Гаметофит или гаметоспорофит может быть многоклеточным, высотой в несколько сантиметров, а спорофит одноклеточным, микроскопическим, как, например, у акросифонии из зеленых водорослей, и наоборот, когда гаметофит микроскопический и даже одноклеточный, а спорофит достигает 12 м в длину, как у ламинарии японской из бурых. У подавляющего числа водорослей гаметофит и спорофит являются самостоятельными растениями, но у ряда водорослей спорофиты

растут на гаметофитах (филлофора Броди из багрянок) или гаметофиты развиваются внутри талломов спорофитов (циклоспоровые из бурых) [4].

Следует отметить также, что яйцеклетки и сперматозоиды могут образовываться на разных талломах. Такие формы называют **двудомными**, в отличие от **однодомных** водорослей, у которых на слоевище развиваются гаметы обоих типов [1, с. 39].

В результате копуляции гамет и ядер происходит удвоение набора хромосом в ядре. В противоположность этому процессу в какой-то момент цикла развития происходит **мейоз** – редукционное деление ядра, в результате которого дочерние ядра получают одинарный набор хромосом. Смена ядерных фаз у водорослей может занимать различное место в цикле развития.

Спорофиты многих водорослей диплоидные, и мейоз в их цикле развития совпадает с моментом образования спор, из которых затем развиваются гаплоидные гаметофиты или гаметоспорофиты. Такой мейоз называется **спорической редукцией**. С учетом смены ядерных фаз цикл развития таких водорослей можно представить следующей последовательностью:

**Спорофит (2n) → (мейоз) → споры (n) → гаметофит (n) → гаметы (n) → зигота (2n) → спорофит.**

Ряд водорослей имеют мейоз в зиготе, то есть **зиготическую редукцию**. Она характерна для конъюгат из зеленых водорослей. Цикл развития с зиготической редукцией можно рассмотреть на примере спирогиры. Нитчатый таллом спирогиры растет за счет деления клеток. При половом размножении две нити располагаются параллельно друг другу. Супротивные клетки образуют выросты, направленные друг к другу и в итоге срастающиеся. В месте соприкосновения их оболочки растворяются, образуется сквозной канал, через который содержимое одной клетки перемещается в другую и сливается с ее протопластом. Образовавшаяся в результате слияния протопластов конъюгирующих клеток зигота округляется, формируется толстая трехслойная оболочка, и она переходит в состояние покоя. При прорастании зиготы первоначально происходит мейоз. Таким образом, спирогира и ей подобные водоросли проходят жизненный цикл в гаплоидной фазе, диплоидна у них только зигота [15].

Некоторые группы водорослей, такие как диатомеи, циклоспорные водоросли, а также один из видов кладофоровых (*Cladophora glomerata* – кладофора собранная), имеют **гаметиическую редукцию**. Мейоз происходит при образовании гамет, остальные же клетки всегда диплоидные:

**Гаметофит (2n) → (мейоз) → гаметы (n) → зигота (2n) → спорофит (2n) → споры (2n) → гаметофит.**

При этом следует отметить, что диатомовые водоросли по количеству видов преобладают над другими водорослями и встречаются во всех местообитаниях, где только способны расти водоросли; циклоспорные так же являются наиболее массовыми морскими водорослями. Можно сделать вывод, что такой цикл развития, который характерен и для животных, дает этим водорослям какое-то преимущество.

Наконец, у зеленой водоросли прازیолы (*Prasiola stipitata* – прازیола стельчатая) наблюдается **соматическая редукция**, когда мейоз совершается в вегетативных клетках верхней части диплоидного гаметофита, при этом на диплоидном талломе образуются участки гаплоидных клеток, в которых затем образуются гаметы [1, 4].

В цикле развития водорослей, лишённых полового размножения, например, эвгленовых, или имеющих его в редких случаях (золотистые, желто-зеленые), наблюдаются только изменения в строении тела, и по отношению к таким водорослям принято говорить о **цикломорфозе**, который может ограничиваться периодом развития одной особи или охватывать несколько поколений [4].

Процесс прохождения и циклов развития, и цикломорфозов отличается пластичностью и во многом определяется экологическими условиями, поэтому они не всегда сопровождаются строго последовательным проявлением всех стадий. В зависимости от условий произрастания отдельные формы и стадии развития могут полностью выпадать из цикла или, напротив, существовать на протяжении нескольких поколений, с тем чтобы на период жизни одного поколения уступить место другой форме развития. Тем не менее у водорослей, стоящих на верхних ступенях эволюции, присутствуют упорядоченные циклы развития.

