

ТЕМА 7 МОХООБРАЗНЫЕ, ХВОЩЕВИДНЫЕ И ПЛАУНОВИДНЫЕ, ПАПОРОТНИКООБРАЗНЫЕ И ГОЛОСЕМЕННЫЕ

1 Отдел моховидные: общая характеристика

В этот отдел входит более 25000 видов сравнительно просто организованных травянистых растений.

Моховидные характеризуются *преобладанием в цикле развития гаметофита*. У более примитивных форм гаметофит представлен слоевищем, талломом, а у остальных расчленен на стебель и листья.

Спорофит моховидных *самостоятельно не существует*, развивается и всегда находится на гаметофите, получая от него воду и питательные вещества. Спорофит представляет собой коробочку, где развивается спорангий, на ножке, связывающей ее с гаметофитом.

У моховидных *нет корней*, их заменяют ризоиды, которые служат лишь для «заякоривания» растения, так как вода и минеральные вещества достаточно быстро поглощаются стеблем.

Представители отдела Bryophyta являются *бессосудистыми растениями* и не имеют проводящих тканей. Элементы проводящих тканей появляются лишь у наиболее высокоразвитых мхов.

Для мхов характерно *частичное обособление ассимиляционной и механической тканей*.

Bryophyta – древняя группа, ископаемые остатки их известны с девона, т. е. порядка 400 млн лет тому назад. Эволюционные ветви моховидных и остальных высших растений разошлись очень давно, сохранив черты, свойственные общему предку: чередование поколений, одинаковые органы размножения), образование зародыша из зиготы под защитой гаметофита, дифференциация тела на органы и ткани.

Отдел делится на три класса: *антоцеротовые* (100 видов, шесть родов талломных растений), *печеночные* и *листочкостебельные* мхи, которые иногда рассматривают как самостоятельные группы.

Печеночники (Marchantiopsida) характеризуются дорзовентральным строением тела, называемым талломом. Наряду с талломными здесь имеются и листостебельные растения, которые, однако, и при расчленении тела на стебель и лист сохраняют дорзовентральность. В коробочке спорофита, кроме спор, содержатся пружинки (элатеры), имеющие важное значение для рассеивания спор.

Обширный порядок маршанциевых насчитывает 33 рода и 400 видов. Все они являются талломными растениями. В качестве представителя этого порядка мы рассмотрим *маршанцию обыкновенную (Marchantia polymorpha)* – один из наиболее распространенных в нашей флоре печеночников.

Вегетативное тело маршанции представлено дихотомически ветвящимся *талломом*. Верхушка таллома несет точку роста.

На нижней поверхности таллома располагаются ризоиды. Ризоиды у маршанции двух типов – простые и язычковые. Простые ризоиды направлены вертикально вниз, врастают в землю, прикрепляя таллом, и всасывают воду с растворенными в ней минеральными веществами.

Язычковые ризоиды в просвете уже простых и имеют на внутренней поверхности выросты в виде сосочков, язычков. Язычковые ризоиды сплетаются в тяжи, протягивающиеся вдоль краев таллома. Они прижаты к таллому *амфигастриями* – однослойными брюшными чешуйками. По язычковым ризоидам и между ними, как по фитилю, происходит движение воды вдоль таллома («наружная проводящая система»).

Анатомическое строение таллома маршанции специфично. На поперечном разрезе таллома маршанции хорошо заметны верхний и нижний эпидермисы и ткани, заключенные между ними. От нижнего эпидермиса отходят ризоиды и амфигастрии. В верхнем эпидермисе местами встречаются устья, которые служат лишь для вентиляции таллома, а не для регулировки испарения.

Под эпидермисом находятся воздушные камеры – полости, отграниченные друг от друга бесцветными крупными клетками, расположенными в 1-2 этажа. Со дна воздушных камер поднимаются ветвистые нити – ассимиляторы, из округлых клеток с хлорофилловыми зёрнами. Они являются главным ассимиляционным аппаратом маршанции и обуславливают темно-зеленую окраску верхней стороны ее таллома.

Ткань таллома под воздушными камерами состоит из широких бесцветных паренхимных клеток. Они нередко заполнены крахмалом. Среди паренхимных клеток встречаются клетки с крупными темными включениями – масляными тельцами, а также слизевые ходы – полости, образовавшиеся от разрушения соседних клеток и заполненные слизью. Наличие масляных телец и слизевых ходов является характерной особенностью всех печеночников.

Вегетативное размножение маршанции осуществляется образованием *выводковых почек*, развивающихся в выводковых корзиночках на верхней стороне таллома. Выводковая почка имеет вид овальной пластиночки с выемками по бокам, где помещается точка роста. От почки отходят ризоиды. На разрезе через корзиночку можно всегда видеть большое количество почек, находящихся на разных стадиях развития. Во время сильного дождя выводковые почки вымываются из корзиночки водой, попав на землю, нарастают при помощи точек роста и постепенно формируются в новые талломы маршанции.

Маршанция – растение *двудомное*. **При половом размножении** на одних ее талломах (гаметофитах) возникают своеобразные выросты в виде многолопастного диска, расположенного на ножке. Это *мужские, антеридиальные подставки*. На вертикальном разрезе через диск в верхней его части заметны антеридиальные полости, на дне которых расположено по одному антеридию. Антеридий – овальное тельце с однослойной стенкой, прикрепляется ко дну полости небольшой ножкой. Содержимое антеридия состоит из многочисленных спермагенных клеток: каждая из них образует два двужгутиковых сперматозоида. По созревании антеридий вскрывается наверху щелью; сперматозоиды во время дождя через канал антеридиальной полости выходят наружу и, активно двигаясь в воде, подплывают к архегониям.

На других талломах образуются выросты, имеющие ножку, увенчанную многолучевой звездой. Это *женские, архегониальные подставки*. На вертикальном разрезе через заметны архегонии, группами сидящие между лучами; они

шейками обращены вниз. Каждая группа архегониев покрыта общим покровом (перихецием), а каждая архегония одета частным покровом (перианцием), возникающим в виде кольцевидного валика у его основания. Перианций затем сильно разрастается. Перихеций и перианций защищают архегонии, а затем и спорогонии от высыхания.

