



А.Д.Заморский
ЖИЗНЕННЫЕ
ЦИКЛЫ
РАСТЕНИЙ



ЗНАНИЕ

НОВОЕ В ЖИЗНИ, НАУКЕ, ТЕХНИКЕ

НОВОЕ В ЖИЗНИ, НАУКЕ, ТЕХНИКЕ

ПОДПИСНАЯ НАУЧНО-ПОПУЛЯРНАЯ СЕРИЯ

БИОЛОГИЯ

10/1986

Издастся ежемесячно с 1967 г.

А. Д. Заморский,
доктор географических наук

ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ РАСТЕНИЙ



Издательство «Знание» Москва 1986

ЗАМОРСКИЙ Александр Дмитриевич — доктор географических наук, профессор.

Рецензенты: В. И. Кефели — доктор биологических наук;
А. П. Хохряков, доктор биологических наук,

Заморский А. Д.

3-26 **Жизненные циклы растений.** — М.: Знание, 1986. — 64 с. — (Новое в жизни, науке, технике. Сер. «Биология»; № 10).

11 к.

В брошюре даны основные сведения о наиболее часто встречающихся, а также своеобразных типах жизненных циклов растений. Показаны составные части сложного цикла — звенья и фазы. Особенно выделена та часть цикла, которая связана с размножением. Описание циклов следует в порядке их классификации, основанной на таких признаках, как способ размножения, ядерно-фазовая характеристика, связь звеньев цикла между собой, и т. д.

2001000000

ББК 41.2

Введение

Тот или иной жизненный цикл входит, как известно, в характеристику любого вида в качестве существенной его черты. Знакомство с ним совершенно необходимо для понимания особенностей данного вида.

В. И. Полянский

Жизненный цикл, или цикл развития, складывается из последовательных фаз (которые часто называют стадиями), отмечающих важнейшие, узловые состояния организма — **зарождение, развитие и размножение**. Подробности цикла развития мало освещены в широкой ботанической литературе. Поэтому с некоторыми из них мы решили познакомить читателей.

Представление о жизненном цикле складывается на материале тщательных наблюдений над экологией и морфологическими, физиологическими, цитологическими, биохимическими преобразованиями в растениях (как в природе, так и в культурах). В результате кропотливой работы над одним объектом, которая иногда продолжается год и более, складывается исчерпывающая характеристика жизненного цикла. Его можно изобразить в виде круговой диаграммы, на которой последовательно отражены важнейшие фазы в замкнутом течении жизни. Наиболее трудно выяснить пути передачи жизни от материнского организма к дочернему.

Строгая последовательность всех основных вех на пути непрерывного течения жизни при размножении представляет наибольший интерес. Однако здесь встречается немало препятствий, вызванных недостаточным обобщением некоторых необходимых понятий и нечеткостью их терминологии в широкой биологической литературе.

Жизненные циклы бывают **простыми и сложными**. Последние состоят из первых, которые в этом случае оказываются незамкнутыми **звеньями** сложного цикла. Примером растения с простым циклом может быть одно-

клеточная зеленая водоросль хлорелла, размножающаяся только спорами. Развитие хлореллы начинается с автоспор. Они еще внутри оболочки материнской клетки одеваются собственными оболочками, становясь полностью подобными взрослому растению.

Молодые хлореллы растут, достигают зрелости и становятся органом спорогенеза — **вместилищем** спор. В материнской клетке возникает 4—8 автоспор — дочерних хлорелл. Здесь мы встретились с важнейшими понятиями, нужными в дальнейшем: **материнский организм, материнская клетка спор, спора и дочерний организм.** Жизненный цикл хлореллы представляется как последовательность трех **узловых фаз**: автоспора — вегетирующее растение — репродуктивная клетка (вместилище) — автоспора и т. д. В дальнейшем под фазой жизненного цикла чаще всего будем понимать именно узловую фазу. В простом цикле могут отмечаться, кроме трех узловых фаз, еще и различные промежуточные фазы, особо оговоренные.

Обобщая приведенный пример, сделаем вывод, что простой жизненный цикл при размножении спорами имеет последовательность всего трех узловых фаз: 1) **одноклеточный зачаток** как начальная фаза растения, 2) **взрослый организм** одно- либо многоклеточный и 3) **материнская (репродуктивная) клетка зачатка.** После третьей фазы течение жизни приводит снова к фазе одноклеточного зачатка. Жизнь нового, дочернего организма при спорообразовании начинается обязательно с клетки, а материнское растение передает жизнь дочернему растению тоже посредством своей клетки.

Такие простые циклы не характерны для растений. В подавляющем большинстве групп наблюдаются сложные циклы. Они обычно включают два, а то и три простых цикла. Кроме того, в сложных либо **усложненных** (при половом размножении) циклах обязательно имеются 1—2 обособленные **фазы гамет и зиготы.**

Жизненному циклу отводится среди других биологических процессов разное место. Часто его приравнивают к онтогенезу (индивидуальное развитие организма). Различие между ними существенное, о чем будет сказано ниже.

Ради экономии места ограничимся в описаниях жизненного цикла сведениями лишь о женских растениях и генеративных органах. Циклы мужских растений близки

к женским. В последнее время к растениям все чаще относят только эукариотные (обладающие оформленным клеточным ядром) водоросли и все высшие растения, исключая грибы и синезеленые водоросли (цианобактерии). Поэтому слова «низшие растения» и «водоросли» будем использовать как синонимы. Кроме того, не будем касаться неклеточных (сифоновых) водорослей.

Типы жизненных циклов у водорослей многообразнее, чем у высших растений. Эволюционно они более ранние, менее продвинутые. Циклы водорослей имеют большое значение для понимания путей эволюции растений. Это хорошо показано в только что вышедшей работе Ю. Е. Петрова¹. Весьма важное обобщение всех типов жизненного цикла приведено в превосходном учебнике ботаники Л. И. Курсанова и других авторов в виде «Обзора чередования поколений и смены ядерных фаз в различных группах растений»². Водорослям до последнего времени уделялось мало внимания, но сегодня быстро возрастает роль еще так мало используемой «голубой нивы». Поэтому будем чаще обращаться к жизненным циклам низших растений, так как в большинстве случаев именно их изучение приводит к важным вопросам эволюции.

Две формы особей у растений

Бесполой и половой способы размножения. Одно из основных свойств живого состоит в размножении, иначе называемом репродукцией, воспроизведением потомства. Размножение бывает суженным, когда воспроизводится один потомок от родительской пары, что естественно для крупных млекопитающих и людей. Размножение бывает простым — один потомок от одной материнской клетки зачатка. У некоторых групп водорослей и у семенных растений материнская клетка споры (или мегаспоры) дает лишь одну жизнеспособную спору (мегаспору). Это может показаться абсурдным, так как при таком процессе в кратчайший срок произошло бы вымирание, чего

¹ См.: Петров Ю. Е. Эволюция циклов развития у водорослей. — Л., 1986.

² См.: Курсанов Л. И. и др. Ботаника. — М., 1966. — С. 344—345.

на самом деле нет. Расширенное воспроизведение создается на другом этапе размножения — оно повторяется многократно в течение долголетней жизни или (и) за один сезон размножения (повторность плодоношений у поликарпиков, множество цветков у одного растения или спорангиев у одной водоросли).

В основном размножение совершается тремя способами: вегетативным (частями тела), бесполом (спорами) и половым (гаметами). Часто под бесполом понимают и вегетативное, но этого мы делать не будем. Удобнее было бы называть бесполое размножение споровым, но это мало принято.

Вегетативное размножение заключается в отделении от материнского растения его части, многоклеточной выводковой почки или выводкового тельца. Таково размножение частями таллома у некоторых низших растений (саргассовые и некоторые красные водоросли) и даже у цветковых — ряска, элодея. Среди одноклеточных довольно распространено вегетативное размножение делением — это митоз, не прямое деление клетки. Очень привлекательно живорождение у цветковых растений, когда образуются выводковые почки, которые опадают на землю и укореняются. Нечто подобное происходит у диктиотовых бурых водорослей. Особую форму вегетативного размножения представляет ответвление от почки, которое приводит к обособлению дочернего растения. Среди покрытосеменных распространено подземное развитие побегов от почек корня и корневища, у мхов и водорослей — образование генеративных осей от почек на плагиотропных основаниях (протонемы, плетизмоталломы).

Вегетативное размножение без других способов размножения встречается не часто, но оно очень распространено совместно с другими способами. Вегетативное размножение в описаниях жизненного цикла не принято отмечать, кроме особых типов. Примем эту обоснованную практику.

Бесполое размножение осуществляется специальными клетками — спорами, которые фигурируют под разными названиями. Споры возникают либо в вегетативных клетках, либо у многоклеточных растений в специальных спорангиях. Одноклеточные водоросли сами становятся как бы спорангиями. Спорангии многоклеточных водорослей часто содержат огромное количество спор. Спорангии высших растений многоклеточные, хотя могут да-

лишь одну мегаспору. Бесполое размножение самостоятельное, без вегетативного и полового, встречается редко. В сочетании с вегетативным, а особенно с половым оно наблюдается почти у всех растений.

Основных типов спор у растений два: при бесполом размножении возникают **митоспоры**, при половом — **мейоспоры**. Третий редко встречающийся тип **ооспоры** требует уточнения. Митоспоры возникают посредством митоза и воспроизводят особь, сходную с материнской. Они характерны для водорослей, не имеющих полового размножения, либо не имеющих правильного чередования поколений, либо имеющих разные типы спорообразования (красные водоросли).

Мейоспоры образуются в результате мейоза (редукционное деление) и свойственны низшим и высшим растениям. Мейоспоры образуются при прорастании зиготы либо в спорангиях. После мейоза клетки могут митотически делиться, увеличивая количество спор, которые тоже называются мейоспорами. Из мейоспор вырастают растения, не похожие на материнские. Для подавляющего большинства растений характерно обладание двумя способами размножения, которые и дают две разные формы особей.

Третий тип — ооспоры, зигоспоры, ауксоспоры. Все они представляют собой зиготы. В новых работах во альгологии часть таких покоящихся зигот (**гипнозиготы**) рассматривается как самостоятельные формы особей. Все они встречаются лишь у некоторых групп низкоорганизованных водорослей:

Половое размножение свойственно подавляющему большинству видов растений. При нем новый организм возникает из зиготы, которая образовалась при оплодотворении — слиянии гамет (**сингамия**). К половому размножению относят и партеногенез. В этом случае дочерний организм образуется без оплодотворения, непосредственно из изогаметы (мужские и женские гаметы морфологически не различаются); гамета выступает в роли споры. Это очень важный факт, указывающий на близость изогамет и спор.

Половое размножение у растений почти всегда сочетается с другими способами размножения — вегетативным и бесполом. От них единичное половое размножение отличается малой репродуктивностью. Расширенное

воспроизведение осуществляется сочетанием полового размножения с бесполом (папоротники), либо вегетативным (диатомовые водоросли), а также умножением полового процесса. При формировании половых клеток у семенного растения термин «половое размножение» оказывается буквально неверным — размножения нет, а есть лишь суженное воспроизведение. Ведь из двух гамет, полученных от двух родителей, образуется одна дочерняя зигота. Многие ботаники избегают термина «половое размножение», заменяя его, в частности, термином «половой процесс».

Смысловой парадокс, когда при половом размножении нет размножения, природой разрешается просто: растение создает много половых клеток. Это достигается многократным воспроизведением в течение многолетней жизни, а также созданием единовременного множества генеративных органов. Учитывая это, термин «половое размножение» выглядит не так уж парадоксально. Подобную парадоксальность можно увидеть и в термине «споры полового размножения — мейоспоры». Споры всегда отличаются от гамет, хотя у них есть и общие признаки. Однако сам мейоз, хотя он обычно отделен от оплодотворения и пространством, и временем, является частью полового процесса, который включает и формирование половых органов. Поэтому в природе мейоз служит необходимым дополнением к оплодотворению, отчего и мейоспоры связаны с половым процессом.

Расселение растений (распространение) представляет собой один из последних этапов размножения. Существуют в основном три пути расселения: вегетативными зародышами, спорами и семенами. Довольно редко встречается расселение зиготами (ооспоры). Расселение спорами и семенами связывали, начиная с К. Линнея и до начала текущего века, с тайно- и явнобрачными растениями. Ко вторым относили голо- и покрытосеменные растения, а к первым — все остальные растения (водоросли, мохообразные и папоротникообразные). В настоящее время разделению растений на две группы — споровые и семенные — иногда придают другой смысл, связывая этот признак не с расселением, а с размножением. Выделяют четвертый способ размножения — семенами, как синтез размножения спорами и гаметами. Между тем размножение семенами имеет много этапов, включая образование спор, гамет, зиготы, зародыша и

семени, а также расселение. Поэтому в жизненный цикл «семенное размножение» входит лишь как этап и противопоставлять его трем основным способам размножения нет оснований.

Способы размножения растений эволюционировали от вегетативного к бесполому (споровому), а затем и к половому. При этом почти у всех групп предшествующие способы сохранялись. Такое накопление способов размножения и привело к сложному размножению всех эволюционно продвинутых групп. В настоящее время некоторые отделы водорослей эволюционно не дошли до бесполого размножения и имеют только вегетативное, например эвгленовые. У других (золотистые водоросли) распространено споровое (бесполое) размножение, но они еще не обрели (либо почти не имеют) полового. Третьи (диатомовые, сифоновые, конъюгаты) успели потерять бесполое размножение и остались целиком либо преимущественно при одном (не считая вегетативное) половом способе. Подавляющее большинство групп (часть зеленых, все красные и бурые водоросли и все высшие растения) размножается обоими способами. Это относится и к цветковым, хотя и с важной оговоркой об их семенном размножении.

Чередование поколений. Вспомним о чередовании поколений у равноспорового папоротника. В природе он представлен двумя формами особей — собственно папоротник и заросток папоротника. Первый известен всем. Он и декоративен, и иногда полезен. Однако подобные особи — лишь одна из двух форм. Несравненно более многочисленна другая форма особей. Это крохотные зеленые пластинки, едва заметные на почве, да и то при их специальном поиске. Такие заростки являются **непосредственным потомством** крупных перистолистных особей папоротника. Заросток недолговечен, но успевает дать начало жизни одной-единственной крупнолиственной особи: папоротник → заросток → папоротник → и т. д. Это и есть чередование поколений (генераций, особей, смен, звеньев), отмеченное только по фазам взрослого состояния форм особей.

Мало искушенный в биологии человек трудно мирится с тем, что от растения, иногда громадного, непосредственно происходит не подобное ему растение, а совсем иной, морфофизиологически не зависимый от него организм, который так мал, что не замечается в пов-

седневной жизни. Но именно это малое растение, напоминающее водоросль, и порождает папоротник.

Заросток папоротника еще различим невооруженным глазом. У покрытосеменных растений зародышевый мешок, гомологичный заростку, микроскопически мал и скрыт в глубине цветка. В противоположность этому у многих групп водорослей материнская и дочерняя особи внешне одинаковы (изоморфны), но существенно различаются биологически. Понятию особи во всех подобных случаях часто придают разный смысл.

Спорофит и гаметофит. Чередование поколений свойственно почти всем эволюционно продвинутым водорослям и всем высшим растениям. В подавляющем большинстве групп оно строго закономерное и связано со сменой способов размножения. Собственно папоротник размножается спорами, а заросток — гаметами. Отсюда и названия. Собственно папоротник, размножающийся спорами, — это спорофит (бесполоя генерация). Заросток, размножающийся гаметами, — это гаметофит (половая генерация). Понятия «споро»- и «гаметофит» порознь не существуют и относятся только к растениям со строгим чередованием поколений.

Многие примитивные водоросли имеют диплоидный спорофит, порождающий только споры, и гаплоидный необязательный гаметофит, который одновременно с гаметами может давать и споры. На такие неустановившиеся циклы обратил внимание В. И. Полянский, а Ю. Е. Петров назвал такие слоевища **гаметоспорофитом**. Хотя факт двух форм особей вида сам по себе ясен, но удобного термина для такого необычного явления еще не найдено. Жизнь растений в форме двух разных поколений называется по-разному: чередование поколений, смена форм развития и т. п.