Распространение зачатков водорослей (зигот, спор, гамет) в воде происходит не совсем стихийно. Они обладают различными таксисами, определяющими направление их движения в зависимости от внешних раздражителей: света (фототаксис), температуры (термотаксис), химических веществ (хемотаксис). У спор, лишенных жгутиков, наблюдается амебоидное движение, при котором сначала образуется выступ, а затем в него перемещается содержимое споры. Каждый тип таксиса может быть как положительным, когда движение осуществляется в сторону усиления действующего фактора, так и отрицательным, при этом движение осуществляется в обратном направлении. Характер таксиса определяется интенсивностью таксиса и физиологическим состоянием двигающихся клеток. Так, слишком сильное освещение вызывает изменение положительного фототаксиса на отрицательный. Положительный фототаксис бентосных водорослей со временем сменяется отрицательным, что обеспечивает их оседание на дно. У зигот донных водорослей тоже наблюдается отрицательный фототаксис. Мужские гаметы обладают хемотаксисом, что позволяет им двигаться в сторону выделяющих особые химические вещества неоплодотворенных женских гамет. Споры некоторых бентосных водорослей способны концентрироваться в слоях воды с определенной соленостью и температурой, что позволяет им с течением выноситься к определенным участкам побережья, где затем и развиваются слоевища. Для прорастания спор и зигот требуется комплекс условий, включающий определенные значения температуры, освещенности, содержания биогенных веществ, в противном случае они не прорастают. Воспроизведению и сохранению некоторых водорослей в неблагоприятных условиях способствует образование цист, которые встречаются у золотистых, желто-зеленых, диатомовых водорослей [1, 4].

### **Вопросы и задания для самоконтроля**

1. Какие типы размножения характерны для водорослей?
2. Какие результаты возможны при размножении водорослей путем фрагментации?

3. Приведите примеры других способов вегетативного размножения кроме фрагментации у водорослей.

4. С помощью каких образований происходит бесполое размножение водорослей?

5. По каким признакам различают гомоталлические и гетероталлические водоросли?

6. В каких случаях при характеристике водорослей привлекаются понятия «двудомные» и «одnodомные»?

7. Поясните следующие понятия: цикл развития, смена ядерных фаз.

8. Используя дополнительную литературу, на примере конкретных видов водорослей составьте схемы циклов развития водорослей:

– гетероморфного цикла с нерегулярной сменой форм развития;

– гетероморфного цикла с регулярной сменой форм развития;

– изоморфного цикла с регулярной сменой форм развития.

9. Приведите примеры водорослей с различными типами редукции.

10. Используя дополнительную литературу, на примере конкретных видов водорослей составьте схемы смены ядерных фаз у водорослей.

11. Составьте таблицу 1, отражающую характер процесса размножения в каждом отделе водорослей.

Таблица 1

Отдел	Представитель	Бесполое размножение	Тип полового процесса	Цикл развития

## 2. РАЗМНОЖЕНИЕ ВЫСШИХ СПОРОВЫХ РАСТЕНИЙ

Строение тела высших растений в целом, а также строение органов размножения и характер развития самого процесса, легче объясняется на основе длительной эволюционной истории. Следуя этой логике, при рассмотрении размножения высших споровых растений необходимо оттолкнуться от факта выхода растений на сушу. Потребности растений как фотоавтотрофов сравнительно просты: свет, вода, двуокись водорода для фотосинтеза, кислород для

дыхания, некоторое количество минеральных веществ. На суше достаточно света, в воздухе циркулируют кислород и углекислота, почва обычно богата неорганикой. Лимитирующим фактором для освоения суши является, таким образом, вода. «Выбираясь» на сушу, растения должны были преодолеть ряд трудностей, связанных, в том числе, с размножением в данных условиях, и этот лимитирующий фактор сыграл не последнюю роль в эволюции высших растений [11, с. 280].

Для всех высших растений характерны **оогамный тип полового процесса и правильная смена поколений гаплоидного гаметофита и диплоидного спорофита**, унаследованные высшими растениями от водорослей. Очевидно, что оогамия наиболее подходит для наземных растений, так как при ней перемещаться за пределами растения, в чужой среде, должен только один тип гамет [11]. Редукция хромосом в этом цикле происходит при образовании спор. Последовательность, отображающую этот цикл, можно представить так:

**Спорофит ( $2n$ )  $\rightarrow$  мейоз  $\rightarrow$  споры ( $n$ )  $\rightarrow$  гаметофит ( $n$ )  $\rightarrow$  ♀ и ♂ гаметы  $\rightarrow$  ( $H_2O$ ) зигота ( $2n$ )  $\rightarrow$  зародыш  $\rightarrow$  молодой спорофит.**

Изменения, связанные с наземными условиями существования, коснулись и органов размножения, которые у высших растений **всегда многоклеточные**, в то время как у большинства низших растений (за исключением харовых водорослей) они были одноклеточными. **Гаметангии** – органы полового размножения: мужские – **антеридии** и женские – **архегонии**. Все они защищены оболочкой, образованной стерильными клетками, что резко отличает половые органы высших растений от многоклеточных гаметангиев водорослей, в которых все клетки способны трансформироваться в гаметы. Тем не менее следует сразу отметить, что **в процессе эволюции сосудистых растений от споровых до цветковых сохранялась тенденция редукции архегоний и антеридий вплоть до полного их исчезновения**. Так, архегонии имеются у всех высших споровых растений и у большинства голосеменных, но отсутствуют у всех покрытосеменных, а антеридиев, характерных для споровых растений, у всех семенных растений нет [12].