Во время созревания архегония шейка на вершине вскрывается, шейковые и брюшная канальцевые клетки ослизняются, и сперматозоиды проникают внутрь архегонии. Здесь один из них сливается с яйцеклеткой, производя оплодотворение. Из оплодотворенной яйцеклетки развивается бесполое поколение маршанции – *спорофит*, или *спорогон*.

Сформировавшийся спорогон состоит из шаровидной коробочки, короткой ножки, расширенная нижняя часть которой называется гаусторией. При помощи гаустории спорогон внедряется в ткань подставки (гаметофита) и воспринимает из ее клеток питательные вещества, необходимые для его развития.

Коробочка содержит споры (при их образовании происходит редукционное деление, они гаплоидны) и пружинки (*элатеры*). Элатеры имеют неравномерно утолщенные оболочки, спирально закручиваются и способствуют распространению спор.

У маршанции, таким образом, имеется смена поколений (генераций): половое поколение (гаметофит) сменяется бесполом (спорофитом), спорофит – гаметофитом. В цикле развития *преобладает гаметофит* – растение маршанции с развивающимися на нем мужскими и женскими половыми органами – антеридиями и архегониями. Все клетки его гаплоидны. Гаметофит берет начало от гаплоидной споры. Спорофит (спорогон) имеет небольшие размеры, он питается за счет гаметофита, к которому прикрепляется при помощи гаустории. Все клетки спорогона диплоидны, так как развиваются из диплоидной зиготы. Переход от спорофита к гаметофиту совершается в результате редукционного деления.

Листостебельные мхи (Bryopsida) всегда расчленены на стебель и листья. Отдел включает 4 класса, у нас наиболее распространены представители порядка Bryales – зеленые мхи, включающего более 135000 видов.

Типичный представитель – *кукушкин лен обыкновенный (Polytrichum commune)*, достигающий 30-40 см в длину. Стебель густо покрыт линейно-шиловидными листьями. В верхней и средней частях стебля листья хорошо развиты, зеленые; в нижней части стебля листья более мелкие, бурые. Ниже стебель становится бурым («корневище»). Здесь от стебля отходят многочисленные ржаво-бурые многоклеточные ризоиды.

Стебель *Polytrichum* имеет сложное **внутреннее строение**. В середине стебля расположен концентрический проводящий пучок – зачаточная стель. В центре пучка находится ксилема из мертвых удлиненных клеток с тонкими скошенными поперечными стенками. Эти клетки проводят воду и соответствуют функционально трахеидам более организованных высших растений. Однако морфологически они не являются трахеидами, так как не имеют пор, обеспечивающих сквозное сообщение клеток друг с другом.

За ксилемой в 1-2 слоя расположено крахмалоносное влагалище, клетки которого заполнены крахмальными зёрнами. За ним кольцом расположена флоэма,

состоящая из живых удлинённых клеток с густым содержимым. Клетки эти внешне напоминают ситовидные трубки, которым и соответствуют функционально, однако они не имеют ситовидных пластинок или пор на стенках. По флоэме проходят пластические вещества. Проводящий пучок окружает кора. В ней видны листовые следы – ответвления от центральной стели, идущие в листья. Снаружи стебель покрыт эпидермисом.

Кукушкин лен – *растение двудомное*. При половом размножении на верхушке стеблей образуются антеридии или архегонии, собранные группами и окруженные верхушечными листьями.

У мужских растений верхушечные листья, обычно окрашенные в коричневый или красный цвет, окружают в виде розетки группы антеридиев.

Антеридии имеют мешковидную форму. Они однослойные, расположены на короткой ножке. В антеридии образуется большое количество спермагенных клеток, каждая из которых дает начало одному двужгутиковому сперматозоиду. Антеридий вскрывается в дождливую погоду щелью и сперматозоиды выходят наружу.

Среди антеридиев расположены парафизы – выросты стебля, имеющие вид однорядных нитей или расширенных на верхушке пластинок.

Точка роста стебля мужских растений не идет на образование антеридиев, и стебель в дальнейшем прорастает, образуя новый побег (на стебле кукушкина льна можно видеть нередко 5-6 таких розеток).

На женских растениях формируются архегонии, состоящие из брюшка и длинной шейки. Листья, окружающие группы архегониев, ничем не отличаются от обычных вегетативных листьев.

После оплодотворения из зиготы развивается *спорогон*. Зрелый спорогон *Polytrichum* состоит из коробочки и длинной ножки. При помощи гаустории спорогон внедряется в ткань верхушки стебля (гаметофита), от которого и получает необходимые для его развития питательные вещества.

Первоначально спорогон скрыт внутри брюшка архегония, но затем ножка сильно удлиняется, и коробочка разрывает брюшко архегония.

Верхняя часть брюшка выносится вверх в виде волосистого колпачка (калптры), одевающего коробочку и защищающего ее от высыхания. Ко времени созревания спор в коробочке колпачок сбрасывается.

Зрелая коробочка имеет сложное строение. Она состоит из средней, расширенной части – *урночки*, расположенной у основания коробочки *анофизы* (шейки) и *крышечки*. Внутри от основания коробочки вверх поднимается колонка – тяж бесплодных паренхимных клеток. Колонка в верхней части расширяется, образуя на границе крышечки и урночки тонкую пластинку – *эпифрагму*.

Вокруг колонки расположен *спорангий*, подвешенный на тонких нитях. В нем развиваются многочисленные мелкие споры. Снаружи коробочка одета эпидермисом. На границе урночки и шейки в эпидермисе находятся многочисленные устьица. Таким образом, спорогон у *Polytrichum*, как и у многих других зеленых мхов, имеет ассимиляционную ткань и устьица и питается отчасти самостоятельно (отличие от печеночников).