Растения, которые не имеют чередования поколений, т. е. размножаются либо только спорами (хлорелла), либо только зиготами (конъюгаты), не принято называть ни спорофитом, ни гаметофитом. Они — **споро- и гаметогаплоиды**, либо **споро- и гаметодиплоиды**. Пloidность — число наборов хромосом в ядрах клеток. Строгое, упорядоченное чередование поколений имеет ульва (зеленые водоросли). Она распространена в прибрежной полосе морей. В некоторых странах ее употребляют в пищу (морской салат). В 1929 г. было замечено, что зооспоры и гаметы формируются всегда на разных осо-

гах ульвы, хотя последние внешне и одинаковы. Изоморфная смена поколений (генераций) жизненного цикла ульвы эволюционно более ранняя, чем гетероморфный цикл папоротника. Изоморфные циклы распространены во многих группах более примитивных водорослей — зеленых и бурых, а гетероморфные циклы отвечают более высокой организации бурых водорослей, отчасти красных, редко — зеленых.

Основное различие жизненных циклов по способу размножения особей приводит к их общей типизации. Один способ размножения создает у растений простой цикл: бесполой (хлорелла) либо половой (конъюгаты). Оба способа размножения создают сложный цикл: двухзвенный **неупорядоченный** (улотрикс), либо двухзвенный **упорядоченный, строгий** (папоротник), либо **трехзвенный** (красные водоросли). Но такую двупризнаковую типизацию принято уточнять плоидностью.

Гаплоиды и диплоиды. При изучении жизненных циклов альгологи часто особое внимание уделяют плоидности клеток тела водоросли. Но данные о ядерно-фазной характеристике тела крайне скудны и иногда противоречивы, что объясняется большой трудностью их получения. Плоидность у высших растений изучена лучше, чем у водорослей.

За единицу плоидности любой клетки тела принимается набор хромосом, характерный для половой клетки. Особи растений бывают двух плоидностей, если не рассматривать случаи полиплоидии: гаплоиды (одинарный набор хромосом в ядрах соматических клеток) и диплоиды (двойной набор хромосом). Половые клетки всегда гаплоидны, а соматические (вегетативные) — у одних особей диплоидны, а у других — гаплоидны (рис. 1).

Все спорофиты у высших растений, а также у большинства водорослей — диплоиды (**диплоспорофиты**). Все их гаметофиты — гаплоиды (**гаплогаметофиты**). Но весь класс циклоспоровых бурых водорослей — диплоидные гаметофиты (**диплогаметофиты**), а например, зеленая водоросль сфероплея — гаплоидный гаметоспорофит (**гаплогаметоспорофит**). Понятия «спорофит» и «диплоид» различны, как и понятия «гаметофит» и «гаплоид».

Жизненный цикл бывает **гаплодиплоидным** — смена гаплоида на диплоид (все высшие растения), **диплоидно-гаплоидным** — смена диплоида на гаплоид (циклоспоровые

бурые водоросли), гаплодиплоидным — смена гаплоида диплоидом, а последнего — еще раз диплоидом (красные водоросли) и некоторые другие. Гаметофит и спорофит определяются только по способу размножения особи. Гаплоид и диплоид определяются только по ядерной фазе вегетативной клетки.

Встречаются виды с необычной плоидностью. Плоидность у группы низкоорганизованных водорослей иногда бывает неустойчивой — она зависит от внешних условий: особь проходит разные циклы в зависимости от состояния среды. Подобные явления непостоянства цикла весьма важны для понимания эволюции жизненного цикла. Более высокоорганизованные водоросли и все высшие растения имеют постоянный цикл при любых естественных условиях.

Распространение результатов, полученных при исследовании особей одного вида и местообитания (на что уходит около года кропотливого труда), на всю группу примитивных водорослей часто приводит к ошибкам. Недавно получено много новых сведений о смене ядерных фаз в жизненном цикле водорослей, особенно красных. Старые представления исправляются.

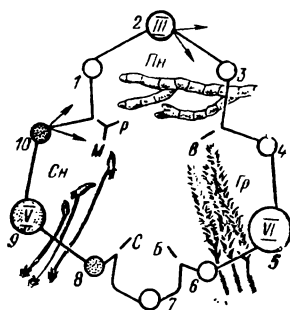


Рис. 1. Диаграмма жизненного цикла мохообразных (кукушкин лен): Б — обособление; В — вегетативное обособление; М — мейоз (редукционное деление); Р — расселение; С — сингамия (оплодотворение); Гр — гаметофор; Пн — протонема; Сн — спорогоний; 1 — гаплоидная спора; 2 — протонема; 3 — почкообразующая клетка протонемы; 4 — инициальная клетка гаметофора; 5 — гаплоидный гаметофор; 6 — архегонияльная (материнская) клетка; 7 — яйцеклетка; 8 — зигота; 9 — диплоидный спорогоний; 10 — материнская клетка споры. Светлый кружок — гаплоид, темный — диплоид. Размер кружков соответствует уровню морфологической сложности согласно рис. 2. Самые малые кружки — первый уровень. Римские цифры внутри более крупных кружков — высота уровня. Расходящиеся стрелки отмечают размножение.

Типизация жизненных циклов. Современные ботаники используют типизацию жизненных циклов для познания эволюции растений. Подробные классификации жизненных циклов приведены в учебнике ботаники Л. В. Курсанова и других, а также в книге Р. Е. Левиной (Ульяновский педагогический институт). Очень содержательные, хотя и краткие, классификации даны Ю. Е. Петровым (Ботанический институт АН СССР) и Н. П. Горбуновой (Московский государственный университет).

Разнообразие жизненных циклов сведем в систему по морфологическим признакам. Описание циклов будем вести согласно их постепенному эволюционному развитию. В основу положим три признака: морфологическая сложность растения (одноклеточные, нитчатые, разветленно-нитчатые и т. п.), способ размножения (бесполое и половое, как исключение — вегетативное) и плоидность (гаплоиды и диплоиды). Кроме того, рассмотрим еще столь же важный признак — самостоятельность чередующихся форм особей (раздельно существующие и растущие сростно).

Морфологическая сложность растения, т. е. степень дифференциации его тела (рис. 2) может выражаться уровнем морфологической полимеризации (эволюционное соединение более простых дочерних растений в единый сложный организм), например: I — одноклеточное, II — многоклеточная простая нить, III — разветвленная (множественная) нить, IV — ось со множеством разветвленных нитей, V — множество таких осей, что образует примитивную ткань филлоида (лопасть слоевища), VI — многотканевая структура, полифиллоид, метамер побега у цветковых, VII — разноосевая структура вышших водорослей либо множество метамеров (побег), VIII — множество побегов (семенные растения), IX — геофилия цветковых (корневищное разрастание).

Если принять четыре признака (способ размножения, величина плоидности, порядок морфологической сложности и раздельность смен особей), то в эту систему объективно войдет около трех десятков известных в настоящее время типов жизненного цикла. Обладание только одним споровым способом размножения дает **простые бесполое циклы** (примитивные водоросли). Одно половое размножение растения создает **простой половой цикл** (некоторые водоросли). Растения, имеющие два способа размножения, сочетают оба простых жизненных

цикла, которые и создают сложный цикл, являясь его звеньями.

Обособленные фазы жизненного цикла. Кроме трех узловых фаз (одноклеточный зачаток, взрослый организм и материнская клетка зачатка), не меньшее значение имеют обособленные фазы гаметы и зиготы. Место, занимаемое гаметой в жизненном цикле, весьма своеобразно. Несомненно, что гамета — это организм, а не часть более сложного организма. Однако этот целостный организм находится на самой низшей ступени развития индивидуальности: он только зачаток (предзачаток) одноклеточного зачатка дочернего растения — зиготы. Типичная гамета не развивается во взрослый организм — природой ей отказано в этом. Материнский

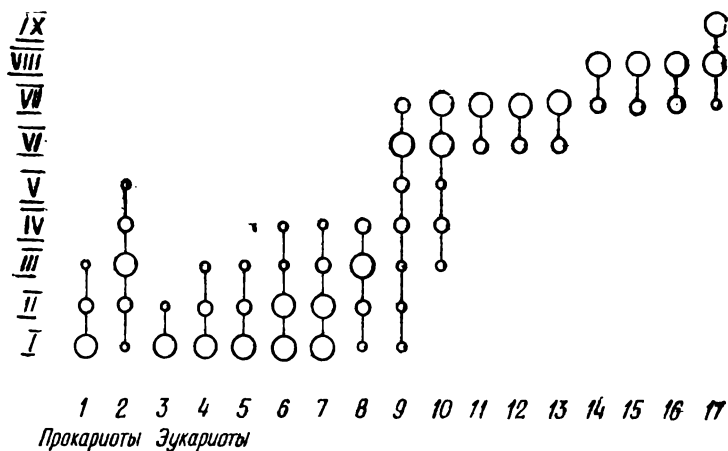


Рис. 2. Схема распределения относительного (внутри отдела) количества родов растений в зависимости от уровня их морфологической сложности, считая от одноклеточных. Размеры кружков соответствуют трем градациям относительного количества родов: I — одноклеточные; II — нитчатые; III — разветвленно-нитчатые; IV — ось со множеством разветвленных нитей; V — множество таких осей (филлоид), примитивная ткань; VI — полифиллоид, метамер — у высших растений; VII — куст высших водорослей, побег; VIII — многопобеговое растение; IX — корневищное разрастание (геофилия); 1 — бактерии; 2 — синезеленые водоросли (цианобактерии); 3 — эвгленовые; 4 — пиропитовые; 5 — диатомовые; 6 — золотистые; 7 — желтозеленые; 8 — зеленые; 9 — красные; 10 — бурые; 11 — харовые водоросли; 12 — риниофиты; 13 — мохообразные; 14 — хвощи; 15 — папоротникообразные; 16 — голосеменные; 17 — цветковые растения

организм свое развитие в сложном цикле заканчивает фазой материнской клетки зачатка. Но эстафету жизни он передает зиготе — не напрямую, а через гаметы: материнская клетка зачатка (вместилище гамет, гаметангий, оогоний, клетка яйцевого аппарата зародышевого мешка) → гамета → зигота.

Самостоятельная организменность гаметы выступает особенно ярко при внешнем оплодотворении, когда гаметы живут подобно зооспорам. И уж совсем бесспорна независимость гаметы, когда она сама развивается в дочернее растение при партеногенезе. В типичных же циклах развития гамете предназначено быть лишь как бы преддочерним растением. Все эти подробности необходимы для прослеживания перемен, происходящих в течение жизненного цикла. В нем место, занимаемое гаметой, назовем **обособленной фазой**. Зигота у многих примитивных водорослей тоже представляет собой обособленную фазу цикла. В жизненном цикле переход к обособленной фазе и затем к следующей характеризуется сменой индивидуальности растения: например, гаметангий (клетка материнского растения) → гамета → зигота (зачаток дочернего растения) или гаметангий (клетка материнского растения) → гамета → зигота → мейоспора (зачаток дочернего растения).

Как видим, простые жизненные циклы с половым размножением оказываются более сложными, чем простые циклы бесполого размножения (вспомним хлореллу). При бесполом размножении обособленных фаз не бывает. У многоклеточных диплоидных спорофитов зигота занимает в жизненном цикле место лишь обычной узловой фазы. У диатомовых водорослей зигота преобразуется в другой организм — в диплоидную ауксоспору, т. е. занимает ранг обособленной фазы. В последнее время стали писать о соматическом мейозе — переходе части вегетативных клеток тела диплоидной водоросли в гаплоидную фазу. Преобразованная часть тела состоит из новых, гаплоидных клеток. Соматический мейоз распространен у красных водорослей, встречается и у зеленых водорослей. В растительном мире образование на материнском растении дочерних растений с другим генотипом, которые возникают из мейоспоры, — явление самое распространенное: например, зародышевый мешок (гомолог гаметофита) развивается в цветке на спорофите.

Простые жизненные циклы

Вершина цикла хлореллы. Эволюционно более стар простой бесполой гаплоидный цикл (спорогаплоид), например, хлореллы (рис. 3, а). Он весьма распространен среди примитивных водорослей разных отделов. От одноклеточного зачатка (автоспора) до взрослого состояния хлорелла растет (**восходящее, вегетативное, соматическое направление развития**). От взрослого одноклеточного состояния до расселения мелких спор хлорелла размножается. Таково **нисходящее, репродуктивное направление развития**; оно более сложное и менее изученное у всех растений.

Когда развитие переходит с материнской особи на зачаток дочерней, то это означает смену индивидов, ибо генетически материнская и дочерняя особи обособлены. В этом случае происходит **разрыв непрерывности течения жизненного цикла**. Это понятие **разрыва цикла** важнейшее. Оно противоположно понятию непрерывности течения цикла, когда происходит развитие лишь одной особи в пределах сохранения ее индивидуальности. В каждом половом цикле имеются разрывы, связанные с обособлением гамет и зиготы.

Итак, передача жизни от одного поколения к последующему создает замкнутость простого цикла. Однако в нем различают **начало** в виде одноклеточного зачатка, **конец** — материнская клетка зачатка, **восходящее**

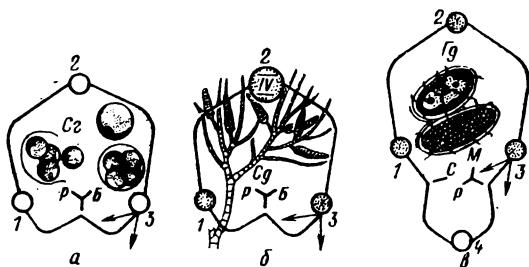


Рис. 3. Диаграммы простых жизненных циклов: а — хлорелла; Сг — спорогаплоид; 1 — автоспора; 2 — взрослая хлорелла; 3 — вместилище автоспор; б — нейтральный эктокарпус стручковатый; СД — спородиплоид; 1 — нейтральная, диплоидная спора; 2 — эктокарпус, размножающийся нейтральными спорами; 3 — нейтральный (многогнездный) спорангий; в — хлорохитриум; Гд — гаметодиплоид; 1 — диплоидная зооспора; 2 — хлорохитриум; 3 — вместилище гамет; 4 — гамета

направление развития, характеризующееся ростом, и нисходящее направление развития — образование органов размножения. Вполне логично отметить и **вершину цикла** — фазу взрослого организма. Основная жизненная форма растения — это всегда вершинная фаза, соответствующая взрослому состоянию.

Частный цикл эктокарпуса. Среди примитивных водорослей широко распространено самовозобновление спорами. Однако у более эволюционно продвинутых групп (многие зеленые и некоторые бурые водоросли) простые бесполое циклы изредка прерываются половыми циклами, т. е. полный цикл очень растянутый. Например, эктокарпус стручковатый (бурые водоросли), распространенный в северных морях, имеет, кроме изоморфной смены поколений с гаплоидными спорами, еще и самовозобновление нейтральными спорами. В этом случае наряду с обычными спорангиями, в которых происходит мейоз, дающий гаплоидные споры, на той же диплоидной особи возникают нейтральные спорангии. В них мейоза не происходит, и образуются диплоидные нейтральные споры.

Внешне самовозобновление эктокарпуса нейтральными спорами совпадает с циклом хлореллы, но оно диплоидное и временное. В этом случае эктокарпус оказывается **спородиплоидом**. Уровень морфологической сложности эктокарпуса — четвертый: множество разветвленных нитей, поднимающихся от общего стелющегося стелона. Частный цикл самовозобновления эктокарпуса состоит из трех диплоидных фаз: зооспора, эктокарпус и материнская клетка зооспоры (рис. 3, б).

Находка нового цикла у хлорохитриума. Наличие только полового размножения есть следствие эволюционной утраты спорового. Это относится и к диплоидным, и к гаплоидным водорослям: класс сифоновых (диплоиды), класс конъюгат (гаплоиды) и др. В бесполо размножающемся гаплоидном роде хлорохитриум (зеленые водоросли) был найден один уклоняющийся вид. Л. В. Курсанов и Н. М. Шемаханова обнаружили в 1927 г. диплоидность вида, живущего в межклетниках ряски.

Четырехжгутиковая подвижная планозигота этого вида хлорохитриума оседает на ряску и одевается оболочкой, переходя в неподвижную стадию. Затем у нее вырастает трубка, которая достигает глубин тела ряски.

Через трубку диплоидный протопласт зиготы перетекает в межклетник ряски, где и образует одноклеточное многоядерное растение — эндофит (рис. 3, в). Подобное впрыскивание еще неоформленного зачатка встречается и в животном царстве. Зародышевые клетки личинки паразитического рачка саккулины мигрируют через специальный длинный вырост, пробуравливающий покровы хозяина-краба.