Эволюция жизненного цикла растений шла в двух противоположных направлениях. У моховидных она была направлена в сторону возрастания самостоятельности гаметофита и его постепенного морфологического расчленения, потери самостоятельности спорофита и его морфологического упрощения. Самостоятельной автотрофной фазой жизненного цикла моховидных стал гаметофит, а спорофит полностью зависит от гаметофита и низведён до степени его органа [3, 5, 12].

В жизненном цикле сосудистых растений доминирует спорофит: он крупнее и структурно намного сложнее гаметофита. Указывая на эту особенность, связанную с преобладанием именно диплоидной фазы в цикле развития, следует отметить ещё одну тенденцию в эволюции растений: **переход от гаплоидности к диплоидности, который сопровождается снижением эффекта летальных мутаций.**

Как уже отмечалось, выход растений на сушу сопровождался и выработкой приспособлений для процессов полового и бесполого размножения. Споры, которые, как правило, распространяются в воздушной среде, снабжены толстыми оболочками, защищающими их от высыхания, обычно со скульптурой по поверхности, что способствует их закреплению на субстрате (что характерно и для пыльцы, переносимой на рыльце цветка), и нередко имеют летательные приспособления. Кроме того, споры богаты питательными веществами (чаще всего в виде масла). У части сосудистых растений, в том числе ранних, в результате мейоза возникает только один тип спор, которые прорастают в обоеполые, то есть имеющие и антеридии, и архегонии гаметофиты, и их называют **гомоспоровыми** (равноспоровыми). Среди современных сосудистых растений **гомоспория** встречается у псилотов, хвощей, некоторых плауновидных и почти всех папоротников. **Гетероспория** (разноспоровость) – образование двух типов спор в двух разных типах спорангиев – встречается у некоторых плауновидных, немногих папоротников и у всех семенных растений. Споры при этом называют **микроспорами** и **мегаспорами**, и развиваются они, соответственно, в **микро- и мегаспорангиях**. Хотя «микро» указывает на малые размеры, а «мега»,

напротив, на крупные, мегаспоры не всегда крупнее микроспор. В первую очередь это касается семенных растений. Однако между ними всегда сохраняются функциональные различия. Микроспоры дают начало мужским гаметофитам (**микрогаметофитам**), а мегаспоры – женским гаметофитам (**мегагаметофитам**). Гетероспория возникала неоднократно в ходе эволюции неродственных групп сосудистых растений и была широко распространена уже в девонском периоде, то есть более 360 млн. лет назад [3, 5, 11, 12].

Оболочки гамет, которые в момент оплодотворения сливаются друг с другом, очень тонкие, и поэтому в наземных условиях существует угроза пересыхания, вследствие чего гаметофиты высших растений очень чувствительны к недостатку влаги и могут жить только в условиях сильного увлажнения или во влажной почве, легко гибнут при пересыхании. Оплодотворение происходит только при наличии воды, в которой передвигаются мужские гаметы. Следовательно, в наземных условиях у споровых растений процесс полового размножения связан с водной средой, унаследованной от водорослевых предков, и его осуществление всегда находится под угрозой. Ненадежность гаметофитов спорофитной линии эволюции вызвана также простотой их организации. Даже у равноспоровых растений обоеполые гаметофиты – это совсем небольшие растения, величиной от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров, совершенно лишены признаков высших растений, то есть не имеющие дифференцированных органов и тканей, по сути оставшиеся на уровне организации низших растений, и их существование в наземных условиях весьма затруднено. Обычно они недолговечны, и лишь у самых древних растений развиваются в течение нескольких лет.

Максимальная редукция гаметофита связана с разделением полов. У равноспоровых (**гетероспоровых**) высших растений однополые гаметофиты созревают очень быстро, иногда за несколько часов. Кроме того, для них характерна значительная редукция, они представлены всего несколькими клетками и развиваются, как правило, под оболочкой споры. Процесс миниатюризации и упрощения однополых гаметофитов происходил ускоренными темпами. Гаме-

тофиты быстро теряли хлорофилл, развитие их всё чаще осуществлялось за счёт питательных веществ спорофита. Разница между равноспоровым и разноспоровым циклами размножения, особенно процессами развития полового поколения, хорошо прослеживается на примере представителей отдела плауновидных (*Lycopodiophyta*). Гаметофиты гомоспоровых плауновидных – обоеполые, подземные и полуподземные, мясистые, длиной 2-20 мм, сапрофиты или полусапрофиты, созревающие в течение 1-15 лет. Гаметофиты гетероспоровых (шильниковые) раздельнополые. Женский гаметофит, на котором образуются архегонии, развивается из мегаспоры, а мужской с антеридиями – из микроспоры. Гаметофиты не зеленые, развиваются быстро (1-3 недели) за счет питательных веществ, содержащихся в споре [15]. По достижении зрелости они не выступают или лишь слегка выступают наружу за пределы оболочки споры. В антеридиях развиваются сперматозоиды, а в архегониях – по одной яйцеклетке. Оплодотворение совершается в присутствии капельно-жидкой воды, после чего из зиготы вырастает новый спорофит.