В верхней части урночки, на границе ее с крышечкой, развивается кольцо,

образованное несколькими рядами мелких клеток, отличающихся по форме и размерам от соседних. Клетки кольца имеют неравномерно утолщенные стенки. При подсыхании коробочки по кольцу происходит отделение крышечки от урночки, она сбрасывается. По опадании крышечки заметно, что вход в урночку закрыт эпифрагмой. На границе отверстия урночки в это время заметен перистом – совокупность зубцов, расположенных вокруг всей урночки. Зубцы перистома очень гигроскопичны. Во влажную погоду они набухают и заворачиваются внутрь коробочки, прижимая набухшую эпифрагму к стенкам урночки, в результате чего вход в коробочку закрывается. Вода в коробочку не попадает, что предохраняет споры от преждевременного прорастания внутри коробочки.

В сухую погоду зубцы перистома теряют влагу, выпрямляются и отгибаются наружу. Эпифрагма ссыхается. Тогда через отверстие между эпифрагмой и зубцами перистома при покачивании коробочки ветром споры порциями высеиваются наружу. Спора, попавшая на влажную почву, прорастает, давая начало нитчатой протонеме. Протонема обильно ветвится, клетки ее имеют косые поперечные стенки. Нити, расположенные на поверхности земли, зеленеют; другие нити проникают в верхний слой почвы – они бесцветны и всасывают воду. На протонеме образуются почки, развивающиеся далее в листостебельные растения.

Так заканчивается цикл развития *Polytrichum*. У него, как и у всех Bryophyta, преобладающим поколением является гаметофит – протонема, само листостебельное растение с развивающимися на нем антеридиями и архегониями. Спорофит в виде коробочки и ножки тесно связан с гаметофитом. Он развит и расчленен значительно слабее. При образовании спор происходит редукционное деление, и спора, таким образом, гаплоидна. *Polytrichum* принадлежит к наиболее высокоорганизованным представителям зеленых мхов и всех мохообразных.

К сфагновым мхам относится свыше 300 видов единственного рода *сфагнум* (*Sphagnum*). Сфагновые мхи распространены преимущественно на севере Евразии и Америки, где занимают обширные площади и являются основными образователями торфяных болот.

Строение сфагновых мхов отличается рядом особенностей. Ветвистые стебельки сфагнума усажены мелкими листьями. Короткие веточки скучены на верхушке стебля, длинные свешиваются вдоль него, образуя как бы фитиль, по которому поднимается вода. Ризоидов нет. Во взрослом состоянии нижние части растения отмирают, верхние же продолжают расти. Проводящих тканей нет. Сердцевина паренхимная, отделена от коры кольцом прозенхимных клеток с утолщенными стенками. В коре несколько слоев крупных мертвых гиалиновых клеток с перфорациями («порами») и спиральными или кольчатыми утолщениями клеточных стенок («клетки-бочки»). Листья однослойные, состоят из хлорофиллоносных и гиалиновых клеток. Гиалиновые клетки легко заполняются водой и долго ее сохраняют. Благодаря такому строению сфагновые мхи могут накапливать воды в 37 раз больше своей сухой массы. Поэтому их развитие вызывает переувлажнение и заболачивание территории. При высыхании мертвые клетки заполняются воздухом и мох становится бесцветным, отсюда и их второе название – белые мхи. Сфагнум в четыре раза гигроскопичнее ваты. Содержит фенолоподобное вещество – сфагنون, обладающее антисептическим действием, может исполь-

зоваться как перевязочный материал.

Архегонии и антеридии сфагновых мхов располагаются на боковых веточках. Спорофит состоит из шарообразной коробочки и короткой ножки. Внутри коробочки формируется спорангий. Когда споры созревают, верхушка стебля сильно вытягивается, крышечка с коробочки отделяется и споры высыпаются. Из споры вырастает пластинчатая протонема, на которой образуются олиственные побеги сфагнума.

Значение зеленых и особенно белых мхов велико. Входят в состав биогеоценозов, благодаря образованию густой дернины способствуют поверхностному накоплению влаги и заболачиванию местообитаний. Развитие их на лугах препятствует семенному возобновлению трав, вызывает изреживание травостоя. Животные не поедают мхи. Накопление мхами воды приводит к заболачиванию лугов. В лесу мхи препятствуют прорастанию семян деревьев.

2 Отделы хвощевидные и плацновидные: общая характеристика, типичные представители

Отдел Хвощевидные (*Equisetopsida*) в настоящее время представлен одним классом Хвощовые (*Equisetopsida*) и одним родом – хвощ (*Equisetum*), насчитывающим 32 вида.

Особенности хвощевидных. Все современные хвощи – многолетние травы. Для хвощей характерно расчленение на междоузлия и узлы с мутовчато расположенными срастающимися листьями. Функцию фотосинтеза выполняют побеги. Обычны длинные корневища, часто с запасными клубеньками.

В клеточной оболочке много кремнезема – SiO_2 . В ксилеме обычны трахеиды, могут быть и сосуды; во флоэме – ситовидные трубки.

В жизненном цикле преобладает спорофит, гаметофит одно- или обоеполый, автотрофный, зеленый. Хвощи – равноспоровые растения. Оплодотворение только в каплях воды. Распространение: различные природные зоны и растительные сообщества, как правило, близко от воды.

Среди хвощей встречаются сорняки, лекарственные (могут использоваться как мочегонные) и ядовитые (разрушает витамин B_{12} – тиамин) представители. Хвощи могут вызвать заболевания травоядных животных (механическое раздражение слизистой солями кремниевой кислоты и расщепление тиамина) – через 40-80 дней после выпасания на хвощевом лугу у лошадей – агрессивность, расширение зрачков, паралич конечностей.

Единственное семейство *Equisetaceae* представлено в настоящее время лишь одним родом – хвощ (*Equisetum*), распространенным всюду на Земле, кроме Австралии и Новой Зеландии. Рассмотрим строение хвощей на примере хвоща полевого (*Equisetum arvense*).

