

Лекция. Высшие споровые растения..

1. Высшие растения. Общая характеристика.
2. Происхождение высших. Приспособления, выработанные в связи с переходом к сухопутному образу жизни.
3. Жизненный цикл высших растений.
4. Классификация высших растений.
5. Отдел Риниофиты. Общая характеристика.
6. Отдел моховидные.
 - 6.1. Общая характеристика. Классификация.
 - 6.2. Жизненный цикл моховидных.
 - 6.3. Их роль в природе, использование человеком. Применение в медицине.
7. Краткая характеристика классов
 - 7.1. Класс Печеночники
 - 7.2. Класс Листостебельные мхи.
8. Отдел Плауновидные.
 - 8.1. Происхождение. Ископаемые формы.
 - 8.2. Морфологическая и биологическая характеристика современных плауновидных. Равноспоровые и разнospоровые.
 - 8.3. Цикл развития плауна булабовидного.
 - 8.4. Плаун – баранец, другие виды плаунов и их использование в медицине.
9. Отдел хвощевидные.
 - 9.1. Происхождение. Ископаемые формы.
 - 9.2. Морфологическая и биологическая характеристика современных хвощевидных.
 - 9.3. Чередование поколений и смена ядерных фаз у хвощей.
 - 9.4. Хвощ полевой и его использование в медицине.
10. Отдел Папоротниковидные.
 - 10.1. Происхождение. Ископаемые представители.

10.2. Общая характеристика современных представителей. Классификация. Особенности морфологической организации.

10.3. Чередование поколений и смена ядерных фаз в цикле развития.

10.4. Разноспоровые папоротники и их эволюционное значение как предковой группы для голосеменных растений.

10.5. Использование папоротников в медицине.

Высшие растения – Embryophyta или Embryobionta. К высшим растениям относятся все листостебельные растения размножающиеся спорами или семенами. Большая их часть – наземные.

Происхождение высших растений связано с выходом на сушу. Современные высшие растения, живущие в воде, являются вторично вернувшимися к водному образу жизни.

Считается, что предками высших растений были зеленые водоросли пресных или слабосоленых водоемов.

Особенности воздушной среды обитания:

1. Части растения находятся в двух разных средах (в воздухе и в почве) что привело к дифференциации на две системы органов – подземную и надземную с принципиально различными функциями.
2. В воздушной среде, в отличие от водной необходима защита от потери влаги, и соответствующие приспособления.
3. В воздушной среде становится возможной и необходимой транспирация – важнейший механизм обмена вещества (воды, газов), благодаря ей, осуществляется перемещение внутри растения (восходящий ток).
4. Сила тяжести не компенсируется силой Архимеда, и становится необходимым развитие механических тканей.
5. Половой процесс по прежнему требует воды, и для него необходимо развитие различных приспособлений, которое в дальнейшем привело к формированию цветка.

В связи с выходом на сушу у растений появляется ряд приспособлений к новым условиям обитания для водоснабжения, предохранения от высыхания и обеспечения полового процесса. Появляются системы тканей покровные, проводящие, механические, органы выполняющие различные функции: корень (или ризоиды), стебель, лист. Существенные изменения произошли и в строении органов полового и бесполого размножения. Появляются многоклеточные вместилища спор – спорангии и защищенные слоями стерильных клеток многоклеточные половые органы.

Жизненный цикл высших растений состоит из двух ритмически чередующихся фаз (или поколений) – **спорофита** (бесполого) и **гаметофита** (полового). Гаметофит может быть однополым (мужским или женским) или обоеполым. На гаметофите развиваются половые органы – женские – **археогонии** и мужские – **антеридии**. В половых органах образуются половые клетки – гаметы (мужские или женские).

Оплодотворение происходит внутри женских половых органов – архегониев. В результате оплодотворения образуется зигота с диплоидным набором хромосом. Половой процесс – оогамный. У высших растений, в отличие от низших, из зиготы образуются многоклеточные зародыш. В результате роста и развития из зародыша образуется спорофит.