Таким образом, в своем развитии высшие споровые растения придерживались тенденции, ведущей к разрыву древней связи с водной средой, которая окончательно прервалась с переходом к семенному размножению.

### **Вопросы и задания для самоконтроля**

1. Какой фактор приобрел лимитирующее значение при выходе растений на сушу?
2. Какой тип полового процесса характерен для наземных растений? Почему? Как выглядит обобщенная схема цикла развития высших споровых растений?
3. Сравните органы полового и бесполого размножения водорослей и наземных растений. В чем их отличие?
4. В каких направлениях шла эволюция жизненного цикла высших растений?

5. Каковы особенности цикла развития мохообразных?

6. Каковы особенности цикла развития сосудистых высших растений? В каком направлении шла эволюция процесса размножения сосудистых высших растений?

7. Охарактеризуйте цикл развития и процессы бесполого и полового размножения у представителей классов плауновидные, хвощевидные, папоротниковидные. Составьте схемы гомоспорового и гетероспорового жизненных циклов.

8. Сравните гаметофиты равноспоровых и разноспоровых растений. В чем их сходство и отличие? В чем заключаются различия между жизненными циклами гомоспоровых и гетероспоровых представителей классов плауновидные, хвощевидные, папоротниковидные?

### **3. ПЕРЕХОД К СЕМЕННОМУ РАЗМНОЖЕНИЮ: РАЗМНОЖЕНИЕ ГОЛОСЕМЕННЫХ И ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ**

Как уже отмечалось, выход растений на сушу стал поворотным в эволюции всех растительных организмов, которым пришлось осваивать совершенно новую среду обитания. Высшие споровые растения сохраняют свою древнюю связь с водной средой, выражаемую в **водозависимости гаметофита**, который может существовать только в условиях сильного увлажнения и **зависимости процесса оплодотворения от капельно-жидкой воды**. Это оказывает существенное влияние на жизнедеятельность и распространение споровых растений, особенно в засушливых условиях.

Древняя связь с водной средой прерывается у высших растений **с переходом к семенному размножению**, поскольку гаметофиты перестают вести самостоятельную жизнь. При семенном размножении они развиваются под защитой тканей спорофита, питаются за его счёт, а для оплодотворения вырабатывают приспособления, заменяющие внешнюю капельно-жидкую влагу, необходимую для транспортировки сперматозоида.

*Первым этапом* на данной линии эволюции является появление в трёх крупных ветвях эволюции споровых растений – у плауновидных, хвощевидных и папоротниковидных – **разноспоровости (гетероспории)**. Все разноспоровые растения обладают раздельнополыми сильно редуцированными и быстро развивающимися гаметофитами, не покидающими оболочки мегаспор и микроспор. Особенно сильную редукцию претерпевает мужской гаметофит. Женский гаметофит более крупный, так как, в первую очередь, крупнее сама мегаспора, которая за счет спорофита наполняется питательными веществами. Так, например у плауновидных, у рода *Selaginella* (селягинелла) в нижней части женского гаметофита образуется крупноклеточная питательная ткань. У всех разноспоровых папоротников многочисленные ядра лежат в протоплазме базальной части спорофита, наполненной питательными веществами [12].

**Биологическое преимущество разноспоровости перед равноспоровостью** заключается в том, что гаметофит развивается внутри споры и развитие это обеспечивается теми питательными веществами, которые содержатся в споре, особенно обильно в мегаспоре. Обилие питательных веществ в мегаспоре создает благоприятные условия для развития женского гаметофита. Это первый и необходимый этап в переходе к семенному размножению. Таким образом, в процессе эволюционного развития постоянно усиливается тенденция к выкармливанию зародыша [15].

*Второй этап* связан в эволюции всех разноспоровых растений с тенденцией к сокращению числа мегаспор в мегаспорангии до одной. Например, у всех водных папоротников, хотя закладывается много мегаспороцитов, полного развития достигает одна мегаспора.

*Третий этап* и третья тенденция, которую необходимо отметить, – начало развития женского гаметофита еще тогда, когда мегаспора находится внутри мегаспорангия. Женский гаметофит, находящийся внутри оболочки мегаспоры, в свою очередь не покинувшей мегаспорангия, является первой ступенью возникновения семязачатка – это образование можно считать его примитивнейшей моделью [11, 12].