Внешнее строение. Это многолетнее растение с членистым ветвистым корневищем, расположенным глубоко (до 1 м) в почве. Надземные побеги хвоща полевого двух видов. Одни из них вегетативные, зеленые, мутовчато-разветвленные, летние. Ветви возникают мутовками в узлах стеблей. Летние побеги к осени отмирают. Другие побеги (весенние) спороносные, розовато-бурые, появляются ранней весной, не ветвистые. После спороношения весенние побеги отмирают. У

других видов хвоща побеги одинаковые.

Стебли хвоща расчленены на правильно чередующиеся узлы и междоузлия, ребристые (!). Междоузлия полые в середине, узлы же заполнены паренхимой тканью. Вследствие редукции листьев практически органом фотосинтеза является стебель, в нем развивается ассимиляционная ткань.

Внутреннее строение. На поперечном разрезе, проведенном в области междоузлия, стебель имеет следующее строение. Снаружи стебель неровный, гранистый – возвышенные участки (ребрышки) чередуются по окружности с несколько вдавленными (ложбинками). Снаружи стебель покрывает однослойный эпидермис. Оболочки клеток эпидермиса пропитаны кремнеземом, что придает стеблям хвощей большую прочность и жесткость. Внутрь от эпидермиса располагаются кора и центральный цилиндр (стель) с кольцом мелких изолированных пучков и с полостью в центре, которая образовалась на месте сердцевины. В молодых стеблях сердцевина имеется. Под ребрышками расположены участки механической ткани, а под ложбинками – ассимиляционная ткань. Под каждым участком ассимиляционной ткани, состоящей из рыхло расположенных хлорофиллоносных клеток, находится полость (коровая, или валекуляриая).

Под механической тканью (под ребрышками) расположены проводящие пучки. Пучки хвощей закрытые, камбия не имеют. Вторичные ткани не образуются, и стебли не способны к вторичному утолщению.

Проводящий пучок хвощей коллатеральный. Обращенная к центру стебля его часть занята пучковой полостью. Она образовалась на месте разрушившейся протоксилемы. Иногда в пучковой полости сохраняются отдельные кольчатые или спиральные трахеиды. По полостям происходит передвижение воды. Над полостью расположена флоэма. Сбоку от флоэмы имеются две группы метаксилемы, представленной лестничными трахеидами. У *E. arvense* как и у большинства видов, вся стель (эустель) окружена снаружи перициклом и эндодермой. У некоторых видов имеется еще внутренняя эндодерма (например, у *E. hiemale*) или каждый пучок окружен своей эндодермой (в стеблях *E. limosum*).

Особенности жизненного цикла. Спорозоносные колоски у хвощей возникают по одному на верхушке главного весеннего побега, а иногда и боковых ветвей. Колосок хвоща состоит из многочисленных спорофиллов (спорангиофоров), собранных мутовками на его оси. Спорангиофоры состоят из ножки и расположенного на ее верхушке щитовидного диска, обычно имеющего шестигранную форму. На нижней стороне диска, вокруг ножки, располагается 5-13 мешковидных спорангиев, в зрелом состоянии одетых однослойной стенкой.

Хвощ – растение равноспоровое. Спора одета тремя оболочками. Наружная оболочка не сплошная, а состоит из двух спирально закрученных лент (элатер). Попав на землю, споры прорастают в заросток – гаметофит. Заросток хвоща имеет вид зеленой, многократно рассеченной пластинки размером 0,1-0,9 см. На заростке развиваются антеридии и архегонии.

У многих видов хвоща имеется физиологическая разноспоровость. Споры хвощей, соединенные в группы благодаря сцеплению пружинками, при попадании на почву оказываются в неодинаково благоприятных условиях освещения, снабжения водой и т. д. (например, верхние и нижние споры в кучке). Прорастая,

некоторые из них образуют более мелкие мужские заростки с антеридиями, другие – более крупные заростки с архегониями. Это явление можно рассматривать как известный отголосок морфологической разнospоровости предков хвощей, тем более что у некоторых видов физиологическая разнospоровость является постоянной и не связана с условиями развития заростков.

Однако для многих видов (например, *E. arvense*) экспериментально установлено, что, поливая питательным раствором мужские заростки, на которых начали развиваться антеридии, можно добиться увеличения их размеров и развития на них архегониев.

Антеридии хвощей погружены в ткань заростка. В каждом из них развивается свыше 200 многожгутиковых сперматозоидов. Архегонии лишь шейкой возвышаются над заростком. Оплодотворение осуществляется в сырую погоду. Оплодотворенная яйцеклетка дает начало зародышу. Подвеска у хвощей не образуется. Зародыш первоначально скрыт в ткани заростка. Он состоит из стебелька, двух-трех листочков и корешка. Пробивая ткань заростка, корешок укрепляется в земле, и растение переходит к самостоятельной жизни. На одном заростке часто возникает несколько зародышей. Молодой стебель хвоща имеет протестеллическое строение.

Особенности плауновидных. По сравнению с бессосудистыми растениями (печеночниками, антоцеротовыми и листостебельными мхами) сосудистые растения обладают рядом ароморфозов, основными из которых перечислены ниже:

- 1 лигнифицированные клеточные стенки;
- 2 механическая ткань – склеренхима;
- 3 проводящие ткани – ксилема и флоэма;
- 4 эндодерма;
- 5 независимый спорофит.

Плауновидные – очень древняя группа, к которой относятся как ископаемые, так и ныне живущие растения. В каменноугольном периоде они достигли своего наиболее полного расцвета. Это были огромные (высотой до 30 м и диаметром до 2 м) деревья (лепидодендроны, сигиллярии) с колонновидными стволами. Они играли важную роль в растительности земного шара, образуя целые леса. Остатки их участвовали в образовании каменного угля и нефти. К концу каменноугольного периода плауновидные в основном вымерли. В современной флоре они представлены вечнозелеными многолетними травами, реже полукустарниками. Сохранилось около 1000 видов (четыре рода).