Но вот настала пора размножения. Вегетативная жизнь диплоида хлорохитриум рясковый приостанавливается. Одноклеточная многоядерная водоросль развивается в материнские ядра гамет. В них протопласт обособляется, подготавливая разрыв в плавном течении жизненного цикла материнского организма. Из диплоидного протопласта мейотически образуются четыре гаплоидные клетки, которые затем митотически делятся и превращаются в многочисленные гаметы. Эти дочерние образования разрывают организменную непрерывность цикла. Гаметы выходят из оболочек материнских клеток и попарно сливаются в зиготы. В отличие от других групп этот вид имеет только половое размножение. Организменная непрерывность нарушается у хлорохитриума за один цикл дважды: с образованием гамет и зигот, так как зигота — это иной организм, нежели гамета. Вообще, мейоз и сингамия (оплодотворение) всегда дают новые организмы — гаметы и зиготы соответственно.

Развитие диплоидной части жизненного цикла хлорохитриума начинается с зиготы и кончается диплоидной материнской клеткой гамет. Между фазами материнской клетки и диплоидной зиготы имеется гаплоидная фаза гамет. Таким образом, жизненный цикл хлорохитриума ряскового состоит из одного трехфазного звена и одной обособленной фазы гамет. Хлорохитриум — **гаметоди-пloid**. Обособленная фаза гаметы усложняет цикл хлорохитриума, чем он существенно отличается от простых бесполов циклов.

Еще одно усложнение цикла (**зигнема**). Среди гаплоидных водорослей довольно часто встречается только половое размножение, без спорового. Таковы харовые, конъюгаты, сифоновые и другие водоросли. Зигнемовые водоросли (конъюгаты) распространены в различных пресных водоемах, где образуют рыхлые подушки тины, хотя отдельная особь — это простая нить. Стремление

к переплетению нитей связано с особенностями конъюгации. Гаметы соединяются не столько благодаря движению самой половой клетки, сколько сближению нитей. Особи располагаются параллельно, а их клетки образуют встречные выступы. Оболочка клеток при стыковке ослизняется и возникает соединительный канал. Половой процесс идет одновременно у многих клеток нити, отчего парные нити составляют как бы лестницу. Часто сцепление захватывает не два, а несколько партнеров. Далее происходят любопытные события.

Протопласты клеток, соединенных каналом, обособляются и тем самым становятся функциональными гаметам (агаметами). Развитие материнской нити сменяется развитием дочерних агамет, т. е. жизненный цикл организменно разрывается. Затем один из протопластов (агаметы) перетекает в парную клетку и сливается с ней. Образуется двухъядерная незавершенная зигота — дикарион. В таком состоянии дикарион впадает в покой. Слияние ядер (кариогамия) наступает только непосредственно перед прорастанием зиготы. После кариогамии происходит мейоз. Выживает одно ядро, которое дает функциональную спору (аспора). Когда она прорастает, то начинает поперечно делиться, образуя свободно плавающую нить II уровня морфологической сложности (см. рис. 2). Жизненный цикл зигнемовых, как видим, существенно усложнен. Появляется новая обособленная фаза — зигота (рис. 3, г).

Жизнь только одного организма — материнского многоклеточного растения — складывается из гаплоидных аспоры, взрослой нити и ее материнских клеток (агамет). Затем наступает обособление дочернего растения, т. е. другого организма в виде амебоидных агамет. Это первый разрыв организменной непрерывности цикла. Но обособленная фаза гаметы недолговечна. После оплодотворения начинается жизнь нового организма — зиготы дикариона. Это вторая обособленная фаза цикла. Зигота-дикарион длительно развивается как самостоятельный организм, подобный диплоспорофиту. Затем в ней происходит кариогамия, мейоз и возникает гаплоидная аспора. Жизненный цикл зигнемы оказывается трехчленным: трехфазное звено развития нити и две обособленные фазы — гаметы и зиготы. Такой цикл гамето-гаплоида еще сложнее, нежели предшествующий цикл гаметодиплоида,

Зиготоморфный жизненный цикл

Зигота зиготе рознь (хламидомонада). Биология зигот у разных групп растений существенно различна. Ю. Е. Петров обращает внимание на несколько их типов. Рассмотрим два из них: **зигота — зачаток многоклеточного спорофита** и **зигота-спорофит (зигота-особь)**. В первом типе, когда спорофит многоклеточный, только что образовавшаяся зигота начинает немедленно делиться. В жизненном цикле зиготе — зачатку многоклеточного спорофита — соответствует узловая фаза. Во втором типе зигота длительно живет самостоятельно, а затем в ней происходит мейоз. В жизненном цикле ей соответствует обособленная фаза. Жизненный цикл с зиготой-спорофитом теперь называют **зиготоморфным**: когда одно поколение — гаплоидная водоросль — сменяется другим — диплоидной зиготой-спорофитом. Новая точка зрения на зиготу привела к выделению непривычных типов жизненного цикла.

До последнего времени разнообразная жизнь зиготы недооценивалась. Между зиготами — эфемерным зачатком многоклеточного и самостоятельно живущей одноклеточной особью — лежит пропасть. Дифференциация функций зиготы привела к замене представления о простом цикле на сложный у ряда групп водорослей.

За длительную эволюцию примитивных водорослей зигота у многих из них постепенно приобрела самостоятельность, стала диплоидной особью, противостоящей хотя бы и многоклеточной, но гаплоидной особи. У многих одноклеточных растений зигота-спорофит появляется эпизодически (при наступлении неблагоприятных условий) и осуществляет функцию переживания (зигоспора, ооспора) среди других важнейших функций. Весь ряд частных жизненных циклов (звенья самовозобновления спорами) и одно половое звено образуют полный цикл от зиготы до зиготы. По такой схеме многозвенного полного цикла развивается одноклеточная хламидомонада (зеленые водоросли).

Гаплоидная особь (спорогаплоид) хламидомонады длительно возобновляется бесполо. Наступление неблагоприятных условий приводит к формированию гамет, которые сливаются, образуя зиготу. Она растет, накапливает питательные вещества, имеет длительный покой, становитсяместилищем мейозооспор (спор, появивших-

ся в результате мейоза), затем расселяющихся, словом, ведет многообразную самостоятельную жизнь во внешней среде (рис. 4). Это развитие зиготы-спорофита составляет первое, диплоидное звено полного цикла хламидомонады.

Гаплоидные мейозоспоры вырастают в одноклеточные вегетирующие особи, которые затем развиваются во вместилища митозоспор (т. е. спор, появившихся в результате митоза, непрямого деления клетки). Так заканчивается второе звено — развитие мейоспорогаплоида. Оба звена незамкнуты (чем и отличаются от циклов): за каждым следует иная фаза, чем та, с которой они начинались. Третье звено открывает митозоспора, а кончает вместилище митозоспор. Оно повторяется неоднократно, отражая развитие основной жизненной формы

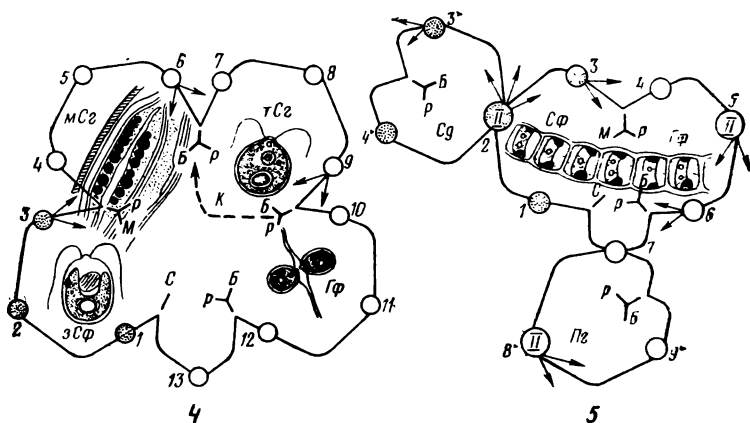


Рис. 4. Диаграмма зиготоморфного жизненного цикла хламидомонады: Б — обособление; К — самовозобновление; М — мейоз; Р — расселение; С — оплодотворение; Гф — гаметофит; зСф — зиготоспорофит; мСг — мейоспорогаплоид; тСг — митоспорогаплоид; 1 — зигота новообразованная; 2 — зигота-спорофит; 3 — зигота-вместилище; 4 — мейозоспора; 5 — мейохламидомонада; 6 — вместилище; 7 — зооспора; 8 — хламидомонада; 9 — вместилище; 10 — зооспора; 11 — гаметофит; 12 — вместилище изогамет; 13 — изогамета

Рис. 5. Диаграмма полного жизненного цикла улотрикса по-вислого: Гф — гаметофит; Пг — партеногаплоид; Сд — споридиоид; Сф — спорифит; 1 — зигота; 2 — улотрикс-спорофит; 3 — вместилище; 3' — вместилище диплоидных спор; 4 — зооспора; 4' — диплоидная зооспора; 5 — улотрикс-гаметофит; 6 — вместилище; 7 — гамета; 8' — улотрикс-партеногаплоид; 9' — вместилище

одноклеточной хламидомонады с ее бесполом самовозобновлением. Каждое самовозобновление — замкнутый простой цикл, который, однако, входит как звено в состав полного цикла. Переход такого митоспорагаплоида от самовозобновления к половому размножению — это четвертое звено: развитие одноклеточного гаметофита. Оно проявляется в превращении хламидомонады во вместилище именно гамет, а не спор. Обособленная фаза гаметы завершает полный цикл хламидомонады, начатый с зиготы.

Сложность жизненного цикла хламидомонады обязана ее примитивности. Подобные циклы эволюционно сокращались до двух звеньев с обособленной фазой гаметы у высокоорганизованных водорослей. В цикле хламидомонады заключается четыре трехфазных звена, одно из которых диплоидное, и обособленная фаза гаметы. В таком полном цикле происходит пять разрывов организменной непрерывности, не считая кратного самовозобновления. Первое звено одноклеточной хламидомонады может быть прообразом и для цикла зигнемы: нужно одну фазу зиготы заменить на три диплоидные одноклеточные фазы (зигота-зачаток, зигота-спорофит, зигота — материнская клетка мейоспор). Это же относится к циклам сфероплеи и диатомеи.

Улотрикс привлекает внимание. Жизненный цикл улотрикса (зеленые водоросли) имеет большое значение для понимания эволюции начальных типов цикла. Улотрикс имеет нитевидное тело и встречается большими полями в виде пушистого налета на камнях прибрежной зоны. Его все чаще переводят из категории **моногенетического гаплоида**, не имеющего чередования поколений, в категорию **дигенетического гаплодиплоида** с чередованием поколений. Пресноводный вид улотрикс опоясанный теперь относится к зиготоморфному циклу, который является частным случаем двойного, а раньше считался просто гаплоидом (простой цикл). Морской вид улотрикс повислый имеет тоже **двойной цикл**, но он изоморфный (со сменой внешне одинаковых поколений).

Улотрикс опоясанный обычен для северной половины нашей страны. Ранней весной его не найти: основная жизненная форма вымерзла. Однако остались перезимовавшие зиготы. При потеплении они готовятся к прорастанию. На этом кончается первое звено цикла — развитие зиготоспорофита. Второе звено начинается с

того, что из лопнувшей оболочки зиготы выплывает пачка из восьми (в среднем) гаплоидных зооспор — результат мейоза и последующего митоза. Она распадается, и зооспоры освобождаются. Зооспора прикрепляется к какому-нибудь предмету и начинает преобразовываться в ризондную клетку. Последняя поперечно делится, давая простую многоклеточную нить (второй уровень морфологической полимеризации). По достижении улотриксом взрослого состояния вегетативные клетки становятся местами митозозоспор. Этим заканчивается второе звено — развитие мейоспорогаплоида, что аналогично развитию хламидомонады.

Митозозоспоры открывают третье звено цикла улотрикса. Они дают такую же многоклеточную нить, как и мейозозоспоры. Митоспорогаплоид многократно самовозобновляется спорами. Наступление неблагоприятных условий прерывает цепь самовозобновлений, повторений третьего звена. Из вегетативных клеток образуются места не спор, а гамет. Это четвертое звено, начатое спорой, заканчивается с образованием гаметангиев. Так развивается гаметофит.

Обособленная фаза гамет заканчивается при их слиянии в зиготу, замыкая полный цикл из четырех трехфазных звеньев и одной обособленной фазы (гаметы). Он включает пять смен особей, не считая кратного самовозобновления: зиготоспорофит, мейоспорогаплоид, кратный митоспорогаплоид, гаметофит и гамета. Цикл полностью совпадает с таковым у хламидомонады. Разница только в высоте уровня их морфологической сложности. Обратим внимание, что эти водоросли относятся к разным классам, а жизненные циклы одинаковые.

Зигота улотрикса повислого не впадает в период покоя. Она прорастает непосредственно после оседания и прикрепления, давая диплоидную нить (рис. 5). Улотрикс повислый — вторично морская водоросль. Стадия покоя оказалась в море излишней. Диплоидная нить обычно производит мейозозоспоры, из которых вырастает гаплоидная нить, не отличимая от диплоидной, но дающая гаметы. Такой жизненный цикл имеет всего два трехфазных звена и одну обособленную фазу.

Эволюция жизненного цикла улотрикса повислого прошла тип цикла улотрикса опоясанного, но не дошла до строгого чередования поколений. В зависимости от экологических условий наблюдаются два основных нару-

шения, свойственные примитивным водорослям разных отделов. У них изоморфная смена особей еще неустойчива. Некоторые изогаметы, не сумевшие вступить в брак, партеногенетически дают гаплоидное самовозобновление улотрикса. Последний оказывается **партеногаплоидом**. Его можно назвать **партенофитом**. Другое нарушение связано с развитием у диплоидного спорофита не мейоспор, а митоспор, подобных нейтральным спорам эктокарпуса. Такие диплоидные споры воспроизводят снова диплоид (спородиплоид). Оба способа самовозобновления (без чередования поколений) могут повторяться, создавая вместо двухзвенного цикла четырехзвенный с обособленной фазой гаметы. Подобные полные циклы на основе двухзвенного цикла довольно распространены и среди примитивных бурых водорослей.

Полные циклы улотрикса повислого и эктокарпуса стручковатого совпадают, если пренебречь разными уровнями морфологической сложности. Такое сходство жизненных циклов у далеких групп (разные отделы!) и различные у близких (внутри рода) привели К. Л. Виноградову (Ботанический институт АН СССР) к выводу о малой значимости признака типа жизненного цикла в систематике. Однако подобные конвергенции признаков имеют большое значение для понимания эволюции.

Очевидное невероятное (водяная сеточка). Филогенез одноклеточных в направлении к многоклеточным шел разными путями. Из них совершенно особый — развитие ценобиев. Ценобий — это водоросль, тело которой состоит из множества более или менее самостоятельных вегетативных клеток, не делящихся в течение всей их общей жизни, т. е. от образования ценобия до его естественной гибели в результате размножения. Значительная самостоятельность клеток и постоянство их числа связаны с другими важнейшими свойствами ценобия, что делает его жизненный цикл необычайным. Ценобии встречаются в классах хлорококковых и вольвоксовых (зеленые водоросли).

В заводях, прудах, ямах водится свободноплавающая мешковидная водяная сеточка — гидродикцион ретикулатум (зеленые водоросли). Эта водоросль не просто ценобий, а в высшей стадии своего развития — ценобий, состоящий из ценобиев (**ценоценобий**). Водяная сеточка — настоящий гигант среди зеленых водорослей. Ее отдельные особи достигают 1,5 м длины, а ячейки сеточ-

ки, сложенные шестью продолговатыми многоядерными клетками, — до 3 см при длине клетки до 1,5 см. Общее число столь крупных клеток доходило до 10 тыс. и более. В жизненном цикле гидродикциона сменяют друг друга несколько разных по структуре самостоятельных организмов (рис. 6).

Проследим, сперва вкратце, жизненный цикл сеточки. Зигота возникает при слиянии изогамет. Она накапливает запасные вещества, увеличивается в размерах, переходит в состояние длительного покоя, а затем мейотически прорастает, образуя четыре гаплоидные зооспоры. Фазы развития зиготы аналогичны приведенным на рис. 4 для хламидомонады, т. е. зиготу можно рассматривать как спорофит. За обособленной фазой зиготы следует звено гаплоидного полиэдра — угловатой одноклеточной водоросли, в которую превращается мейозозоспора. Ради упрощения описания обособленная фаза зиготы не развернута в трехфазное звено.