*Четвертый этап* в эволюционном процессе возникновения и развития семязачатков у семенных растений связан с наличием примитивных семязачатков у так называемых семенных папоротников (отдел *Lyginopterydophyta*).

Семязчаток семенных папоротников располагался прямо на листе так же, как у большинства настоящих папоротников располагаются сорусы спорангиев. Сверху он был покрыт так называемой купулой, образовавшейся из самого листа. Под купулой лежал слой, состоявший из ряда камер, расположенных по кругу и сросшихся боковыми краями. Этот слой получил название интегумента. В верхней части семязчатка оставалось открытым отверстие – микропиле. Под интегументом находился мегаспорангий или нуцеллус, в котором развивалась одна крупная мегаспора. Интегумент и нуцеллус в верхней части семязчатка не срастались друг с другом. Там оставалось пространство, в котором верхняя часть нуцеллуса приобретала сложные очертания. В самой верхней его части располагалась направленная вверх нуцеллярная колонка, окруженная кольцом поднявшейся кверху ткани, так называемым балдахином. Пространство вокруг этой нуцеллярной колонки, окруженное балдахином, названо пыльцевой камерой. Вероятно, она была заполнена сахаристой жидкостью. Именно сюда попадали микроспоры и здесь прорастали. Такое «укрытое» прорастание мужского гаметофита тоже было в эволюционном отношении прогрессивным шагом [11, 12].

Мегаспора семенных папоротников прорастала внутри мегаспорангия – нуцеллуса, образуя женский гаметофит с несколькими архегониями. Здесь же совершалось оплодотворение яйцеклетки. Дальнейшее же развитие нового спорофита происходило, вероятно, без периода покоя уже на земле.

Таким образом, во-первых, принципиально новым образованием в строении и функционировании семязчатка семенных папоротников является наличие **интегумента**. Во-вторых, как показывают исследования семязчатков других голосеменных – беннеттитов, цикадовых – семязчаток образовался у неизвестных предков как структура из сросшихся и ставших стерильными мегаспорангиев, окружавших один фертильный мегаспорангий – нуцеллус. Следова-

тельно, семязачаток, впоследствии дающий семя, – это видоизмененный **мега-синангий** папоротникообразных предков семенных папоротников [12].

Таким образом, возникновение семязачатка и семязачатковых растений – прямое следствие и продолжение развития разнospоровых растений, и современные семенные растения являются одновременно и разнospоровыми растениями.

В дальнейшем строение семязачатка менялось: исчезла или срослась с интегументом купула, исчезли камеры интегумента и сложная конфигурация пыльцевой камеры, постепенно упростился женский гаметофит, прежде всего, в результате уменьшения числа архегониев вплоть до полного их исчезновения у покрытосеменных растений.

Так, семязачатки **гинкговых** и **цикадовых** имеют одинаковое строение, по единому плану проходит развитие мужского гаметофита и процесс оплодотворения. Семязачатки крупные (у цикадовых до 3-5 см), покрыты мощным многокамерным интегументом, под которым располагается нуцеллус, еще сохраняющий остатки нуцеллярной колонки, которая присутствует в семязачатках семенных папоротников. Между нуцеллусом и интегументом расположена пыльцевая камера, в которую извне ведет отверстие – микропиле. После созревания мегаспора прорастает в нуцеллусе, образуя здесь многоклеточный женский гаметофит, в верхней части которого формируются архегонии, которые уже сильно редуцированы по сравнению с архегониями папоротниковидных, и в зрелом состоянии, кроме крупной яйцеклетки, имеют только две шейковые клетки. К моменту созревания яйцеклетки ткани гаметофита около архегония разрастаются так, что весь гаметофит в верхней части отслаивается от нуцеллуса и возникает архегониальная камера. Опыление у голосеменных представляет собой перенос пыльцы от микроспорангия к мегаспорангию. Микроспоры, или пыльцевые зерна, попадают в пыльцевую камеру через микропиле, втянутые туда высыхающей, но первоначально выступающей наружу каплей сахаристой жидкости. К этому моменту микроспора уже начала свое развитие: еще в микроспорангии отделилась одна проталлиальная клетка и образовалась крупная

антеридиальная клетка, которая тоже делится на клетку будущей гаустории, или клетку трубки и генеративную клетку. В таком 3-клеточном состоянии пыльца попадает в пыльцевую камеру. Здесь клетка трубки вытягивается, внедряется в ткань нуцеллуса, превращаясь в гаусторию, которая прикрепляет гаметофит к нуцеллусу и высасывает из него питательные вещества. Генеративная клетка делится, образуя клетку-ножку и сперматогенную клетку, которая, в свою очередь, разрастается и производит два сперматоцита, из которых образуется два сперматозоида. К этому моменту клетка-ножка и проталлиальная клетка расплываются (как это происходит с клетками мужских гаметофитов у разноспоровых плаунов и папоротников), а разрастающаяся гаустория продвигает сперматогенную клетку в архегониальную камеру к шейке архегония. Оболочка микроспоры расплывается, и жидкое содержимое мужского гаметофита выливается в архегониальную камеру, что дает сперматозоидам возможность доплыть до архегония.