Плауновидные имеют мелкие листья с одной жилкой. Такие листья возникли как поверхностные боковые выросты оси. Вначале они были лишены проводящей ткани, но постепенно листовые следы проникли внутрь выроста и образовались примитивные микрофиллы. Микрофиллы («маленькие листья») у некоторых ископаемых плаунов достигали в длину 1 м и более. Микрофилльный тип листьев – характерный признак растений этого отдела.

Выделяют два современных класса: равноспоровые плауновые (*Lycopodiopsida*) и разнospоровые полушниковые (*Isoetopsida*).

Среди плауновых широко распространен *плаун булавовидный* (*Lycopodium clavatum*), произрастающий в хвойных, чаще сосновых лесах. Его гибкий, дихо-

томически разветвленный стебель стелется по земле, образуя приподнимающиеся надземные ветви. Стебель и ветви густо покрыты маленькими линейно-шиловидными листьями. Растение как бы плывет по земле, отсюда, вероятно, оно и названо – пливун, плаун.

Анатомическое строение стебля еще примитивно. Снаружи стебель одет эпидермисом. Далее внутрь следует мощная кора. Наружные слои коры представлены механической тканью. За ней идет довольно широкая полоса прозрачной ткани из тонкостенных, слегка вытянутых радиально клеток, за которой снова располагается механическая ткань, окружающая стель.

Центральную часть стебля занимает концентрический проводящий пучок (центральный цилиндр). Между участками ксилемы и, окружая их с периферии, расположена флоэма. Сердцевины нет. Камбия в пучке нет, вследствие чего не образуется вторичных тканей и стебель не способен к вторичному утолщению. Центральный пучок от коры отделяет однослойный перицикл и эндодерма. Корни плаунов придаточные. По анатомическому строению корни сходны со стеблем.

В середине лета у *L. clavatum* образуются *спорозносные колоски*, или строби-лы, обычно 2, реже 1 или 3. Они располагаются на верхушке ветвей. На оси колоска, налегая друг на друга, расположены спорофиллы. Они значительно мельче вегетативных листьев и отличаются от них по форме и окраске. Спорофиллы широкояйцевидные, длиннозаостренные на верхушке и окрашены в желтоватый цвет.

На верхней стороне спорофиллов располагаются спорангии. Зрелый спорангий имеет почковидную форму и прикрепляется к спорофиллу короткой ножкой. В спорангии развивается большое количество совершенно одинаковых мелких спор. Споры округло-тетраэдрической формы. Наружная оболочка споры (экзоспорий) сетчатая, с утолщениями на гранях. Внутренняя оболочка (эндоспорий) тонкая; в содержимом споры находятся цитоплазма, ядро, пластиды, а также капли масла. Зрелые спорангии вскрываются поперечной трещиной. К этому времени ось колоска несколько разрастается, соседние спорофиллы раздвигаются и споры легко высеиваются из спорангиев наружу.

Попав на землю, спора потоками воды уносится в углубления (трещины) почвы, где на глубине в несколько сантиметров прорастает. Содержимое споры делится, образуя *заросток*, имеющий вначале вид комочка клеток. Вскоре на заростке образуются ризоиды, через которые внутрь клеток проникают из почвы гифы гриба.

Зрелый заросток достигает 2-5 мм в поперечнике и по форме напоминает игрушечный волчок. Он бесцветный, лишен хлорофилла и самостоятельно питаться не может. Снаружи заросток одет эпидермисом. Снизу и с боков заростка отходят ризоиды. Над нижним эпидермисом расположены в 3-5 слоев клетки, содержащие гифы гриба (эндотрофная микориза). Если гриб почему-либо не попадает в соприкосновение с заростком, последний отмирает на ранних фазах развития. На верхней поверхности заростка образуются антеридии и архегонии, в которых образуются двужгутиковые сперматозоиды и яйцеклетки. При первом делении оплодотворенной яйцеклетки образуются верхняя и нижняя клетки. Верхняя клетка называется подвеском и обычно больше не делится. Нижняя клетка (заро-

дышевая) многократно делится и дает начало зародышу. Прорывая ткань заростка, зародыш развивается дальше и образует молодое растение плауна. Подземные заростки *L. clavatum* и некоторых других плаунов развиваются очень медленно. От прорастания спор до формирования на заростке молодого спорофита проходит 15-18 лет.

К разноспоровым *полушниковым* принадлежат два рода: *полушник* (*Isoetes*) с подземным стеблем, несущим листья, похожие на иглы дикобраза, и способным благодаря камбию к вторичному утолщению, и *селагинелла*.

Селагинелла (*Selaginella*) – это многолетнее травянистое растение, требующее высокой влажности. Селагинелла в отличие от плаунов характеризуется разноспоровостью. В спороносных колосках образуется два вида спор – четыре мегаспоры в мегаспорангиях и многочисленные микроспоры в микроспорангиях. При прорастании из микроспоры образуется мужской гаметофит, состоящий из одной ризоидальной клетки и антеридия со сперматозоидами. Мегаспора развивается в женский гаметофит, не покидающий ее оболочки и состоящий из ткани, в которую погружены архегонии. После оплодотворения из яйцеклетки развивается зародыш и затем новый спорофит.

Редукция гаметофита, связанная с разноспоровостью, представляет собой основное направление эволюции высших растений.

3 Отдел папоротниковидные: общая характеристика, деление на классы

Отдел **папоротниковидные (Polypodiophyta)** – наиболее разнообразная и многочисленная группа среди высших сосудистых споровых растений, которая объединяет около 10000 видов растений разнообразного облика (наземные и водные травянистые растения, древовидные формы).

Листья папоротников (*вайи*) произошли в результате уплощения крупных ветвей их предков имеют побеговое происхождение (макрофиллы). Обычно вайи перистые, имеют верхушечный рост; в молодом виде улитковидно скручены. Вайи у одних видов совмещают функции фотосинтеза и спороношения (орляк, щитовник), у других есть два типа листьев: фотосинтезирующие и спороносные (страусник). Стебель у большинства папоротников (кроме древовидных) не бывает сильно развит.