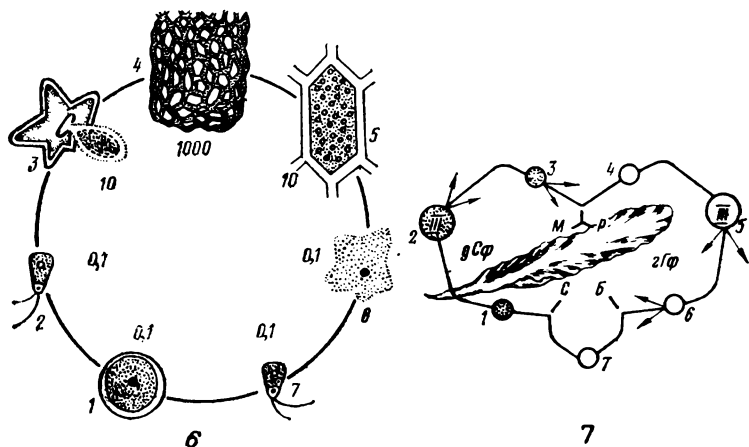


Рис. 6. Схема соотношения размеров тела водяной сеточки (порядок величин дан в миллиметрах для наиболее крупного экземпляра) на разных этапах ее развития: 1 — зигота; 2 — зооспора; 3 — первичная сеточка; 4 — взрослая сеточка из многоядерных клеток; 5 — многоядерная клетка материнской сеточки; 6 — обособившееся ядро многоядерной клетки с участком цитоплазмы; 7 — изогамета

Рис. 7. Диаграмма изоморфного гаплодиплоидного жизненного цикла энтероморфы: *гГф* — гаплоидный гаметофит; *дСф* — диплоидный спорофит; 1 — зигота; 2 — диплоидный спорофит; 3 —местилище спор; 4 — мейозозоспора; 5 — гаплоидный гаметофит; 6 —местилище гамет; 7 — изогамета

Полиэдр растет и достигает зрелости. В какой-то момент его оболочка ослизняется и из нее выходит... что бы вы думали? Не одна и не множество спор, а готовая многоклеточная **первичная сеточка**, совсем крошечная. Она пассивно плавает и растет, но число клеток у нее не меняется от рождения. Это ценобий. Однако число ядер в каждой клетке сеточки увеличивается. Все клетки вегетируют, и ценобий достигает зрелости — клетки становятся вместилищами. Из каждой выходят (в противоречии с привычным) не зооспоры, а полностью сформированные миниатюрные **дочерние сеточки**. Общее число их — тысячи.

Такое неполовое размножение может повторяться, самовозобновляя сеточки. Но какое оно — споровое либо вегетативное? Относили его и к живорождению. Точнее всего, оно ценобиальное.

При наступлении неблагоприятных условий самовозобновление гидродикциона прекращается. В материнских клетках зачатков возникают пачки изогамет. Пачки расходятся, затем ослизняются, а изогаметы выплывают и сливаются попарно, образуя зиготы и тем заканчивая цикл развития сеточки. Он складывается из трех трехфазных звеньев: полиэдр, цено- и гаметоценобий. Они соответственно дают организмы: одна первичная сеточка, множество дочерних сеточек и множество изогамет.

Как согласовать жизненный цикл ценобия с циклами других водорослей, еще не совсем ясно. Ограничимся сообщением некоторых подробностей преобразования водяной сеточки.

Наиболее сложен гидродикцион в стадии материнской сеточки, клетки которой стали вместилищами дочерних сеточек. Материнская сеточка образована тысячами оболочек от ее клеток, внутри каждой из которых находится не протопласт, а дочерняя сеточка, состоящая тоже из тысяч клеток, но уже живых, с протопластом. Выход молоди из оболочек материнских клеток — это уход всей живой структуры. Остаются лишь пустые и ослизненные клеточные оболочки мертвого материнского тела.

В ценобиальном размножении гидродикциона поражает образование каждого дочернего ценобия. Вся живая структура клетки материнского ценобия преобразуется не во множество спор, а в единый ценобий. Необычайность ценобиального размножения связана с внут-

ренными процессами в сложных клетках. Они еще более странные.

Развитие полиэдра охватывает период от его образования из зооспоры до выхода из него первичной сеточки. Как она там возникла? Жизнь внутри полиэдра проходит этапы: однаядерная клетка, деление ядер, **вырастание многоядерной клетки**, распад цитоплазмы на участки по числу ядер, их оформление в однаядерные клетки, а затем и в зооспоры, взаимоподвижность зооспор внутри оболочки полиэдра, переход зооспор в упрощенное безжгутиковое состояние клеток тела, правильное соединение последних в первичную сеточку и неподвижность. И все это происходит внутри полиэдра! Непостижима пока биологическая природа столь длинной цепочки преобразований. Но вид широко распространен, т. е. хорошо приспособлен к жизненным условиям.

Заметим, что многоядерность клетки соответствует многоклеточности. Это другое, менее совершенное направление морфологического усложнения (**«неклеточное строение»**). Оно образуется в двух классах водорослей — сифоновых и сифонокладовых, но встречается и в других отделах. Поэтому морфологический уровень сложности зрелого полиэдра — второй, а материнского ценоценобия — третий, хотя и с оговоркой о неклеточном строении.

Известный немецкий специалист в области ядерно-фазных преобразований М. Гартман более полувека назад относил возникновение зооспор в гидродикционе к шизогонии (расщепление многоядерного тела на самостоятельные клетки), но дело оказалось сложнее. За расщеплением следуют процессы, в которые трудно было бы поверить, не будь они фактом. Упрощение полностью оформленных и подвижных зооспор внутри полиэдра, затем их соединение, но уже как клеток в многоклеточную сеточку — это и удивительно и необъяснимо. То же повторяется в каждой клетке материнской сеточки. В ценобиальном способе размножения и роста сочетаются процессы вегетативного и бесполого размножения, делая его не сравнимым ни с одним из существующих способов.

Циклы с раздельными генерациями

Двуликие растения (энтероморфа). Поразительное свойство растений, отличающее их от животных, — это

чередование поколений, разделение на две и более существенно различные генерации. Чередование поколений у растений появилось независимо в разных отделах и даже в разных классах отделов. Оно не имеет ничего общего с так называемым чередованием поколений у животных.

Вслед за зиготоморфным типом жизненного цикла появился изоморфный, когда оба поколения (бесполое и половое) были одинаковые и существовали отдельно друг от друга — не только в пространстве, но и во времени. Затем эволюция привела к разным генерациям цикла. За ним последовало срастание двух последовательных генераций — спорофит (либо гаметофит) вырастал на гаметофите (либо спорофите), оставляя его иждивенцем на всю жизнь.

Обратим внимание на различие жизненных циклов по признакам: ведущая роль особи (спорофит либо гаметофит является иждивенцем), плоидность иждивенца (диплоид либо гаплоид), сростность генераций (смены особей раздельны либо сростные), соотношение размеров спорофита и гаметофита.

Раздельный изоморфный жизненный цикл имеет энтероморфа (род, близкий к ульве). Она распространена в морях умеренной зоны. Таллом достигает десятков сантиметров и употребляется в пищу. Смена особей строгая. Внешне спорофит и гаметофит одинаковы. Цитологически они разные — диплоспорофит и гаплогаметофит (рис. 7). Жизненный цикл энтероморфы состоит из двух трехфазных звеньев (спорофит и гаметофит) и обособленной фазы гаметы. Диплогаплоидный цикл наиболее распространен среди растений.

В гетероморфном цикле обычно спорофит превосходит гаметофит. В некоторых группах водорослей спорофит мельче гаметофита: все водоросли с зиготоморфным циклом, некоторые сифоновые и др. Мельче он и у мхов. Чаще всего диплоиден спорофит, но у циклоспоровых (основной класс бурых водорослей) диплоидны как макроспорофит, так и микрогаметофит, а у сфероплен (зеленые водоросли) обе смены особей гаплоидны. В семействе кутлериевых (бурые водоросли) все три рода (микрозония, занардиния и кутлерия) имеют резко различающиеся циклы. Микрозония найдена только в виде самовозобновляющихся спорами диплоидных слоевищ. Занардиния обладает изоморфными сменами. Кутлерия

известна своим более крупным гаметофитом. У обоих родов раздельные генерации.

Раздвоение особи на спорофит и гаметофит привело в последующем к их срастанию, но не к исчезновению одной из них. Почти все эволюционно продвинутые водоросли имеют раздельно существующие смены особей, а все высшие растения (от мхов до цветковых) — только сросшиеся формы. Правда, у папоротникообразных это явление временное, а у красных водорослей раздельность жизни двух жизненных форм сочетается со сросстостью одной из них с миниатюрной третьей особью. Не случайно багрянки иногда выделяют в самостоятельное царство.

Двуликость подавляющего числа видов растений понимается по-разному. Одни считают разными особями каждого из членов раздельно живущей пары смен, но сросшиеся спорофит с множеством гаметофитов относят к одной особи. Многие считают одной особью любую пару смен, так как даже при раздельном существовании члены пары преемственно связаны между собой. Можно особью считать отдельное растение, а их чередующуюся пару относить к особям более высокого морфологического уровня, не сопоставимым с отдельным членом пары. У флоридей (высший класс красных водорослей) такую составную особь более высокого уровня обычно образуют три смены особей. У некоторых красных водорослей к основной жизненной форме приводит вегетативное размножение, отчего составную особь образует еще большее число смен. Различных форм составных растений в природе много.

Соотношение спорофита и гаметофита, клетки и многоклеточного растения, отдельной оси и их куста в виде коллективного организма и другие подобные соотношения части и целого, особи и группы особей всегда волновали ботаников. Иногда возникали обширные обсуждения вопроса о том, что есть растительная особь? Сравнительно недавние результаты дискуссии по этому вопросу были подытожены Г. Г. Левиным (Ботанический институт АН СССР). Но и теперь еще многое осталось неясным и решается индивидуально, как это показано В. В. Письяковой (Ленинградский педагогический институт). Согласно системному подходу и спорофит, и гаметофит будем относить к разным особям, а их сросшуюся пару — к одной составной (множественной) осо-

би более высокого уровня морфологической сложности, не сопоставимой ни со спорофитом, ни с гаметофитом поодиночке.

Ламинария вводит в заблуждение. Жизненный цикл ламинарии (морская капуста) дигенератный и гаплоидный, как у энтероморфы (см. рис. 7), но он с карликовой формой (наноморфный). Если спорофит ламинарии имеет седьмой уровень морфологической полимеризации, то ее гаметофит бывает от третьего уровня (короткая разветвленная нить) до первого (единственная клетка). На многоклеточном гаметофите ламинарии образуется несколько оогониев.

Часто жизненный цикл ламинарии уподобляется циклам некоторых групп высших растений, что неверно. Остановимся на кажущемся сходстве гаметофита ламинарии и заростка папоротника, а также кучного роста ламинарии и кустистости многих цветковых или разноточности водорослей.

В развитии папоротника есть этап срастания поколений. Он длится, пока существует заросток с зиготой или с ростком спорофита. Хотя бы временного срастания поколений у ламинарии нет, в чем нетрудно убедиться, проследивая ее жизненный цикл. Яйцеклетка (в многоклеточном гаметофите ламинарии) выходит из оогония, полностью теряет с ним физиологическую связь, но закрепляется на его оболочке. Гаметофит отмирает после выхода всех яйцеклеток, но безжизненная оболочка может существовать очень долго. Сохраняется же только прикрепление нескольких яйцеклеток к пустой оболочке. Оплодотворение происходит на месте. Зигота прорастает здесь же. Цикл ламинарии с отдельными генерациями, а у папоротника отчасти сростые генерации, т. е. они существенно разные.

От останков гаметофита ламинарии поднимается несколько вертикальных осей (по числу зигот), образующих как бы куст. Но он составлен генетически разными осями и, значит, не представляет собой единый организм. А вот куст корневищной и корнеотпрысковой заросли цветковых растений и некоторые многонитчатые водоросли генетически и морфологически сходны. Этим они отличаются от кучного роста нескольких особей ламинарии.

Необычайные циклы (кладофора и сфероплея). Жизненные циклы некоторых типов свойственны отдельным

родам, а то и видам высших таксонов. Эволюционно такие исключительные типы — шутки мутирования. Так, обычный для большинства водорослей диплогаплоидный тип видоизменяется по диплоидности и становится диплоидным (кладофора собранная) либо гаплогаметоидным (сфероплея).

Род кладофора (зеленые водоросли) имеет разветвленный нитчатый таллом, громадные клетки которого многоядерны. Размножение примитивное: вместилища возникают из вегетативных клеток, зооспоры сходны с изогаметами. Род распространен в морях и пресных водах. Водоросль крупная, образующая большие скопления тины. Чередование поколений изоморфное, обычно гаплодиплоидное. Но у речного вида кладофора собранная были обнаружены диплоидные зооспоры, что делает ее цикл диплодиплоидным: зигота → спорофит → материнская клетка споры → диплоидная спора → диплоидный гаметофит → диплоидная материнская клетка гамет → гаметы → зигота. Но это наблюдение еще нуждается в дополнительных фактах.

Этот пример показывает те великие трудности обобщения, которые испытывают альгологи при распространении наблюдений над одной группой особей на таксон более высокого ранга. Гаплодиплоидный цикл кладофоры известен с 1929 г., а диплодиплоидный был открыт недавно. Если бы исследователи сперва напали на речной вид, то представление о жизненном цикле рода было бы ошибочным. Но все виды не пересмотришь, если на каждый тратить год квалифицированного труда! Ведь нужно не только наблюдать в природе весь годовой цикл, но и разводить в лаборатории культуру растения.

Насколько неисчерпаема природа в создании типов жизненного цикла, показывает развитие сфероплеи из того же класса сифонокладовых водорослей. Эта очень своеобразная водоросль встречается ранней весной в мелких водоемах. Ее неразветвленный нитчатый таллом расчленен на многоядерные участки. Сфероплея, будучи гаплоидной (как зигнема), почти всегда размножается только половым путем. Но у такого неклеточного гаметогаплоида изредка образуются зооспоры. Тогда у сфероплеи возникает смена гаплоидного гаметофита на гаплоидный же спорофит (рис. 8). Если принять цикл сфероплеи за зиготоморфный (зигота — спорофит), то, как и

у хламидомонады, он окажется гаплодиплоидным (см. рис. 4).

Устойчивое существование видов с исключительным циклом показывает большие творческие возможности природы, живучесть некоторых аномалий, созданных мутациями и отбором. Распространенное представление, что спорофит обязательно диплоид, а гаметофит — гаплоид, верно лишь для большинства растений. Нельзя абсолютизировать известные правила. Это сужает представление о приспособительных признаках. Процветание аномалий дает возможность исследовать разнообразие путей эволюции.

Два этапа размножения. При описании жизненных циклов необходимо иметь в виду два последовательных этапа размножения. Первый этап скрытый, предварительный, множественный. Второй этап — явный, окончательный и всегда единственный.

Скрытый этап размножения протекает под покровами материнского тела и представляет собой закладку множества органов размножения либо зачатков потомства, находящихся в физиологической связи с материнским растением. Таковы спорангии и гаметангии, споры и гаметы в них, сорусы и цветки. На скрытом этапе происходит подготовка расширенного воспроизве-

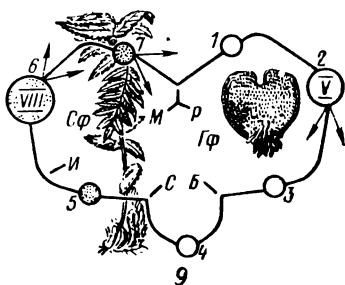
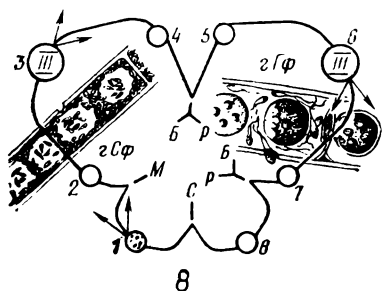


Рис. 8. Диаграмма изоморфного гаплогаметного жизненного цикла сфероплеи: гГФ — гаплоидный гаметофит; гСФ — гаплоидный спорофит; 1 — зигота; 2 — гаплоидная зооспора; 3 — гаплоидный спорофит; 4 — плодущее ядро (гомолог спорангия); 5 — гаплоидная зооспора; 6 — гаплоидный гаметофит; 7 — плодущее ядро (гомолог гаметангия); 8 — яйцеклетка

Рис. 9. Диаграмма гетероморфного сростно-раздельного жизненного цикла равноспорового папоротника: И — переход иждивенца на самостоятельное питание; 1 — спора; 2 — заросток; 3 — архегонияльная клетка; 4 — яйцеклетка; 5 — зигота; 6 — зрелый папоротник; 7 — материнская клетка споры

дения — создание множества однотипных органов размножения и зачатков потомства. Скрытый этап бывает неоднократным. Высокоорганизованные растения обладают последовательно-ступенчатым развитием органов размножения: в самом сложном органе образуется один или несколько других более простых органов, а в каждом из них — по нескольку еще более простых, и так — до материнской клетки зачатка, а затем и до обособления зачатка.