В процессе оплодотворения у голосеменных растений один спермий проросшего пыльцевого зерна (мужского гаметофита) сливается с яйцеклеткой архегония, а второй спермий, не имеющий никакой явной функции, дегенерирует.

После оплодотворения яйцеклетки из зиготы развивается зародыш. При этом следует отметить, что полное развитие семени обычно совершается у этих представителей голосеменных не на материнском растении, а на земле, чем напоминает еще развитие семенных папоротников. Необходимо также подчеркнуть роль женского гаметофита, который у голосеменных растений становится первичным эндоспермом – питательной тканью для зародыша, а позднее для проростка. Эндосперм семени голосеменного растения возникает до оплодотворения как вегетативная гаплоидная ткань женского гаметофита. То есть здесь роль его в «выкармливании» зародыша и проростка усиливается [12].

Семязачатки **хвойных** отличаются от таковых гинкговых и цикадовых уже упрощенным строением. Они покрыты интегументом, под которым располагается нуцеллус, где возникает мегаспора. Внутри ее оболочки, в свою оче-



редь, развивается женский гаметофит (первичный эндосперм), в верхней части которого образуются архегонии. Их число различно: у более примитивных хвойных их может быть до 25 (например, у представителей семейства *Araucariaceae* – араукариевых), и до нескольких сотен, у кипариса, например, до 200. У представителей семейства сосновых (*Pinaceae*) архегониев обычно два. Строение архегониев хвойных по сравнению с архегониями папоротников упрощено – отсутствуют клетки брюшка, число клеток шейки варьирует от 16 у пихты до 2 у тсуги. Главное же отличие семязачатка хвойных от семязачатков цикадовых и гинкговых заключается в отсутствии архегониальной камеры. Необходимость в ней отпала с возникновением пыльцевой трубки, которая доставляет спермий к яйцеклетке. После оплодотворения яйцеклетки развивается семя, причем его развитие происходит уже на спорофите. Интегумент образует семенную кожуру, более или менее твердую, а у некоторых хвойных деревянистую. Нуцеллус сморщивается до тонкой бумажистой пленки, а женский гаметофит разрастается и наполняется питательными веществами. Из зиготы развивается зародыш спорофита, в котором различаются семядоли, подсемядольное колено, зародышевый мешок и подвесок [3, 5, 12].

Претерпевают изменение и мегаспорофиллы. Если у семенных папоротников они еще листовидные, то уже у цикадовых по форме они начинают приближаться к чешуевидным и концентрироваться в стробилы или шишки, более удобные для созревания, защиты, а затем и рассеивания семян.

И у голосеменных, и у покрытосеменных растений мужские гаметофиты представлены пыльцевыми зернами. Антеридии в обоих случаях отсутствуют. У голосеменных спермии (мужские гаметы) возникают непосредственно из сперматогенной клетки, а у покрытосеменных – из генеративной клетки. Проросшее пыльцевое зерно с ядром трубки и двумя спермиями и есть зрелый мужской гаметофит семенных растений. У саговников и гинкго мужские гаметы имеют жгутики, а у остальных они не способны к самостоятельному движению и доставляются к яйцеклетке пыльцевой трубкой после опыления. При этом процесс полностью независим от капельно-жидкой воды.

Микроспорофиллы и микроспорангии голосеменных растений по сравнению с папоротниками также претерпевают значительные изменения. Так, у семенных папоротников микроспорангии были ещё в довольно большом числе, как и у обыкновенных папоротников, и располагались на сильно редуцированных листовых сегментах, причем иногда часть листа оставалась вегетирующей, с развитыми сегментами, а часть – спороносящей. У беннеттитовых микроспорофиллы еще крупнее, перистые, несущие большое количество микроспорангиев, но у цикадовых они становятся чешуевидными, концентрируются в микростробилы, но всё ещё несут на нижней стороне большое число беспорядочно расположенных микроспорангиев. У кордаитов число микроспорангиев значительно уменьшается, а микроспорофиллы тоже собраны в микростробилы. Хвойные же все характеризуются наличием микростробиллов (пыльниковых шишек), на оси которых располагаются многочисленные микроспорофиллы с микроспорангиями на них. Вместе с тем явно прослеживается тенденция к сокращению и становлению определенного числа микроспорангиев на микроспорофилле. В ходе эволюции хвойных уменьшаются размеры микростробиллов.