Наземные папоротники – равноспоровые, водные – разноспоровые растения. Споры образуются в многочисленных спорангиях, как правило, на нижней стороне вайи. Спорангии часто образуют сорусы и обычно защищены сверху покрывальцем – индузием.

В жизненном цикле преобладает спорофит. У некоторых видов есть приспособления для активного разбрасывания спор (у щитовника мужского, страусника обыкновенного и многих других наземных папоротников спорангий вскрывается при помощи специального механического кольца, состоящего из клеток с неравномерно утолщенными стенками). Из спор образуются маленькие зеленые гаметофиты.

Отдел папоротниковидных разделяют на 7 классов. Из них 4 класса представлены исключительно ископаемыми формами. Современные папоротники

представлены классами: офиоглоссопсиды (ужовниковые), мараттиопсиды и полиподиопсиды.

Класс ужовниковые (Ophioglossopsida) – примитивные папоротники – всего около 80 видов, представляют собой небольшие растения с коротким вертикальным корневищем. Их листья не свернуты в «улитку», при этом часть листа выполняет фотосинтетическую функцию, часть – спороносную. Гаметофит обоеполый, питается сапротрофно, имеет микоризу, формируется 10-20 лет. Спорофит на начальных этапах живет за счет гаметофита. Представитель – *Ужовник (Ophioglossum)*. В США их считают «кладоуказателями», которые помогают находить закопанные драгоценности.

Класс полиподиопсиды (Polypodiopsida) включает разнообразных представителей, среди которых встречаются лесные, наскальные и плавающие виды. Равно- и разноспоровые папоротники. Для большинства из них характерно типичное строение: корневище и листья-вайи с сорусами. Среди равноспоровых Polypodiopsida Беларуси наиболее известны орляк обыкновенный, щитовник мужской, кочедыжник женский, разноспоровых – сальвиния плавающая.

Одним из наиболее распространенных папоротников является *щитовник мужской (Dryopteris filix-mas)*, растущий в сыроватых лиственных лесах, по тенистым местам. Стебель его (корневище) скрыт в земле. Корневище заканчивается верхушечной почкой. В ней находится точка роста, окруженная молодыми, еще не дифференцированными листьями, которые разовьются уже в следующем году.

Спорангии щитовника собраны в группы – *сорусы*. Сорусы возникают на нижней стороне листа, вдоль средней жилки листочков, и одеты округло-сердцевидным покрывалом (индузием).

На поперечном разрезе листа в области соруса видно, что спорангии расположены на плаценте – массивном выросте нижней стороны листа. Выше от плаценты отходит индузий. Спорангий имеет вид двояковыпуклой чечевицы и расположен на довольно длинной ножке. Одет он однослойной стенкой и содержит внутри споры. Расположенная по гребню спорангия полоска клеток стенки образует так называемое кольцо. Начиная от ножки, кольцо опоясывает спорангий в продольном направлении почти на 2/3 его окружности. Клетки кольца имеют неравномерно утолщенные стенки. Их внутренние и радиальные стенки утолщены, в то время как наружные остаются неутолщенными.

Кольцо является аппаратом, способствующим раскрытию спорангия и разбрасыванию спор. При созревании спорангий подсыхает. Испарение воды в кольце идет быстрее через неутолщенные стенки. Они вдавливаются внутрь и становятся вогнутыми. Радиальные стенки клеток при этом сближаются, и кольцо стремится выпрямиться. При дальнейшей потере воды натяжение становится, наконец, настолько сильным, что стенка спорангия в неутолщенной части (в так называемом устье) разрывается, и кольцо резко выворачивается. Однако оно быстро занимает прежнее положение, так как прочно соединено с ножкой. При этом движении кольца споры разбрасываются в стороны на расстояние до 1 м.

На земле спора прорастает, образуя заросток. Заросток представляет округло-сердцевидную пластинку 0,5-0,9 см в диаметре. Заросток у папоротников зеленый, в клетках его содержатся хлоропласты. Он способен к самостоятельной жизни.

ни. Точка роста заростка находится в основании выемки. От нижней поверхности заростка отходят многоклеточные ризоиды, прикрепляющие заросток к почве и всасывающие воду.

На нижней поверхности зрелого заростка возникают антеридии и архегонии (последние ближе к выемке). Сначала обычно развиваются антеридии, затем уже после выполнения антеридиями их функции созревают архегонии. Антеридии возвышаются над поверхностью заростка, имеют округлую форму и развивают небольшое число спирально закрученных многожгутиковых сперматозоидов. Архегонии обычного строения, брюшком погружены в ткань заростка; шейка возвышается над его поверхностью.

Из оплодотворенной яйцеклетки формируется зародыш, первоначально развивающийся за счет заростка. Всасывание питательных веществ осуществляется при помощи ножки зародыша, внедряющейся в ткань заростка. После образования корешка, стебелька и первого листа зародыш начинает самостоятельную жизнь. Корешок его внедряется в землю, стебелек выпрямляется, и лист разрастается. За первым листом на стебле образуются новые листья, и таким образом постепенно формируется взрослое растение папоротника. Первые листья при этом простые и имеют дихотомическое жилкование. Последующие листья постепенно приобретают папоротниковый облик.

Интересен и папоротник, обитающий в водоемах, – *сальвиния плавающая*. Это небольшое растение имеет стебель с мутовками из трех листьев – два цельных плавающих на поверхности, третий – рассеченный, погруженный в воду. Сальвиния – разноспоровое растение, в мутовках которого образуются сорусы макро- и микроспорангии, дающие начало женским и мужским гаметофитам соответственно. Далее образуются архегонии и антеридии, в которых формируются яйцеклетки и сперматозоиды и происходит оплодотворение.