Иное дело — явный этап размножения — отчленение зачатков либо молодых потомков. Таковы расселение зоо- и апланоспор в воде, выход самостоятельного потомства в виде автоспор, ветровое распыление спор, распространение семян, отделение проростков (фукус, папоротник) и ценобиев. У особей с примитивным сложным циклом расселение бывает двукратным. Филогенетически оно сокращается до одного у высокоорганизованных растений (фукусовые, семенные растения) за счет прорастания одноклеточного зачатка на материнском теле.

Закладка органов размножения (например, материнской клетки зачатка) не вызывает разрыва непрерывности цикла. Образование самого зачатка (спора, гамета, зигота) неминуемо связано с началом нового простого цикла, либо нового звена сложного цикла, относящегося к дочернему организму, либо обособленной фазы, т. е. означает разрыв цикла. Зачаток может долго находиться в физиологической связи с материнским растением. Сюда относятся все случаи внутреннего оплодотворения, питания зиготы и проростка материнскими соками. Разрыв течения цикла не означает расселения потомства. Он отмечает только сам факт образования потомства, переход линии жизни с одного организма на дочерний, обособление фазы зачатка.

Рано или поздно, но наступает момент расселения — отрыв дочернего растения от материнского. У цветкового растения отрыв семян происходит много времени спустя после разрывов цикла, которые трижды совершаются в цветке: образование спор, образование гамет и образование зигот. На вершинах филогнеза (семенные растения) расселение происходит раньше, чем приобретение независимости потомком. Зародыш первое время питается запасными веществами, оставленными материнским организмом в семени. Его самостоятельность при-

обретаются в два этапа: отделение семени и переход проростка на самостоятельное питание при развитии корня и первых листьев. В подобных случаях самостоятельность потомка достигается ценою гибели частей материнского организма (части семени) либо самого материнского растения целиком (заросток папоротника, материнский ценобий гидродикциона, часто протонема мха).

Между последним из скрытых этапов размножения и расселением протекает разное время. Созревание скрытых во вместилище зооспор и выход их из него **следуют** непосредственно одно за другим. Образование зигот в цветке (одна из ступеней скрытого этапа размножения) и распространение семян отделены друг от друга значительным сроком. Явный этап размножения (расселение) лишь оформляет умножение потомства, происходящее на скрытых этапах размножения, т. е. на материнском теле.

Срастание (эмбрионизация) поколений папоротника. Раздельное существование чередующихся спорофита и гаметофита удивительно. Еще более поражает последующая эволюция этих самостоятельных смен особей. Она привела к их объединению как бы в одно более или менее общее тело материнского и дочернего организмов. Растение оказывается генетически и анатомически составным. Таков путь от низших к высшим растениям. Отделы папоротникообразных растений (хвоцевидные, плауновидные и папоротники) обладают промежуточным типом жизненного цикла. Если для водорослей характерно раздельное бытие спорофита и гаметофита, то у семенных растений и мхов они сращены на всю жизнь, а у папоротникообразных их сращение захватывает лишь небольшой период существования.

Учет признака сращения позволяет разделить жизненные циклы с чередованием поколений на четыре группы: с раздельными генерациями (энтероморфа), со сростно-раздельными генерациями (папоротники), со стростными генерациями (циклоспоровые бурые водоросли, мхи и семенные растения) с объединенными раздельными и сростными генерациями (красные водоросли). Познакомимся с их особенностями.

Расселение папоротника споровое. Гаплоидная спора, попавшая в подходящее место, прорастает и дает многоклеточный гаплоидный гаметофит в виде заростка

(рис. 9). На заростке возникает несколько архегониев — органов полового размножения. Это первый шаг скрытого этапа размножения. Образование в архегонии яйцеклетки — это второй шаг. Он сопровождается разрывом течения цикла: яйцеклетка — это новый, хотя и мимолетный, организм. Заросток в этот момент состоит из гаметофита и нескольких яйцеклеток по числу архегониев.

Одна из яйцеклеток заростка оплодотворяется и становится зиготой. Последняя остается на заростке единственной. Заросток вегетирует. Зигота непосредственно без периода покоя делится митотически, превращаясь в диплоидный проросток спорофита, но развивается сростно с гаметофитом. Такое взаимоотношение материнского и дочернего организмов часто называют паразитическим, но это недоразумение. Беспомощный потомок, вскармливаемый материнским организмом, никак не паразит, а желаемый иждивенец — продолжатель вида, как любой эмбрион.

Проросток дочернего спорофита папоротника постепенно переходит на собственное питание. Затем он становится полностью самостоятельным спорофитом, а гаметофит отмирает. Весь ряд преобразований от гаметофита с яйцеклеткой и кончая еще не полностью самостоятельным ростком спорофита представляет собой сростную часть развития папоротника. (Здесь отмечено развитие составного организма, а не цикла. Фазы последнего всегда отмечают развитие только одного организма либо органа.) Момент полного функционального отделения молодого спорофита от останков заростка — это явный этап размножения. Расселения при этом нет.

Росток папоротника переходит в стадию взрослого спорофита. Летом на некоторых листьях-вайях возникают сложные органы спороношения — сорусы. Несколько плодущих вай — это первый скрытый этап бесполого размножения. Развитие множества сорусов на вайе — второй скрытый этап. Оформление спорангиев в сорус — третий этап. Созревание множества диплоидных материнских клеток спор в каждом спорангии — четвертый этап. Все это время тело диплоидного спорофита не составное. Но вот в материнской клетке спор наступает мейоз, приводящий к четырем гаплоидным мейоспорам. Это пятый этап скрытого размножения, но он сопровождается разрывом цикла, переходом по-

следнего с материнского растения спорофита на дочернюю спору.

Все недолгое время, пока зрелые споры находятся в спорангии, папоротник представляет собой составной (множественный) организм из спорофита и множества зрелых спор на всех его вайях. Связь спорофита и спор не тканевая, а механическая. С наступлением сухой погоды спорангии раскрываются и папоротник пылит, рассеивая миллиарды спор, — явный этап размножения, реализация пяти скрытых этапов. Составное тело папоротника снова становится чистым спорофитом, но, кроме него, в окружающей среде появилось множество самостоятельных спор.

Циклы со сростными генерациями

Организм в виде органа (филлофора). Вспомним последовательность развития равноспорового папоротника: заросток → заросток вместе с ростком спорофита → самостоятельный молодой папоротник. Заросток и папоротник часть своей жизни полностью самостоятельны. Их недолгая совместная жизнь легко воспринимается как развитие двух растений, не похожих одно на другое. Однако нетрудно заметить, что временность сростности и разнохарактерность сросшихся организмов препятствуют наглядности представления о едином составном (множественном) организме высшего уровня целостности.

Иное ощущение вызывают те растения, спорофит и гаметофит которых всю жизнь сращены в единое морфологическое целое, причем один микроскопичен и многочислен, а другой велик и служит кормильцем малышей. Физиологическая целостность такого двуединого (множественного) постоянно сростого растения приводит к восприятию последнего как одного растения, имеющего несколько необычные «органы размножения». Это создало две взаимоисключающие точки зрения на такие растения.

Согласно первой здесь уже нет кормильца и иждивенца (матери и эмбриона), а есть только организм и его орган. А по другой — иждивенец, будь он в миллиарды раз меньше кормильца, все же остается растением другой генерации, чем кормилец. Биологически вторая точка зрения более справедлива. Она подтверждается

филогенетически — историческим развитием, когда иждивенец был самостоятельным и сходным с кормильцем. Подтверждается и онтогенетически — разницей в их наследственном материале. Сростное существование растений характерно для красных водорослей, бурых циклоспоровых, всех высших, учитывая переходность срастания особей (эмбрионизация) у папоротников.

Среди водорослей распространены эпифиты, когда малое растение одного вида поселяется на большом растении другого вида, как на нейтральной подложке. Крохотные шаровидные тельца (нематении), подобные бородавкам и обычные для довольно крупного таллома филлофоры Броди (красные водоросли), раньше относили к эпифитам какой-то другой группы. Позднее более тщательное исследование показало, что выросты — это карликовые спорофиты той же водоросли, притом ее пожизненные иждивенцы.

Обратим внимание на особенность класса флоридей — основной группы отдела багрянок. На гаплоидном гаметофите (как одной из двух основных жизненных форм) развиваются очень своеобразные женские половые органы (карпогоны). В каждом из них возникает яйцеклетка, которая тут же и оплодотворяется. Зигота немедленно прорастает на месте и образует многоклеточное разветвленное тело — дочерний диплоидный организм (**карпоспорофит**). Его функция — порождение великого множества диплоидных карпоспор. Они возникают по несколько штук на концах нитей, а затем рассеиваются. Из свободноплавающих карпоспор после их прикрепления вырастают **тетраспорофиты**, сходные по форме с гаметофитом, но диплоидные. В тетраспорангиях путем мейоза образуются четверки спор — гаплоидные тетраспоры. Они расселяются и дают начало гаплоидным гаметофитам. Споры багрянок пассивны (апланоспоры) и в массе гибнут. Ради восполнения потерь трехликому растению приходится дважды размножаться многочисленными спорами.

Спорофит филлофоры Броди (нематений) совместил в себе признаки и карпо- и тетраспорофита, т. е. оказался как бы **карпотетраспорофитом**, но его принято называть тетраспорофитом. От образования зиготы в карпогоне до высеваания тетраспор спорофит всю жизнь находится на материнском растении и питается его соками. Единственная функция тетраспорофита — размножение

спорами, но не вегетирование. Гаметофит и вегетирует, и порождает поколение тетраспорофитов, которые остаются иждивенцами на его теле. Половой процесс с образованием зиготы присущ только гаметофиту, но расселение потомства не происходит, так как потомство стало выполнять узкую функцию дополнительного органа размножения. Двухзвенный цикл филофоры Броди мог возникнуть в результате сокращения обычного для флоридей трехзвенного цикла.

Разгадка цикла фукусовых. Давно и прочно установилось мнение, что жизненный цикл у фукусовых водорослей (центральный порядок циклоспоровых) простой диплоидный, как у животных, что необычно для растений. Альгологи сами удивлялись такому циклу у этих бурых водорослей. Они видели некоторые странности развития фукусовых, но не могли их объяснить. Жизненный цикл фукусовых водорослей был окутан какой-то тайной.

Более 20 лет назад Ю. Е. Петров в своей кандидатской диссертации на основе фактов и их теоретического анализа опроверг ставшее классическим представление о диплоидном цикле фукусовых. Он показал, что циклоспоровые имеют двухзвенный цикл со сменой диплоидного спорофита на диплоидный гаметофит. Основным в объяснении жизненного цикла фукусовых было у Петрова иное понимание природы очень глубокого проникновения в тело водоросли ее органа полового размножения — выстилающего слоя концептакула (углубления), имеющего ветвящийся вид. Проследим жизненный цикл фукусовых водорослей с этой точки зрения.

Зигота у типичных представителей семейства фукусовых, прикрепленная снаружи слоевища, прорастает митотически, давая диплоидный росток (фукус). Последний иногда в стадии ростка с ризоидами отделяется от слоевища и уносится водой. Некоторые фукусовые обычно проходят шесть этапов становления: 1) обособление в концептакуле глубинной яйцеклетки, 2) выход ее наружу, 3) прикрепление на своем слоевище в месте, удобном для встречи с антерозоидом (сперматозоидом), 4) оплодотворение на растении, 5) развитие из зиготы диплоидного ростка и 6) последующее расселение молодого спорофита.

На подходящем субстрате росток закрепляется и начинает набирать силу. Взрослый спорофит подготавли-

вается к размножению. Но спорангия не возникает, что необычно для столь высокоорганизованной водоросли. В этом слабое место новой теории. Однако изобретательная природа способна на разные отклонения. Верхушечная клетка (слоевище фукусовых растет апикально) становится материнской и отчленяет дочернюю, которая начинает играть роль инициальной, т. е. как бы диплоидной споры (проспоры). Но как трудно было все это не столько увидеть, сколько понять и догадаться, что эта клетка — именно спора (проспора)! Она морфологически выделяется среди окружающих ее клеток, но спорангия все же нет. Спора прорастает, но не наружу, что естественно для вегетативных клеток, а внутрь слоевища, которое уступает ей дорогу и окружает подобием ткани. Все это очень необычно. О природе такого концептакула в виде «ветви отрицательного роста» давно спорили, но тайну не могли раскрыть.

По новой теории выстилающий слой концептакула возник из одной клетки, которую естественно принять за спору. Этот слой оказывается дочерним организмом внутри старого, хотя оба они диплоидные. Но ведь и кладофора собранная и все флоридеи имеют диплоидидиплоидную смену поколений.

Половые органы фукусовых возникают в глубине концептакула и только на его выстилающем слое. Петров приходит к выводу, что выстилающий слой — это и есть гаметофит. Он отмечает и другие, уже тонкие, хотя и очень доказательные для специалиста, признаки подобия выстилающего слоя самостоятельному дочернему ростку. На выстилающем слое концептакула формируются оогонии. В них происходит мейоз. Так образуются яйцеклетки, которые затем выбираются наружу для встречи с антерозоидами.

Филогенез такого странного гаметофита циклоспоровых пока не ясен. Циклоспоровые весьма эволюционно продвинуты. За весь двухзвенный цикл (при одной обособленной фазе яйцеклетки) материнское растение расстается с дочерним лишь однажды, да и то часто в виде ростка, что свойственно только самым высокоорганизованным растениям. Ведь число пересевов увеличивает опасность гибели зачатка. Эволюция направлена в сторону срастания генераций, т. е. эмбрионизации, что имеется у циклоспоровых, но чего нет в других классах бурых водорослей.

Онтогенез и жизненный цикл. Нет единого мнения о соотношении понятий жизненного цикла и онтогенеза. Одни выделяют два разных процесса: связь поколений и индивидуальное развитие. Другие видят только единственный многогранный онтогенез и его незначительную часть — цикл развития. Третьи различают цикло- и онтогенез как два разных и самостоятельных процесса. Последнее мнение широко распространено и наиболее соответствует природе. Его и примем, хотя и с уточнениями.

Диктиота (бурые водоросли) представлена тремя формами: бесполое растение, мужское и женское растения. У каждой особи есть свой онтогенез. Однако жизненный цикл их общий. Он при строгом чередовании форм особей связывает воедино цепь потомков, отмечает путь воспроизведения. Жизненный цикл как-то объединяет некоторые этапы трех онтогенезов, хотя каждый из них несравненно более сложен, чем цикл.

Онтогенез и жизненный цикл обычно начинаются у растений либо со споры, либо с зиготы и вплоть до состояния зрелого организма совпадают по направлению развития. При этом жизненный цикл состоит лишь из некоторых фаз на пути развития от зарождения организма до создания им зачатка такого же потомка — дочернего, внучатого либо еще более далекого. Онтогенез продолжается вплоть до естественного исчезновения организма: то ли от смерти, то ли от перехода в дочерние растения (деление одноклеточного). Жизненному циклу, согласно его определению, понятие смерти чуждо. Он только замыкается, связывая настоящее (материнский организм) с будущим (первый из потомков, подобных материнскому).

Поликарпики (например, деревья) имеют за один свой онтогенез несколько периодов размножения. Они дают последовательно несколько начал дочерних онтогенезов, не считая тысяч и миллионов начал одновременных дочерних онтогенезов в виде зачатков потомства (семена). Последние не входят в жизненный цикл материнского растения. Он един, непрерывен и переходит в новый цикл, который может начинаться лишь у правнука (красные водоросли). Простой цикл симметричен. Его нисходящее направление всегда равноценно другой половине — восходящему развитию зачатка до зрелого состояния. В сложном цикле симметричны его

звенья. Онтогенез не цикличен, его конец никогда не смыкается с началом.