Появление у голосеменных растений семенного размножения было огромным достижением в эволюции размножения растений. Но незащищенность семязачатков и семян у древних голосеменных типа гинкго или цикадовых опасность, которой подвергались зачатки со стороны животного мира, вероятно, послужили причиной выбора направления, ведущего к возникновению покрытосемянности. Таким образом, последним этапом в эволюции семязачатка являются покрытосеменные растения, чьи семязачатки представляют собой продолжение той линии эволюции, которая наметилась у голосеменных [3, 5, 11, 12]. Если в зрелом состоянии женский гаметофит большинства голосеменных представляет собой многоклеточное образование с несколькими архегониями, то у покрытосеменных это чаще всего семиклеточная восьмиядерная структура (зародышевый мешок), где архегонии отсутствуют, а яйцеклетка лежит рядом с двумя синергидами, образуя вместе с ними так называемый яйцевой аппарат. Строение нуцеллуса цветковых растений, хотя очень упрощенного и редуцированного, со-

ответствует нуцеллусу голосеменных, то есть они представляют собой **гомологичные образования** и являются **мегаспорангиями** [6].

Опыление у покрытосеменных представляет собой перенос пыльцы от пыльника к рыльцу пестика. Оплодотворение покрытосеменных отличается тем, что здесь функциональны оба спермия. После того, как пыльцевая трубка через микропиле входит в семязачаток, она проникает в одну из двух синергид, два спермия и ядро трубки выпускаются в синергиду через субтерминальную пору. Затем ядро одного из спермиев проникает в яйцеклетку, то есть осуществляется процесс настоящего оплодотворения (**сингамии**), а другой спермий сливается с двумя полярными ядрами центральной клетки (вторичным диплоидным ядром) [11]. Сингамия, как таковое слияние гамет, дает начало зиготе, а второе триплоидное слияние дает начало триплоидному ядру, в результате чего образуется триплоидная клетка – **триплофаза**, дающая начало эндосперму. Это уникальное явление, характерное для покрытосеменных растений, называется **двойным оплодотворением**. Его биологическое значение весьма велико. Это единственный случай в истории растительного мира, когда возникает триплофаза. При этом ее представляет эндосперм, который наряду с запасом питательных веществ еще раз передает зародышу и подкрепляет в нем отцовско-материнскую наследственность, что определяет преимущество двойного оплодотворения. После оплодотворения, как и у голосеменных, интегументы превращаются в семенную кожуру, и семязачатки у покрытосеменных растений развиваются в семена. Итак, внутреннее оплодотворение, развитие зародыша внутри семязачатка и формирование семени, несущего, помимо молодого спорофита, запас питательных веществ, что увеличивает шансы молодого растения на выживание и делает семя весьма эффективной единицей расселения, дает семенным растениям биологическое преимущество в ходе эволюции растительного мира [13].

Главной же и уникальной особенностью покрытосеменных растений является их способность формировать укороченные и видоизмененные побеги – **цветки**. Относительно происхождения цветка до сих пор ведутся споры, однако

наиболее распространенной считается гипотеза, согласно которой цветок, как и стробилы голосеменных, возникли из спороносных побегов примитивных голосеменных. Таким образом, рассматриваемое здесь эволюционное построение согласуется с представлениями о том, что цветки в ходе эволюции образовались из листостебельных побегов, то есть укладывается в рамки фолиарных гипотез. Цветок рассматривается как образование, состоящее из стеблевой части – цветоножки, заканчивающейся цветоложем, и боковых придатков – видоизмененных листьев, фертильных и стерильных. Согласно такому подходу, микроспорофиллы в ходе эволюционного становления цветка преобразовались в тычинки, а мегаспорофиллы – в плодолистики или **карпеллы**. Обычно плодолистики, один или несколько, срастаются краями, образуя замкнутоеместилище, содержащее семязачатки, в результате чего возникают пестики. После оплодотворения именно пестики служат основой для формирования плода [1, 5, 6, 12].

## ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ

### 1 курс

1. Каковы причины перехода к семенному размножению? В чем преимущества семенных растений перед сосудистыми споровыми растениями?

2. На примере сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* из хвойных) рассмотрите процесс размножения голосеменных растений. Отметьте особенности строения семязачатка, процесса формирования пыльцевого зерна, опыления, оплодотворения и развития семени (Рекомендуемые литературные источники: 2, 3, 12, 15).

3. В ходе лабораторных и практических работ познакомьтесь с процессом размножения цветковых растений по следующему плану (рекомендуемые литературные источники: 3, 9, 11, 12, 13, 15):

- происхождение покрытосеменных растений;
- происхождение цветка;
- морфология цветка;
- строение семязачатка;
- процесс формирования пыльцевого зерна;
- процесс опыления;

- процесс оплодотворения и развития семени;
- строение и классификация плодов.

4. Сравните семязачатки сосны обыкновенной и цветкового растения. Отметьте различия в строении семязачатка, осуществления процесса оплодотворения и формирования семени. Какие преимущества имеют покрытосеменные в сравнении с голосеменными растениями в отношении процесса размножения?

5. В каком направлении движется эволюция цветковых растений? Что обуславливает их многообразие?

## 2 курс

6. Воспроизведите схемы гомоспорового и гетероспорового жизненных циклов. В чем преимущество разноспоровости перед равноспоровостью?