Папоротниковидные играют существенную роль в современном растительном покрове планеты. На земном шаре насчитывается более 10 тысяч видов папоротников. Распространены они очень широко, практически они встречаются повсеместно. Заселяют они и различные местообитания. На воде плавают водные (сальвиния), а на дне водоемов растут подводные папоротники (марсилия четырехлистная), на суше произрастают как травянистые, так и древовидные формы. В кронах и в верхнем ярусе тропического леса можно встретить разнообразные эпифитные (нефролепис, олений рог) и даже лиановые формы этих растений.

Стволы современных древовидных папоротников (циатея) вырастают до 20 м в высоту и имеют диаметр до 1,5 м. Травянистые папоротники наших лесов – орляк, известный тем, что его молодые побеги можно есть, страусник, щитовник, кочедыжник.

Большинство папоротников ядовиты. Но есть среди них съедобные, лекарственные виды и декоративные (в частности, комнатные растения).

Завоевание папоротниками суши оказалось неполным. Большинство видов вымерло (Карбон, Палеозой), образовав залежи каменного угля. Используются для озеленения интерьеров (нефролепис, адиантум, асплениум); из корневищ готовят лекарственные препараты, обладающие глистогонным действием (щитовник мужской).

4 Отдел Голосеменные (*Pinophyta*). Характеристика и классификация отдела

Голосеменные растения появились в середине палеозойской эры (девон). В конце палеозоя и первой половине мезозоя – времени горообразования и иссушения климата, достигли расцвета, заняв место высших споровых: папоротников, плаунов и хвощей. Произошли они, видимо, от одной из ветвей древнейших разнотелых папоротниковидных.

В современной флоре насчитывают около 800 видов. Многие виды вымерли. Голосеменные широко распространены на всех континентах, в холодной зоне и в горах они формируют обширные леса, хотя по числу видов немногочисленные.

Голосеменные растения имеют следующие основные особенности строения:

- разнотелый спорофит преобладает, представлен древесным или кустарниковым растением с главным корнем; травянистых форм нет; ветвление боковое, нарастание побегов моноподиальное;
- имеет сложное анатомическое строение; стебель имеет вторичное утолщение; сосудов у большинства видов нет, древесина состоит из трахеид; ситовидные трубки без сопровождающих клеток; корни – главный и боковые – с микоризой;
- листья у тропических и субтропических голосеменных крупные, перисторассеченные; у внетропических – цельные, небольшие в виде игл (хвоя сосны, ели), чешуй (туя, кипарис) или более крупные игловидные (подокарпус) и двухлопастные (гинкго).
- гаметофит редуцирован, лишен самостоятельного существования, развивается на спорофите; женский гаметофит – тканевый эндосперм со сформированными архегониями, образуется и развивается внутри видоизмененного мегаспорангия – семязачатка; мужской – пыльцевое зерно, пылинка – состоит из нескольких клеток, образуется в микроспорангии (пыльнике) внутри оболочки микроспоры, завершает свое развитие в семязачатке, содержащем женский гаметофит;
- оплодотворению предшествует опыление; оплодотворение осуществляется сперматозоидами или спермиями, доставляемыми к архегониям пыльцевой трубкой;
- размножение происходит с помощью семян, развивающихся из семязачатков, лежащих открыто (голо) на семенных чешуях.

Отдел Голосеменные включает семь классов: Семенные папоротники (*Pteridospermatopsida*), Саговниковые (*Cycadopsida*), Беннетитовые (*Bennetitopsida*), Кордаитовые (*Cordaitopsida*), Гинкговые (*Ginkgopsida*), Хвойные (*Pinopsida*), Гнетовые (*Gnetopsida*).

Первые три класса (макрофильная линия эволюции) объединяют гигрофитные деревья с неразветвленным стволом и крупными перистыми листьями, растущие в условиях безморозного климата. Древесина развита слабо, преобладают кора и сердцевина. Оплодотворение происходит с помощью сперматозоидов, предковая группа – Семенные папоротники. Семенные папоротники и Беннетитовые полностью вымерли.

Кордаитовые – мезофитные, Гинкговые – ксерофитные. Хвойные (микрофильная линия эволюции) включают ветвящиеся деревья с небольшими цельными листьями. В стволах преобладает древесина, растения могут жить в разных климатических условиях. Оплодотворение у кордаитов к гинкговых происходит с помощью сперматозоидов, у хвойных – спермиев. Предки – кордаиты.

КЛАСС ХВОЙНЫЕ – PINOPSIDA

Листья чаще сидячие, мелкие, ланцетные, игловидные, чешуевидные, реже широкие, крупные. Стебель имеет небольшие сердцевину, кору и мощную древесину. Мегаспорофиллы сильно метаморфизированные и образуют рыхлые или плотные шишки. Класс делят на три порядка: Кордаиты, Гинкговые, Хвойные.

ПОРЯДОК ХВОЙНЫЕ – CONIFERALES

В современной флоре это самые многочисленные представители голосеменных – около 600 видов. Распространены в основном в Северном полушарии, где формируют обширные хвойные леса, состоящие из одного или немногих видов (роды: сосна, ель, лиственница, пихта). В Южном полушарии хвойные образуют леса в районах с умеренным климатом (острова Огненная Земля, Новая Зеландия, Тасмания). В тропических областях они растут только в горах.

Хвойные – почти все деревья, редко кустарники с системой главного корня. Это одни их самых крупных растений как среди голосеменных, так и в растительном мире. Большинство имеет мощные ветвящиеся стволы и компактные кроны. Нарастание преимущественно моноподиальное. Побеги большей частью двух типов: удлиненные со спиральным листорасположением (ауксибласты) и укороченные, несущие пучки листьев (брахибласты). У ели, пихты и тиса брахибласты не развиты. У сосны листья только на брахибластах, у лиственницы и кедра - на обоих типах побегов.

Листья игловидные – хвоя, реже чешуевидные (туя, кипарис) или эллиптические (подокарп). Хвойные – вечнозеленые растения, хотя некоторые роды (лиственница, псевдолиственница и др.) – листопадные, а у некоторых (болотный кипарис, метасеквойя) опадают даже годовые побеги.