Онтогенез — это развитие только одного растения и находящихся в физиологической связи с ним многих зачатков либо зародышей дочерних растений. Жизненный цикл включает в себя и самовоспроизведение, генетическую связь родителя с потомством, он включает продолжение жизни не только индивида, но и вида: жизнь передается эстафетой от организма к организму. Если границы онтогенеза — от зачатка до смерти, то границы цикла — от зачатка до такого же зачатка потомка, что захватывает несколько последовательных частей разных онтогенезов. При чередовании поколений в один цикл входят этапы развития двух и трех последовательных потомков, каждый из которых имеет свой онтогенез. Поясним эту разницу между жизненным циклом и онтогенезом на развитии яблони.

Кто есть кто у цветущей яблони. Направления жизненного цикла и онтогенеза совпадают на всем длительном многолетнем пути от зарождения яблони (зигота в чреве цветка) до подготовки ее к первому цветению. Но вот молодая яблоня дала цветочные почки. Впервые цветущее дерево — это не только радость садовода, но и одна из стадий онтогенеза, новое усложнение индивида. Не то означает цветение для жизненного цикла. После нескольких лет поступательного развития (роста) особи цикл достигает своей вершины, которая совсем иная, чем у онтогенеза. Далее течение цикла сворачивает на генеративное направление, на издержки ради сохранения вида. А онтогенез включает размножение как малую часть своего дальнейшего роста. Он монотонно движется все дальше и дальше к большему разрастанию яблони.

На вершине жизни течение цикла переходит с фаз развития целого растения на фазы лишь его органов размножения — цветков. При этом жизненный цикл умножается пропорционально числу цветков. В своем развитии цветок — это сперва орган спороношения, а затем — полового процесса. В жизни цветка объединяются два звена цикла. Последовательные фазы на восходящем направлении развития отмечают возрастание морфологической сложности тела растения (от первого к восьмому уровню сложности, см. рис. 2), а на нисходящем они отмечают понижение морфологической сложности.

сти органов размножения в виде все более мелких и глубже расположенных генеративных частей растения. Нисходящее направление развития от вершины жизни (взрослая яблоня, спорофит) все глубже уходит в структуру цветка, переходя на более низкие морфологические уровни сложности: взрослое растение → плодущая ветвь → соцветие → цветок → гинецей → пестик → плодolistик → семязпочка → археспориальная клетка (материнская клетка мегаспоры).

Впервые цветущая яблоня — это средняя стадия онтогенеза, привлекающая своей весенней красотой. Но в жизненном цикле (понятии хотя и естественном, но довольно абстрактном) цветением заканчиваются последние фазы сложного цикла, скрытые внутри органов цветка. Эти фазы — ничтожная часть онтогенеза, но они — симметричная половина цикла, его нисходящее направление (рис. 10).

Суть цветения яблони составляют события быстрые. В распускающемся цветке мейотически возникают из материнской диплоидной клетки четыре гаплоид-

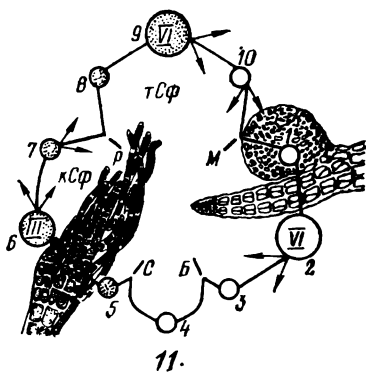
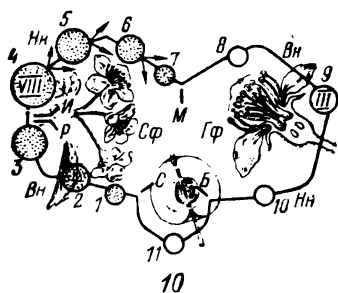


Рис. 10. Диаграмма семенного жизненного цикла яблони: Б — обособление; С — оплодотворение; И — переход иждивенца на самостоятельное питание; Р — расселение; Вн — восходящее, ростовое направление развития; Пн — нисходящее направление; 1 — зигота; 2 — предзародыш; 3 — метамер; 4 — взрослое растение; 5 — мегаспорофилл; 6 — мегаспорангий; 7 — материнская клетка мегаспоры; 8 — мегаспора; 9 — семиклеточный зародышевый мешок; 10 — незрелая яйцеклетка (с синергидами); 11 — яйцеклетка

Рис. 11. Диаграмма тройного гаплодиплоидного жизненного цикла полисифонии: кСф — карпоспорофит; тСф — тетраспорофит; 1 — тетраспора; 2 — гаметофит; 3 — карпогон; 4 — яйцеклетка; 5 — зигота; 6 — карпоспорофит; 7 — карпоспорангий; 8 — карпоспора; 9 — тетраспорофит; 10 — тетраспорангий

ные мегаспоры. Из них выживает лишь одна. Дальше происходит нечто весьма своеобразное, упомянутое в начале книжки. Мегаспора тут же в утробе семязпочки прорастает. Средой жизни для нее служит не вода, воздух или земля, а материнское тело. Вырастает до предела простое и малое гаплоидное растение — восьмиядерный зародышевый мешок. (Вспомним подобное развитие выстилающего слоя концептакула у фукусовых.) Зародышевой мешок по достижении своей зрелости становится семиклеточным гаметофитом, дочерним гаплоидным растением огромного спорофита яблони. Гаметофит и спорофит яблони сращены физиологически, не более. Они различаются генетически. И не беда, что гаметофит мал и мимолетен, что их множество, что он иждивенец на всю жизнь и не видит бела света внутри утробы спорофита. И спорофит, и гаметофит — оба одинаково важные звенья в общем сложном жизненном цикле.

Жизненный цикл представляется путем, совершаемым жизнью от поколения к поколению. Следуя ему, как за нитью Ариадны, отметим главные вехи при переходе от зрелой яблони к вожденной зиготе, как к первой фазе надежды будущего — внучатого потомка, подобного яблоне. За нисходящим направлением развития спорофита (от вершины жизни до диплоидной материнской клетки мегаспоры) начинаются фазы второго восходящего направления развития, но уже гаплоидного — гаметофита: от гаплоидной мегаспоры до семиклеточного зародышевого мешка. После этого начинается второе нисходящее направление. В гаметофите оформляется трехклеточный яйцевой аппарат, гомологичный архегонию. Он дифференцируется на незрелую яйцеклетку (она гомологична материнской клетке гаметы, порождающей зрелую яйцеклетку) и две вспомогательные клетки (синэргиды). После двух фаз нисходящего направления (семиклеточный гомолог гаметофита и незрелая яйцеклетка) следует обособленная фаза дочернего организма — зрелой яйцеклетки, которая и заканчивает второе звено цикла яблони. Оплодотворение с образованием зиготы означает начало следующего сложного жизненного цикла — развитие новой яблони как внучатого растения.

Биологически дочерним растением у яблони служит семиклеточный гаметофит, микроскопический и скрытый

в цветке. Зигота, зародыш, проросток и молодая яблоня оказываются разными фазами развития биологического внука старой яблони. Но внешне молодая яблоня кажется дочерней по отношению к старой яблоне. Такое понимание удобно на практике, но биологически неверно. Правда, существует промежуточное воззрение: под поколением у цветковых понимается только спорофит. Тогда молодая яблоня — дочерний спорофит старой яблони. Но позволительно ли пренебречь всем жизненным циклом гаметофита?

Фазы развития гаметофита эфемерны, как и цветок. В последующее летнее время (от увядшего цветка до опадения плодов) протекают начальные фазы звена дочернего спорофита в виде зародыша, питающегося за счет материнского растения. Если на вегетативное (восходящее) направление развития молодой яблони уходят годы, то на генеративное (нисходящее) направление развития в виде цветка — только месяцы. Однако важность обоих направлений одинакова. Только их последовательная смена и ведет к завершению каждого из двух звеньев одного цикла.

Онтогенез молодой яблони минует ее первую цветоносную весну и продолжается все дальше. Он летом доходит до стадии плодоношения, а затем — до стадии подготовки растения к зиме. После оплодотворения в цветке цикл молодой яблони оканчивается. Цикл, начатый зиготой в ее цветке, — дочерний. Он продолжается все лето: рост спорофита внутри плода в наливающихся яблоках. Его фазы из микроскопических становятся заметными глазу. Так бок о бок и продвигаются онтогенезы зрелого дерева и его потомка — зародышевого спорофита, причем онтогенез потомка умножен в огромное число раз — по числу семян во всех яблоках взрослого дерева.

Каждую весну онтогенез яблони усложняется от включения множества дочерних онтогенезов. Но проходят годы. Одряхлевшее дерево уже не зацветает. Дочерние циклы прекратились, но онтогенез все тянется, вплоть до естественной смерти яблони от старости. Длительность циклов (от зиготы до зиготы) была у яблони разной. У молодой — это годы, а для старой — десятилетия за счет удлинения жизни спорофита. С возрастом у поликарпика удлиняется только вегетативное направление цикла. Нисходящее направление в виде генсра-

тивных процессов в цветке из года в год неизменно повторяется.

Как видим, жизненный цикл и онтогенез яблони — процессы совершенно разные, даже когда они совпадают по направлению. То же и у других групп растений. Поэтому обычно разделяют процессы жизненного цикла и онтогенеза.

Сростное развитие материнского растения с дочерним приводит к усложнению растения, делает его составным (множественным) организмом. Опишем это усложнение, начиная с простого спорофита молодой яблони. Будем отмечать только изменение организменного состава структуры яблони, т. е. элемент ее онтогенеза, но отнюдь не жизненный цикл.

От проростка до зрелого возраста яблоня остается простым спорофитом. Но вот началось образование цветковых почек. Внутри нуцеллуса, в материнской клетке мегаспоры мейоз приводит к обособленной фазе гаплоидной мегаспоры. Последняя не покидает спорофит и во множестве усложняет его морфологически. Мегаспора разрастается в зародышевой мешок — гаметофит. В нем образуются яйцеклетка и вторичное ядро. В это время яблоня состоит из четырех организмов: мощного диплоидного спорофита, многочисленных остатков микроскопического гаметофита — гаплоидных антиподов и синэргид, яйцеклеток и вторичных диплоидных ядер. Двойное оплодотворение остается, как и многое другое, вне течения жизненного цикла. То же касается и триплоидного эндосперма. Непосредственно после оплодотворения в цветках яблоня включает в свой состав вместо яйцеклеток и вторичных ядер множество зародышей спорофита и триплоидных эндоспермов. Таким образом, яблоня в это время — не только взрослый спорофит, но и три типа других организмов, сростных с ним и скрытых внутри огромного числа увядших цветков. У яблони эндосперм быстро расходуется на рост зародыша, а остается диплоидный перисперм, генетически подобный спорофиту. Осеннее опадание плодов упрощает структуру яблони до чистого спорофита.

Тройной цикл красных водорослей. В начале текущего века С. Яманучи показал, что красная водоросль полисифония (класс флоридеи) имеет два разных бесполовых последовательных размножения при одном половом, которые строго чередуются. Это одна из самых высоко-

организованных групп красных водорослей, которая широко распространена в морях.

Тип жизненного цикла полисифонии наиболее част среди флоридей. За первую фазу удобно принять гаплоидную тетраспору (рис. 11). Последняя расселяется и, осев на субстрате, прорастает. Образуется довольно крупный тонко разветвленный гаплогаметофит, на котором развиваются карпогоны. В карпогоне формируется яйцеклетка, тут же оплодотворяемая. Зигота прорастает на месте. На гаметофите вырастает компактное диплоидное тело с разветвленно-нитчатым строением. Оно внешне входит в состав материнского тела, функционально связано с ним, но является другой особью — карпоспорофитом (другое название — гонимобласт). Его карпоспоры расселяются, оседают на донных предметах и прорастают, давая диплоидные тетраспорофиты, сходные по форме с гаметофитами. В тетраспорангиях мейотически возникают четверки гаплоидных тетраспор, заканчивая цикл.

В жизненном цикле флоридей сочетаются раздельное развитие изоморфных гаплогаметофита и диплотетраспорофита со слитным развитием крошечного карпоспорофита, во множестве находящегося на крупном гаметофите. Вся жизнь карпоспорофита иждивенческая. Его функция — производить громадное количество диплоидных карпоспор. Не мудрено, что он похож на орган гаметофита, а не на его дочернее растение. Но настоящим органом служит карпогон!

Багрянки показывают, насколько неожиданными могут быть дочерние смены. Неисчерпаема изобретательность природы, которая не всегда позволяет делать большие обобщения из немногих наблюдений. В природе широчайше распространены микроскопические гаметофиты как иждивенцы спорофита (циклоспоровые бурые водоросли, семенные растения), но все же имеется достаточно много групп, у которых макрогаметофит имеет иждивенцем множество микроспорофитов (весь огромный класс флоридей). Биологическое процветание и тех и других указывает на достаточную приспособительную ценность гаплоидного макрогаметофита как основной жизненной формы вида. Это подтверждается и развитием мхов.

Вегетативное звено цикла

Циклы с протонемой (лиственные мхи). Принято в жизненном цикле не отмечать вегетативное размножение. Но без него иногда не обойтись. Упоминание о протонеме мхов почти обязательно. У многих групп водорослей для полноты описания цикла приходится использовать самостоятельное звено протонемы (предростка). В этих случаях она носит специальные названия: протонема, плетизмоталлом, плагиотропная часть и т. п. Протонема обычно образуется раньше, чем ортотропные части, которые вырастают из ее почек. Половое размножение свойственно вертикальным осям, но споры производятся иногда и на горизонтальных, стелющихся частях. Вертикальные оси почти всегда вторичны, они вырастают вегетативно и создают **разнонитчатость** (гетеротрихальность). Вертикальная ось, выросшая вегетативно, оказывается в значительной мере сростной особью такого составного растения. Стелющаяся часть имеет более низкий уровень организации. Самые эволюционно продвинутые протонемы мхов находятся на уровне сложности водорослей.

Иногда протонема водорослей самовозобновляется спорами — это и есть **плетизмоталлом**. У некоторых флоридей (см. ниже) протонема дает дочерний вертикальный предросток, природа которого иная, чем у стелющейся протонемы и основной жизненной формы. Протонемы, предростки и ростки бывают существенно разными, но они еще не классифицированы. У мхов протонема гаплоидна, как и вырастающие из ее почек гаметофиты. Она обычно считается частью составного гаметофита, что неточно. У бурых водорослей самовозобновляющийся плетизмоталлом и несамовозобновляющаяся протонема диплоидны, как и вырастающие из них вертикальные макроспорофиты, что побудило называть первые микроспорофитами. Используемые указания на размер (макро и микро) обычно понимаются лишь относительно друг друга, для одной пары особей.

Д. К. Зеров (Институт ботаники АН УССР) справедливо считал плетизмоталлом и макроспорофит бурых водорослей за два разных поколения растений одного вида. Аналогично этому протонему мхов можно считать поколением, размножающимся вегетативно. А. П. Хо-

хряков (1981) квалифицирует ее как закрепительную стадию (категорию) онтогенеза.

Примитивные флоридеи (некоторые немалиевые), возникая из споры, проходят стелющуюся стадию в виде протонемы, на которой затем вырастают миниатюрные ортотропные части, напоминающие самостоятельные растеньица. Их так и считали самостоятельным родом порядка немалиевых, тем более что они часто самовозобновлялись спорами. Теперь оказалось, что это — ранняя стадия известнейшей водоросли батрахоспермум. Ее жизненный цикл раньше представляли совсем не таким. В нем в данное время стали различать три звена: стелющийся протонемовый, ортотропный предростковый и основная жизненная форма. Понимая протонему широко, имеет смысл выделять у мхов, бурых и красных водорослей особое звено цикла, подобное гамето- и спорофиту, но только с вегетативным размножением — протонемофит.

Рассмотрим цикл листовных мхов (см. рис. 1). В начале или середине лета они спороносят. Их расселение производится только спорами, отчего цикл удобно начинать именно со спор. В благоприятной обстановке споры прорастают, давая зеленеющую разветвленно-нитчатую гаплоидную протонему. Следующей весной на протонеме возникает несколько почек, которые развиваются в вертикальные оси — гаметофиты, являющиеся дочерним поколением протонемы, сращенным с ней. Односоставная протонема преобразуется в двусоставное растение. У многих видов протонема отмирает ко времени возникновения половых органов на гаметофорах. Гаметофоры становятся односоставными гаметофитами как основной жизненной формой мхов.