7. Что можно считать наиболее примитивной формой семязачатка? Какие функции семязачатка присущи его примитивнейшей модели?

8. Составьте схемы семязачатков семенных папоротников, цикадовых и хвойных растений и сравните их между собой. Как меняется строение семязачатка внутри отдела голосеменных растений?

9. Как меняется механизм опыления и оплодотворения внутри отдела голосеменных растений?

10. Как меняется процесс развития семени внутри отдела голосеменных растений?

11. Какие факторы, по вашему мнению, послужили причиной к возникновению покрытосемянности? Дальнейших изменений в строении семязачатка у покрытосеменных растений?

12. Почему в настоящее время не существует единого мнения о происхождении цветковых растений?

13. Перечислите основные гипотезы происхождения цветка. Какие факты, по Вашему мнению, подтверждают или опровергают каждую из них?

14. Охарактеризуйте главнейшие системы цветковых растений. Отметьте, какая гипотеза происхождения цветка является основой каждой из них, какие признаки считаются примитивными и прогрессивными в строении цветка, в морфологии и анатомии цветковых растений.

## БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Билич, Г. Л. Биология. Полный курс : в 3 т. Том 2. Ботаника / Г. Л. Билич, В. А. Крыжановский. – М. : Издательство Оникс, 2007. – 544 с.
2. Долгачева, В. С. Ботаника : учеб. для студ. высш. пед. учеб. заведений / В. С. Долгачева, Е. М. Алексахина. – М. : Академия, 2003. – 416 с.
3. Еленевский, А. Г. Ботаника высших, или наземных, растений : учеб. для студ. высш. учеб. заведений / А. Г. Еленевский, М. П. Соловьева, В. Н. Тихомиров. – М. : Издательский центр «Академия», 2000. – 432 с.
4. Жизнь растений. Т. 3. Водоросли. Лишайники / под ред. М. М. Голлербаха ; под гл. ред. А. А. Федерова. – М. : «Просвещение», 1977. – 487 с.
5. Жизнь растений. Т. 4. Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения / под ред. И. В. Грушвицкого, С. Г. Жилина ; под гл. ред. А. А. Федерова. – М. : «Просвещение», 1978. – 447 с.
6. Жизнь растений. Т. 5. Ч. 1. Цветковые растения / под ред. А. Л. Тахтаджяна ; под гл. ред. А. А. Федерова. – М. : «Просвещение», 1978. – 430 с.
7. Миркин, Б. М. Высшие растения: краткий курс систематики с основами науки о растительности : учебник / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова, А. А. Мулдашев. – М. : Логос, 2001. – 264 с.
8. Пехов, А. П. Биология с основами экологии / А. П. Пехов. – СПб. : Изд-во «Лань», 2001. – 672 с.
9. Практикум по морфологии и анатомии растений : учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений / В. П. Викторов, М. А. Гуленкова, Л. Н. Дорохина и др. ; под ред. Л. Н. Дорохиной. – М. : Издательский центр «Академия», 2001. – 176 с.
10. Практикум по систематике растений и грибов : учеб. пособие для студ. пед. вузов / А. Г. Еленевский, М. П. Соловьева, Н. М. Ключникова и др. ; под ред. А. Г. Еленевского. – М. : Академия, 2001. – 160 с.
11. Рейвн, П. Современная ботаника : в 2 т. Т. 1 / П. Рейвн, Р. Эверт, С. Айкхорн ; пер. с англ. – М. : Мир, 1990. – 348 с.

12. Сергиевская, Е. В. Систематика высших растений. Практический курс / Е. В. Сергиевская. – СПб. : Издательство «Лань», 2002. – 448 с.
13. Тутаюк, В. Х. Анатомия и морфология растений : учеб. пособие для с.-х. вузов / В. Х. Тутаюк. – М. : Высш. школа, 1980. – 317 с.
14. Хартманн, Х. Т. Размножение растений : практическое пособие для профессионалов и любителей / Х. Т. Хартманн, Д. Е. Кестер ; пер. с англ. Л. А. Игоревского. – М. : ЗАО Изд-во Центрополиграф, 2002. – 363 с.
15. Яковлев, Г. П. Ботаника : учеб. для фармац. инстит. / Г. П. Яковлев, В. А. Челомбитько ; под ред. И. В. Грушвицкого. – М. : Высш. шк., 1990. – 367 с.

Редактор  
**Е. В. Кондаева**

Корректор  
**К. А. Писаренко**

Технический редактор  
**Г. А. Чумак**

Подписано в печать 6.02.2009 г.  
Формат 60x84 1/16. Усл. печ. 1,8.  
Тираж 50 экз. Заказ 46/292.

**Издательство Орского гуманитарно-технологического института  
(филиала) Государственного образовательного учреждения  
высшего профессионального образования  
«Оренбургский государственный университет»**

**462403, г. Орск Оренбургской обл., пр. Мира, 15 А**