Древесина на 90-95 % состоит из трахеид, ситовидные трубки не имеют сопровождающих клеток. У большинства видов в коре, древесине и листьях имеются схизогенные смоляные ходы, содержащие эфирное масло, смолы, бальзамы.

На огромных пространствах приполярных стран и в горах хвойные формируют леса, называемые тайгой, и служат местом обитания многих видов промысловых зверей, птиц и полезных насекомых. Хвойные леса имеют водоохранное и противоэрозионное значение. Они дают основную массу строительной и поделочной древесины. Из них получают бальзамы и смолы, камфару, спирт, целлюлозу, шелк и множество других продуктов. Семена некоторых хвойных содержат масло, используемое в пищу. Хвойные служат сырьем для получения медицинских препаратов. Порядок подразделяют на 10 семейств.

Семейство сосновые – Pinaceae – одно из самых крупных семейств. Число видов 240 (10 родов). Распространены в умеренной и субтропической (преимущественно горы) зонах Северного полушария. Некоторые виды произрастают высоко в горах и за Полярным кругом. В Южном полушарии встречаются лишь в Ин-

донеции и на Филиппинах. Преимущественно деревья, реже кустарники. Многие виды – основные лесообразующие породы хвойных лесов.

Род сосна (*Pinus*). Около 100 видов, распространенных в умеренных областях Северного полушария, в субтропиках формируют горные леса, несколько видов растет в горах тропических областей. Это крупные или небольшие деревья с мутовчатым расположением ветвей. Удлиненные побеги покрыты пленчатыми чешуйчатыми листьями, в пазухах которых образуются укороченные побеги с листьями, расположенными пучками по 2-5. Женские шишки созревают 2-3 года.

В Белоруссии естественно произрастает один вид (сосна обыкновенная), интродуцировано – 37 видов.

Сосна обыкновенная – это светолюбивое, неприхотливое по отношению к почве дерево. Часто формирует леса на песчаных и супесчаных почвах. Растет также на сфагновых болотах (карликовые формы), а на юге – по известковым и меловым склонам.

Древесину широко используют как строительную и поделочную. При подсочке сосны вытекает живица (раствор смолы в эфирных маслах), из которой в результате перегонки получают скипидар и канифоль, используемые в промышленности и в медицине для изготовления камфоры, бальзамов, мазей. Охвоенные ветки используют для получения витамина С и хвойного экстракта. Молодые побеги используют для изготовления лекарства, пыльцу применяют в медицине в качестве заменителя спор плауна. Сосновые леса очень ценны для человека и тем, что воздух в них чист и целителен, так как хвоя выделяет фитонциды.

Жизненный цикл сосны обыкновенной. Жизненный цикл голосеменных рассмотрим на примере сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*). Спорофит – дерево высотой до 50 м, достигающее возраста 400 лет. Ветвление боковое. Ствол хорошо выражен, на нем мутовками располагаются боковые ветви. Нарастание побегов моноподиальное. Побеги покрыты бурыми чешуевидными листьями. В пазухах их расположены сильно укороченные побеги, несущие по два игольчатых листа. Игольчатые листья, или хвоя, в сечении имеют плосковыпуклую форму, в центре расположены два проводящих пучка

Спорообразование начинается примерно на 30-40-м году жизни, при свободном стоянии – через 15-20 лет. Спорофиллы собраны в шишки двух видов, резко различающиеся между собой, но образующиеся на одном растении: мужские, расположенные группами, и женские – одиночные.

Мужская шишка имеет ось, к которой прикреплены чешуи – микроспорофиллы. На нижней стороне чешуй находится по два микроспорангия. В них в результате мейоза из клеток спорогенной ткани возникают многочисленные тетрады гаплоидных микроспор, одевающихся наружной плотной оболочкой (экзиной) за счет материала клеток, выстилающих микроспорангии. Экзина относительно толстая, слоистая. Образующаяся позднее интина (внутренняя оболочка микроспоры) тонкая и нежная, состоит из пектиновых веществ. У сосны и большинства других хвойных экзина отстает от интины, образуя два воздушных мешка. Увеличивая поверхность пыльцы, они способствуют переносу ее ветром, а при попадании пылинки в жидкость, выделяемую микропиле, играют роль поплавков, ориентирующих ее в нужном направлении.

Из зиготы развиваются подвесок и зародыш. Клетки подвеска сильно вытягиваются и проталкивают формирующийся зародыш внутрь ткани женского гаметофита, которая к этому времени накапливает запас питательных веществ. Ее называют первичным эндоспермом. Семязачаток после оплодотворения превращается в семя. В семени зародыш окружен эндоспермом, к которому прилегает тонкая пленка – остаток нуцеллуса. Снаружи семя покрыто твердой кожурой, возникшей из интегумента. Кожура и пленка образовались из тканей мегаспорангия, они имеют диплоидный набор хромосом. Эндосперм – вегетативная часть гаметофита, он гаплоидный, а зародыш – новое поколение спорофита – имеет диплоидный набор хромосом. Сформировавшийся зародыш состоит из корешка, стебелька, нескольких семядолей и почечки. Семя сосны снабжено легким крылышком, образовавшимся из тканей семенной чешуи.

Семена созревают через полтора года после опыления. К этому времени шишки из зеленых становятся бурыми, в солнечные дни в конце зимы чешуи их раздвигаются и семена высыпаются. Благодаря крыловидным придаткам семена разносятся ветром на большие расстояния. Весной семена прорастают и дают новые сосны.

Таким образом, у голосеменных имеется ряд более прогрессивных признаков по сравнению с папоротниковидными: гаметофиты полностью потеряли самостоятельность, они образуются на спорофите и живут на нем, оплодотворение не связано с водой; зародыш спорофита хотя и питается за счет гаметофита, но находится внутри семени и надежно защищен от неблагоприятных условий. Особенность семян голосеменных – их двойственная природа: питательная ткань – эндосперм принадлежит гаметофиту (n), зародыш – зачаток нового спорофита ($2n$), спермодерма и нуцеллус образуются из тканей материнского спорофита ($2n$).