В архегониях гаметофита остается в итоге лишь одна яйцеклетка, хотя всего архегониев несколько. Возникает на гаметофите лишь одна зигота, образуя с материнским организмом двусоставную систему. Зигота делится на месте и производит диплоидный спорогоний, несравненно меньший, чем гаметофит, и остающийся его издивенцем. Спорогенез приводит на короткое время к трехсоставному растению: крупный гаплоидный гаметофит, незначительный диплоидный спорогоний на его вершине и огромное число гаплоидных спор в коробочке. Последние — это зачатки растений, внучатых по отношению к гаметофиту. Споры высеваются, становятся не-

зависимыми организмами, спорогоний отмирает, а гаметофит иногда бывает многолетним.

Последовательность структурных преобразований тела составного (множественного) организма мха проходит несколько этапов. Фазы жизненного цикла мха были приведены выше (см. рис. 1).

Еще одно открытие (красная водоросль леманей). К. Л. Виноградова обращает внимание на то, что «вопрос о циклах развития красных водорослей — один из самых интересных и трудных в альгологии». Последние наблюдения альгологов заставили пересмотреть плоидность многих групп красных водорослей. Их циклы оказались сложнее, чем думали раньше. Нашли, что карпоспорофит всегда диплоиден. Это позволяет иначе представлять жизненный цикл менее организованных групп класса флоридей.

Были обнаружены неожиданные особенности цикла

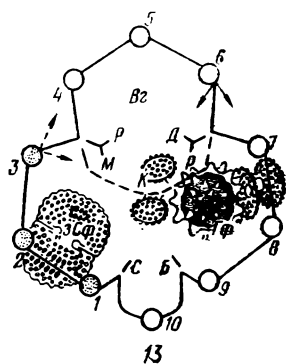
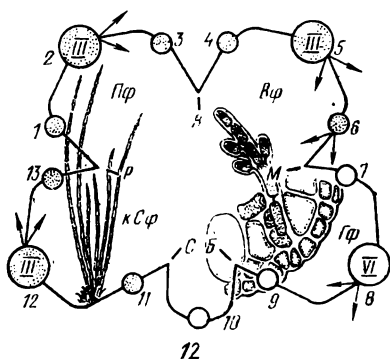


Рис. 12. Диаграмма четверного протонемо-вегетативного жизненного цикла леманей: В — вегетативное обособление; Вф — вегетофит; Пф — протонемофит; 1 — карпоспора; 2 — диплоидный протонемофит; 3 — почкообразующая клетка протонемофита; 4 — инициальная клетка оси; 5 — диплоидная ось; 6 — материнская клетка гаплоидного зачатка; 7 — первичная (инициальная) клетка леманей; 8 — взрослая леманя; 9 — карпогон; 10 — яйцеклетка; 11 — зигота; 12 — карпоспорофит; 13 — спорангий

Рис. 13. Диаграмма зиготоморфного вегетативно-полового жизненного цикла космарнума (десмидиевые водоросли): Д — деление клетки; Вг — вегетогаметоид; «Гф» — подобие гаметофита; «зсф» — подобие зиготоспорофита; 1 — новообразованная зигота; 2 — зигота-спорофит; 3 — зигота-вместилище; 4 — мейозачаток; 5 — основная жизненная форма (вегетативная); 6 — материнская особь; 7 — дочерняя особь; 8 — гониальная особь (подобие гаметофита); 9 — конъюгант; 10 — агамета

леманей, близкого родственника батрахоспермума. Представим себе наиболее вероятный путь, проходимый жизненным циклом леманей от споры до споры. Диплоидная карпоспора где-то осела и проросла в стелющуюся нить — диплоидный протонемотит (рис. 12). Некоторые клетки нити преобразуются и развиваются в вертикальные слабо развитые и мало разветвленные оси — диплоидные предлеманей. Раньше это образование относилось к самостоятельному роду шантранзия, а теперь оно оказалось лишь звеном в сложном цикле леманей. Некоторые из верхушечных клеток предлеманей тоже преобразуются. В них происходит мейоз. Три мейоспоры расселяются, а одна остается на месте и прорастает, давая начало гаплоидному таллусу макролеманей как основной жизненной формы. Это второе вегетативное звено цикла в отличие от первого — протонемотита можно назвать вегетофитом. Леманей растет от своей стелющейся базы плотным кустом сестринских осей. Из них постепенно вырастают ризоиды, дающие более прочное прикрепление, отчего макрогаметофит приобретает полную самостоятельность.

Обнаруженная смена развития базальной части на рост нескольких вертикальных микроталлусов и образование на каждом из них нескольких мощных ортотропных ветвей — микроталлусов была крупной новостью, но еще не сенсацией. Но когда в результате кропотливых микроскопических наблюдений увидели, что у леманей переход роста микроталлуса на макроталлус сопровождается сменой диплоидности у предлеманей на гаплоидность у макролеманей, то это было уже на грани фантастики. Ведь мейоз обычно происходит при воспроизведении дочернего организма через специализированную клетку. Таковы хорошо известные все три типа мейоза по его положению в жизненном цикле: гаметный, зиготный и споровый. А здесь не то! Мейоз происходит в соматических (вегетативных) клетках, которые тем самым становятся как бы материнскими клетками зачатка, и приводит к образованию таких же вегетативных, но гаплоидных клеток дочернего организма.

На гаплоидной основной жизненной форме, т. е. на макролеманее, вырастают плодущие мельчайшие веточки с карпогоном на каждой. В последнем обособляется яйцеклетка, которая тут же и оплодотворяется. Зигота без промедления дает начало диплоидному карпоспоро-

фиту. В его спорангиях возникают карпоспоры. Последние выпадают в воду и разносятся на новые места. Цикл замкнулся.

Еще раз обратимся к леманее. Все ее диплоидные этапы от карпоспоры до мейоза могут быть приняты за развитие подобия тетраспорофита. Образующиеся в результате **соматического (вегетативного)** мейоза гаплоидные клетки оказываются подобием тетраспор, которые прорастают на месте, давая гаметофит в виде макролеманеи на таком подобии тетраспорофита. Конечно, биология такого процесса еще во многом не ясна.

У празиолы стебельчатой (зеленые водоросли) вегетативный таллом также переходит из диплоида в гаплоид, что связано с размножением. Соматический мейоз известен лишь у небольшого числа групп водорослей, но оно увеличивается.

Вегетативно-половые циклы. Циклы с протонемой могут включать все три способа размножения (лиственные мхи, леманея). Потеря бесполого размножения приводит к циклам только с двумя способами размножения: вегетативным и половым. При этом собственно размножение основной жизненной формы осуществляется вегетативно, а половой процесс дает преобразование организма. Такие циклы в типизацию обычно не попадали. Остановимся на двух примерах вегетативно-половых циклов: простой (диатомовые водоросли) и сложный (десмидиевые водоросли) циклы.

Половой процесс у одноклеточных диплоидных пиннулярий (диатомовые водоросли) не сопровождается размножением. Он приводит к зиготе, которая преобразуется в диплоидную ауксоспору. Она быстро растет, а затем преобразуется в первичную панцирную пиннулярию (диплоидную). Последняя немного растет, а затем продольно делится. Процесс многократно повторяется, давая множество вегетативно размножающихся **панцирных поколений** как основную жизненную форму — **вегетодиплоид**.

Панцирная диатомея рано или поздно переходит к половому процессу, становится **гонимальной**. Гонимальные диатомеи попарно соединяются. В каждой из них происходит мейоз. Выживает обычно по одному ядру, которые и сливаются. Возникшая из двух гонимальных диатомей одна зигота преобразуется в диплоидную же ауксо-

спору. Вид размножается только вегетативно и только панцирными диатомеями.

У одноклеточных гаплоидных десмидиевых водорослей (например, космариум) зигота накапливает питательные вещества, одевается трехслойной оболочкой и впадает в длительный период покоя, что позволяет относить ее к разряду зиготоспорофита (рис. 13). Последний мейотически прорастает и дает два (а то и одно) жизнеспособных гаплоидных ядра. Они постепенно оформляются в одноклеточные двухполовинные особи как основную жизненную форму. Они многократно вегетативно делятся и, наконец, готовятся к конъюгации — становятся гониальными: сближаются, соединяются каналом. Протопласты обособляются («агаметы»), а затем сливаются. Образуется гипнозигота.

Своеобразен вегетативно-половой цикл всего отдела харовых водорослей. Их специальные органы вегетативного размножения (клубеньки) объединяют до некоторой степени признаки вегетативного размножения со споровым, подобно ценобиальным циклам, но только на несравненно более высоком уровне организации таллома. Недавно Ю. Е. Петров смог показать существование спорогенеза у харовых водорослей, подобно тому как это было им сделано для фукусовых.

Заключение

Жизненные циклы растений эволюционно изменялись весьма существенно. Простые циклы бесполого размножения усложнились половым размножением. Соотношение полового и бесполого размножений было вначале беспорядочным. Впоследствии произошло закрепление за особью лишь одного из двух способов размножения — появилось чередование споро- и гаметофитов, двухзвенный жизненный цикл. Последний эволюционировал от изоморфного к гетероморфному, когда форма и размер чередующейся пары стали неодинаковы. В дальнейшем один из членов пары стал карликом — наноморфные циклы высших водорослей и семенных растений.

Различие споро- и гаметофита шло по двум направлениям: относительное укрупнение гаметофита (мохообразные) и укрупнение спорофита (высшие водоросли и высшие растения, кроме моховидных). В обоих направ-

лениях происходила эмбрионизация, понимаемая широко, согласно А. П. Хохрякову (1981). Срастались спорофит с гаметофитом. При этом одна особь становилась кормильцем, а другая измельчалась и во множестве, хотя и не всегда (важное исключение — мохообразные), росла на первой в положении иждивенца.

Эмбрионизация заключалась и в удержании развития дочерних растений на материнском теле. Оплодотворение из внешнего становилось внутренним. Зигота задерживалась на материнском растении до стадии проростка с ризоидами (высшие бурые водоросли) либо до стадии зародыша (семенные растения). Свободное рассеивание спор заменялось на прорастание спор внутри спорангия (циклоспоровые и харовые водоросли, согласно исследованиям Ю. Е. Петрова) либо — мегаспорангия (семенные растения).

Наиболее далеко продвинулся эмбриогенез у семенных растений. Процессы споро-, гамето- и эмбриогенеза сблизились почти до предела внутри единого образования семяпочки. Гетероморфизм жизненного цикла дошел до крайности — гаметофит в виде семиклеточного зародышевого мешка вырастает в огромном количестве на теле мощного спорофита. Это явление привело к новой точке зрения на размножение цветковых растений, на природу гаметофита, который стал часто рассматриваться лишь как орган спорофита. Однако оба понимания гаметофита — старое и новое — могут быть объединены на основе системного подхода, учитывающего различие уровней морфологической сложности организма простой и двойственной природы. Жизненные циклы всех эукариотных растений, включая и самые высокоорганизованные (цветковые), обязательно включают узловые фазы клеточного уровня (споры, гаметы, зиготы).

Литература

Виноградова К. Л. Циклы развития Chlorophyta и некоторые вопросы их эволюции // Ботанический журнал. — Т. 61, — 1976. — № 8.

Горбунова Н. П. Водоросли. — В кн. Курс низших растений. — М., 1981.

Жизнь растений. — Т. 3—6. М., 1977—1983.

Заморский А. Д. Полимеризация организма // Журнал общей биологии. — Т. 32. — 1971. — № 3.

Зеров Д. К. Очерки филогении бессосудистых растений. — Киев, 1972.

Курсанов Л. В. и др. Ботаника. — М., 1966.

Левина Р. Е. Очерки по систематике растений. — Ульяновск, 1971.

Петров Ю. Е. Эволюция циклов развития у водорослей. — Л., 1986.

Письякуова В. В. Элементы морфологической эволюции растений. — Л., 1980.

Поддубная-Арнольди В. А. Общая эмбриология покрытосеменных растений. — М., 1964.

Полянский В. И. Жизненный цикл, смена форм развития и чередования ядерных фаз (в связи с некоторыми особенностями этих процессов у водорослей) // Ботанический журнал. — Т. 43. — 1958. — № 5.

Топачевский А. В. Вопросы цитологии, морфологии, биологии и филогении водорослей. — Киев, 1962.

Хохряков А. П. Эволюция биоморф растений. — М., 1981.

Словарь

Вегетофит — особь в сложном цикле, которая размножается вегетативно.

Гаметогамлоид — гаплоидная водоросль, размножающаяся гаметами без чередования поколений. Аналогично — гаметодиплоид.

Гаметофит — форма особи, размножающаяся гаметами при чередовании поколений.

Гаплоспорофит — гаплоидный спорофит. Аналогично — гаплогаметофит.

Гаплодиплофазный (гаплодиплоидный) цикл — двойной, со сменой ядерных фаз у особей.

Генетический (генератный) — относящийся к поколению (генерации) особи в цикле.

Гетероморфный цикл — чередование внешне разных поколений.

Изоморфный — оба поколения внешне одинаковы.

Дигенетический цикл — двойной, чередование двух поколений. Аналогично — моногенетический цикл: без чередования поколений.

Зачаток дочернего организма — спора, гамета, зигота.

Звено цикла — часть сложного цикла, отвечающая развитию одной особи.

Зиготоморфный цикл — чередование гаплоидной особи с зиготоспорофитом.

Зиготоспорофит — зигота как самостоятельная особь, спорофит.

Мейозооспора — зооспора, возникшая в результате мейоза.

Направление развития (в простом цикле либо в звене) — вегетативное (восходящее) либо репродуктивное (нисходящее).

Непрерывная часть цикла — развитие особи без размножения.

Обособленная фаза цикла — гамета, зигота.

Особь множественная — сросшиеся особи, образующие морфофункциональное целое более высокого структурного уровня.

Партеногаплоид — особь, возникшая из гаметы.

Полный жизненный цикл — сочетание сложного цикла с рядом самовозобновлений. Состоит из частных циклов.

Преобразование клетки — изменение протопласта при переходе клетки в зачаток дочерней особи (разрыв цикла).

Простой цикл — бесполой, состоящий из трех узловых фаз.

Протонемот — протонема, плетизмоталлом, форма особи, размножающаяся вегетативно при чередовании поколений.

Развитие особи — изменение особи в пределах сохранения ее индивидуальности.

Раздельные генерации цикла — чередование самостоятельных особей.

Разрыв цикла — смена индивидуальности организма,

переход развития на зачаток либо преобразование одноклеточной особи.

Сложный цикл — состоит из бесполого и полового циклов (звеньев).

Спорогаплонд — гаплоидная водоросль без полового размножения.

Спорофит — форма особи, размножающаяся спорами при чередовании поколений.

Сростные генерации цикла — чередование сросшихся поколений (особей).

Уровень морфологической полимеризации — степень дифференциации тела: одноклеточное, нить, разветвленная нить и т. д.

Усложненный цикл — простой половой. Состоит из 3 узловых фаз и 1—2 обособленных фаз.

Фаза (узловая) цикла — одна из трех стадий развития одной особи (зачаток, взрослая особь, материнская клетка зачатка).

Частный цикл — цикл самовозобновления (простой бесполой цикл) в составе полного цикла.

Послесловие ответственного рецензента

Проблема жизненных циклов у растений — одна из ключевых «вечных» тем, которая волнует ботаников вот уже более ста лет. В настоящее время интерес к ней в связи с новыми методами исследования, развитием микроскопической техники все более возрастает. Только за последний год и только в отечественной литературе по этой теме вышли три крупные обобщающие работы (Перестенко, 1985; Петров, 1986; Сладков, 1986). Можно догадываться поэтому, какими темпами здесь идет накопление нового материала, нуждающегося в осмыслении и переосмыслении.

Но что же нового в решение данной проблемы вносит автор — А. А. Заморский? Неспециалисту, не знакомому с литературой, разобраться в этом будет трудно, так как сам Заморский с присущей ученым скромностью о своих заслугах умалчивает, поэтому приходится это сделать за него. Существуют две наиболее авторитетные классификации жизненных циклов растений: Р. Е. Левиной (1971) и А. Н. Сладкова (1986). В принципе эти две системы совершенно сходны. В обоих циклы низших и высших растений резко отделены друг

от друга, обе построены на одних и тех же признаках соотношения цитологических фаз.

Заморским даны две целостные системы жизненных циклов, вначале — по способу размножения: простые (бесполой и половой) и сложные — двухзвенные (неупорядоченный — улотрикс и упорядоченный — папоротники) и трехзвенные (красные водоросли). Далее Заморский делит их по признаку соотношения гапло- и диплофаз на гаплодиплоидные, диплодиплоидные и, наконец, гаплодиплодиплоидные (у красных водорослей он же — трехзвенный). И наконец, основная типизация проведена по совокупности признаков. К сожалению, она не изложена в целостном виде, и о ней приходится лишь догадываться по заголовкам отдельных глав и тексту.

Принципиальный, отличительный признак предложенной Заморским классификации в том, что: 1) между циклами водорослей и высших растений не создается никаких барьеров; 2) важное значение в ней придается таким фундаментальным эволюционным процессам, как эмбрионизация («сростность» по терминологии автора) и развитие вегетативных частей, в частности протономы.

Введение Заморским понятий «вегетативное звено цикла», «вегетофит» и «протонемотиф» представляется совершенно справедливым, так как протонемота — по существу, особое поколение, по крайней мере это — особая категория в онтогенезе и жизненном цикле растений (Хохряков, 1981), выполняющая свои, только ей присущие функции: закрепления и захвата того субстрата, на котором проросли споры. Самостоятельность ее подтверждается длительным существованием и способностью к самовозобновлению даже у некоторых папоротников. Примечательно, что протонемота характеризует определенную эволюционную ступень: из низших растений ею обладают высшие водоросли (красные, бурые, зеленые), а из высших — низшие мхи, отчасти папоротники.

Но расширенное толкование вегетативного размножения вызывает большие сомнения. Это, впрочем, не вина Заморского, а характерно для ботаники в целом. Согласитесь сами, что деление клетки надвое, как, например, у эвглены, с одной стороны, и укоренение усов у земляники — с другой — процессы совершенно различные по своей природе. Ясно, что деление клетки надвое гораздо ближе к споро- или гаметообразованию,

чем истинное вегетативное размножение ветвями, столонами, клубеньками и т. д. А между тем и то и другое принято относить к одному типу размножения — вегетативному! Не пора ли размножение клеток с помощью простого митотического деления квалифицировать как особый тип, обозначив его, например, как «клеточный», «целлюлярный»? В этом случае вегетативное размножение (многоклеточными органами и их частями) следует противопоставить всем другим: клеточному, споровому и половому. Кстати, термин «споровое размножение», которым Заморский пользуется еще довольно робко, гораздо лучше отвечает сути дела, чем общепринятый «бесполое размножение», поскольку бесполом размножением является и вегетативное, и целлюлярное.

Как это ни странно, требует уточнения и понятие «половое размножение». Не удивительно ли, что «потенциал полового размножения» (например, у диатомей) может быть равен 0,5 или 1 (Сладков, 1986)? Что же это за размножение, в результате которого количество особей остается прежним или уменьшается вдвое? А ведь все очень логично: половой процесс — это слияние двух клеток, и количество особей (по крайней мере одноклеточных) при этом должно уменьшиться вдвое. Понимание того, что половой процесс еще далеко не размножение, привело Сладкова к парадоксальному выводу о том, что семенное размножение есть разновидность не полового, а вегетативного размножения.

Конечно, на этот парадокс было уже обращено внимание (Левина, 1971), и было ясно, что половое размножение отнюдь не сводится к половому процессу, однако четкого его определения дано не было. Видимо, следует констатировать, что половое размножение — это размножение вследствие полового процесса (т. е. восстановления диплоидности) и предшествующего ему гаметогенеза. Именно на этом этапе гаметогенеза и происходит акт собственного размножения (т. е. процесс увеличения числа зачатков особей данного вида). Доказывают это многочисленные случаи апомиксиса и других форм партеногенеза, т. е. развития полноценных зачатков из неоплодотворенных гамет и других клеток. Тем не менее общепринято, что если половой процесс в какой бы то ни было форме происходит, то размножение следует считать половым. В полной мере это относится и к семенному размножению,

Использование Заморским таких новых терминов, как «мейоспоры» и «митоспоры», очень уместно и нужно, однако оно требует уточнения. Если мейоспоры как результат редукционного деления всегда гаплоидны, то митоспоры могут быть как гаплоидными (в особенности при спорической редукции), так и диплоидными (при редукции гаметической), и поэтому в первом случае их следует именовать «гапломитоспоры», во втором — «дипломитоспоры» или «димитоспоры».

Не совсем удачным представляется лишь то, что «простые» циклы не расчленяются Заморским на истинно простые (хлорелла) и упрощенные, обязанные своей простотой выпадению одной из фаз. Что так бывает, показывают примеры самовоспроизведения какой-либо фазы (спорофита, гаметофита или гаметоспорофита) у многих водорослей, например у тех же улотриков, хламидомонад, водяной сеточки. Есть такие примеры и среди сифоновых водорослей (дербезия, халицистис).

Наличие эмбрионизации, т. е. развития потомков за счет родительского поколения, как проявление заботы о потомстве — важнейший эволюционный процесс, игнорировать который (как это было прежде), следовательно, большая ошибка. Наличие эмбрионизированного зародыша спорофита — характерный признак высших растений, которые иногда именуются поэтому эмбриофитами. Однако предпосылки к эмбрионизации, как мы показали в 1980 г., есть и у низших растений.

И у высших, и у низших растений эмбрионируются как гаметофит (бурые циклоспоровые, семенные), так и спорофит (красные водоросли, папоротники, мхи). Семенные растения эмбрионизированы даже как бы дважды: «иждивенцем» у них является гаметофит, который, будучи опыленным, несет в себе зачаток молодого спорофита. Таким образом, со спорофитом оказывается «сросленным» (по терминологии Заморского) не только гаметофит, но и спорофит следующего поколения. Поэтому, на мой взгляд, было бы правильное цикл развития семенных растений выделить особо, а не помещать его в одну главу с другими «сростногенератными» циклами. Ведь все же между низшими и высшими растениями, особенно цветковыми, дистанция огромная, и «сростность» их разного характера.

Среди «сростных» (эмбрионизированных) жизненных циклов растений всегда привлекали к себе внимание бо-

таников красные водоросли (багрянки), которые обычно рассматриваются отдельно от других растений. Квалификация их цикла Заморским как со сростными генерациями как бы выводит их из изоляции. Но все же это не снимает вопроса о его происхождении. В самом деле, как возник своеобразный трехфазный цикл из двух спорофитов и одного гаметофита? Все его модификации в этом отношении мало что проясняют, так как обычно квалифицируются как упрощения первичного трехзвенного типа (Перестенко, 1985).

Трех- и даже четырехфазные циклы среди водорослей — не редкость. Особенность красных лишь в том, что зигота у них эмбрионизируется, а зиготоспорофит срастается с гаметофитом.

В заключение, восполняя пробел, допущенный автором, привожу жизненные циклы водорослей и высших растений в следующую систему.

I. Циклы агаметические (без участия полового процесса).

II. Циклы гаметические:

A. Эмбрионизация отсутствует.

1. Зиготоморфные циклы (гаплонтные).

2. Гетероморфные с преобладанием гапобионтов.

3. Изоморфные.

4. Гетероморфные с преобладанием диплобионтов.

5. Полностью диплонтные (за исключением гамет).

Б. На какой-либо стадии происходит эмбрионизация.

1. Эмбрионизация простая.

а) эмбрионируется спорофит;

б) эмбрионируется гаметофит.

2. Эмбрионизация сложная (двойная).

Читатель, внимательно прочитавший работу Заморского и данное послесловие, легко подберет к этим грациям примеры. Это будет своего рода проверкой на внимательность и заинтересованность.

Ботаническая мозаика

* В лесах Бразилии и Венесуэлы произрастает дерево коллофора полезная, дерево-корова. Достаточно чуть-чуть надрезать кору дерева, как из него потечет молоко, по виду и вкусу сходное с коровьим. Если разбавить и прокипятить этот сок, то получится вкусный и питательный продукт. За одну подсечку можно получить 2—4 л молока. А таких «коров» в Амазонской низменности миллионы.

* В лесах Венесуэлы растет другое молочное дерево — галактодендрон с еще более вкусным молоком, которое сразу же можно употреблять в пищу. Молоко это представляет собой млечный сок, подобный млечному соку одуванчика, молочая, чистотела, гевеи и комнатного растения фикуса. В нем есть все, что нужно для питания человека: белки, жиры, сахар, крахмал и минеральные соли.

* Кокосовый орех (в действительности плод костянка) имеет внушительные размеры: 30 см длиной и 20 см шириной. Вес его 8 кг и более. Таких плодов на дереве образуется от 20 до 60. Помимо кокосового молока, которое употребляется в пищу в свежем и сброженном виде, большую ценность в кокосовом орехе представляет копра — мякоть плода, высушенная на солнце. Горячим прессованием из нее получают кокосовое масло, которое в натуральном виде идет на мыловарение, а в очищенном — в пищу, для изготовления маргарина. Жмыхи употребляют на корм скоту. Наиболее крупными производителями копры и поставщиками на мировой рынок являются Индонезия, Филиппины, Восточная Африка.

* Из различных тропических растений, произрастающих на Малаккском полуострове и на острове Цейлон, получают гуттаперчу. У нас ее добывают из кустарника бересклета бородавчатого и субтропического дерева эвкомии. Гуттаперча идет на изготовление лаков, употребляется как изоляционный материал в радио и электротехнике.

* Желтый и оранжевый сок нашего чистотела содержит около 20 различных алкалоидов. Паста, приготовленная из растертых в порошок корней и листьев этого растения, применяется для лечения ряда кожных болезней.

* В Мексике к моменту цветения агавы, когда цветоносный стебель достигает почти полного развития, его срезают, а на оставшийся пенек надевают резиновый шланг, по которому оттекает обильно выделяющийся сладкий сок. При брожении этого сока получается напиток «пульке», известный еще древним ацтекам. У многих агав в листьях образуется грубое волокно — сизаль. Из него изготавливают веревки и грубые ткани. Лучшее волокно белого цвета дает агава юкатанская конопля, широко культивируемая в Мексике и на Кубе. Агаву американскую используют для создания живых изгородей, а из листьев готовят болеутоляющие настойки, применяемые при ревматизме.

* В Юго-Восточной Азии и особенно в Индии растет индийское хлебное дерево. Джеймс Кук в своем дневнике писал: «Если кто-либо в течение своей жизни посадит десять хлебных деревьев, то он может считать, что сделал для того, чтобы прокормить себя,

свою семью и все свое потомство, больше, чем житель умеренного пояса, всю жизнь в поте лица обрабатывающий свою землю». Три-четыре таких растения могут прокормить человека в течение года. Эти невысокие вечнозеленые деревья имеют огромные соплодия (часто их называют плодами) в форме дыни, достигающие 30 см в поперечнике и весящие до 20 кг и более. На одном дереве могут одновременно развиваться до 100 таких плодов. Плоды пекут, варят, сушат и едят сырыми. По вкусу они напоминают картофель и тыкву, а семена по вкусу близки к каштанам. Мякоть разрезают на лепешки и поджаривают, в виде сухарей ее можно хранить несколько лет. Интересно, что древесина у хлебного дерева очень твердая и стойкая против муравьев и грибков, высоко ценится в мебельном производстве и при изготовлении музыкальных инструментов.

* Одна из азиатских магнолий — обратно-яйцевидная — встречается у нас на Кунашире — самом южном острове Курильской гряды. Ростом она невысока, как черемуха. Листья сверху зеленые, снизу голубовато-белые, как почтовая бумага. Прежде такой лист закладывали в пишущую машинку, отстукивали на нем адрес и поздравление, приклепывали марку и отправляли как обычную открытку. Почтовые работники рассылали такие корреспонденции без возражений.

* Плантации камфарного коричника (мы называем его камфарным лавром, французы — камфриё) единственные в мире, которые не приходится обрабатывать ядохимикатами, чтобы спасти от насекомых. Дело обстоит как раз наоборот. Если хотят избавиться от насекомых, пускают в дело камфарный коричник. Чтобы застраховать платые от поедания молью, кладут душистые щепки камфарного лавра в платяной шкаф. Еще лучше, если шкаф сделан из камфарной древесины. Ботаники всего мира мечтают иметь такие гербарные шкафы. Комары и москиты исчезают мгновенно, стоит только развести дымокур из камфарного хвороста. Не боится камфарного запаха только тропический шелкопряд, гусеницы которого спокойно поедают кожистые листья камфары, вырабатывая взамен бесцветную нить, крепкую, как капрон. Стоит заметить, что камфарный лавр не единственный источник камфары. Самая лучшая добывается не из него, а из дриобаланопса ароматного, дерева из семейства двукрылоплодных. Стоит она в 10 раз дороже. Добывают ее из смолы дриобаланопса, которая содержится не во всех деревьях и не по всему стволу, а только в трещинах.

* В Тропической Америке растет сейба пятитычинковая — дерево из семейства баобабовых. Сейба очень интересно выглядит — на ровном и очень высоком стволе ветви расположены этажами. У самой земли ствол подпирают мощные «контрфорсы» — дисковидные выросты, которые расходятся от ствола в разные стороны. Плоды сейбы огуречного вида, выставлены внутри волосками. Волоски сейбы шелковисты, но ломки и скользки. Хотя это дерево называют шелковым или шерстяным, но ни шелка, ни шерсти из волосков сплести нельзя. Несмотря на это, волоски, продаваемые под названием «капок», ценятся на мировом рынке очень дорого. Из капока делают лучшие спасательные жилеты для моряков — достаточно 350 г капока, и человек не утонет. Делают из капока подушки, а также куртки полярников. Академик Н. И. Вавилов пытался

найти заместитель капоку. Для этого он перебрал множество растений с волосками: ивы, иван-чай, однако заменителя не нашлось.

* По всему Средиземноморью растет цератония — рожковое дерево. В России бобы цератонии были известны под названием царградских рожков и заменяли собой конфеты. Когда не существовало точных гирь для взвешивания драгоценных камней, вместо них использовали горошины цератонии. Каждая горошина — точная копия своей соседки и весит 0,2 г.

* Тамаринд растет в Африке, в Индии и на Кубе. Внешне он похож на раскидистую иву с большим количеством ветвей, что нехарактерно для тропических деревьев. Интересно, что под кроной тамаринда не растут почти никакие травы. Если под кроной поставить палатку, то во влажную погоду ее краски исчезнут навсегда. Ткань обесцвечивается, а спустя некоторое время расползается даже самый прочный брезент. Это свойство тамаринда по достоинству оценено лесоводами. Тамаринд рассаживают по противопожарным просекам, где почва должна быть голой круглый год, чтобы огонь не распространялся в глубь леса. Это избавляет от тяжелой ежегодной прополки противопожарной полосы. Интересно, что в Индии из бобов тамаринда делают черный лимонад.

* Довольно часто в тропиках выращивают вечнозеленую анону колючую — «кислый хлеб». Плоды у «кислого хлеба» огромные, по 3—4 кг, формой похожие на землянику, с мягкими крупными колючками. У них душистая, кисловатая мякоть, из которой получают отличный лимонад. Еще популярнее анона сетчатая — «сметанное яблоко». Под зеленоватой кожурой у спелых плодов находится белая, сладкая, тающая во рту ароматная масса. Аромат напоминает губную помаду, из-за чего анону называют дамским плодом.

* Среди аноновых есть, однако, дерево, которое ценится не плодами, а именно цветками. Называют дерево иланг-илангом, или по-русски цветком цветков. Из иланг-иланга делают венки, которые преподносят в торжественных случаях. Из лепестков выпаривают эфирное масло и изготавливают духи с запахом фиалок, гвоздики, ландыша. Во времена И. Тургенева существовали духи «иланг-иланг», упомянутые в романе «Новь» — по ходу повествования героиня романа держит в руках платок, раздушенный «иланг-илангом».

* Самые крупные рассеченные листья имеют пальмы из рода рафия. Рекордсмен среди них — рафия мадагаскарская. Листья ее напоминают гигантские султаны. Их перистая пластинка достигает 22 м длины и около 12 м ширины. Только черешок листа имеет длину около 5 м. Волокно из листьев рафии широко используют для изготовления плетеночных изделий, оно представляет замечательный подвязочный материал для садоводства. Сильно развитый восковой покров на листьях применяется при изготовлении свечей и сапожного крема. Это хороший полировочный материал.

* В джунглях Индокитая, например на островах Малайского архипелага, растет сахарная пальма, ствол которой при общей высоте 15 м увенчан 8-метровыми листьями. Сок этой пальмы содержит от 3 до 6% сахара. За сезон одно дерево может дать до 2000 л сока. Древесина идет на изготовление труб и желобов, а из мягкой, мучнистой сердцевины, богатой крахмалом, изготавливают саго.