Все клетки спорофита имеют диплоидный набор хромосом. На спорофите образуются органы бесполого размножения – спорангии, в которых развиваются споры путем редукционного деления (мейоза). Споры гаплоидны и дают начало гаметофиту. Таким образом, смена полового и бесполого поколения у высших растений происходит при образовании спор и при оплодотворении (образовании зиготы).

У одних высших растений (псилотовых, плаунов, хвощей, папоротников) спорофит и гаметофит представляют собой самостоятельные организмы, у других одно из двух поколений соподчинено другому и в физиологическом отношении как бы сведено к его органу.

К высшим растениям относят 9 отделов, из которых первые два полностью вымерли:

Риниофиты - Rhyniophyta

Зостерофиллофиты - Zosterophyllophyta

Моховидные - Bryophyta

Плауновидные - Licopodiophyta

Псилотовидные - Psilotophyta

Хвощевидные - Equisetophyta

Папоротниковидные - Polypodiophyta.

Голосеменные - Pinophyta

Цветковые - Magnoliophyta

Отдел Риниофиты - Rhyniophyta – вымершая группа растений, считаются предками всех современных высших растений. Существовали с силурийского периода до позднего девона. Представители – риния, куксония, хорнеофит. **Куксония - Cooksonia** является самой древней из достоверных находок высших растений – 415 млн. лет назад. Наиболее изученным представителем этого отдела является **риния - Rhynia**. Это были растения около 50 см высотой, внешне больше похожие на водоросли, чем на современные растения. Их тело имело теломное строение, то есть состояло из веточек, дихотомически ветвящихся. Спорангии находились на верхушках теломов. Имелась примитивная проводящая система. Хорошо была развита эпидерма с толстым слоем кутикулы. Под ней находилась относительно развитая кора, состоящая из паренхимных, очевидно фотосинтезирующих клеток. Был также развит подземный корневищеподобный орган – ризоид, от которого отходили многочисленные ризоиды.

Отдел Псилотовые (Psilotophyta) - представители другой очень древней группы растений очень похожих на риниофиты, но сохранившиеся до наших дней. Представителем данной группы является **Псилот – Psilotum nudum**. Настоящего побега у него нет, листьев нет, корня нет, ветвление стебля –

дихотомическое, подземные органы представлены корневищеподобным образованием – ризоидом. На стеблях имеются листовидные выросты – энации. О положении этой группы еще очень много спорят и если бы псилот был найден в одних отложениях с ринией, его, возможно, причислил бы к риниофитам.

Отдел Моховидные – Bryophyta очень часто называют популярным и коротким именем – мхи, которое относится только к одному классу этого отдела – листостебельным мхам.

К отделу Моховидные относят около 10000 видов небольших растений, встречающихся почти повсеместно, кроме сильно соленых пустынь.

Среди высших растений моховидные занимают обособленное положение. Это очень древняя группа, существовавшая еще в карбоне.

Наука, изучающая моховидные, называется **бриология**.

Моховидные – тупиковая ветвь развития растений.

Моховидные представляют собой обособленную ветвь эволюции высших растений, которая пошла по пути наибольшего развития гаметофита и преобладания его над спорофитом. Размеры их невелики, самые крупные достигают 60 см в высоту, однако в растительном покрове Земли они играют не последнюю роль, и часто имеют ландшафтное значение образуя сплошной покров в тундрах, таежных лесах, верховых и низовых болотах, высокогорных лесах и т. д. В засушливых районах (в частности в нашей области) также часто встречаются местообитания, в которых моховидные играют не последнюю роль.

Большинство моховидных - многолетние растения, образующие сравнительно плотные дерновинки. Строение тела моховидных весьма примитивно. Их гаметофиты часто образуют органы подобные стеблям и листьям спорофитов других высших растений (у класса листостебельные мхи, печеночники). Для них в бриологии используются термины соответственно каулидии и филлидии.

Особенностью развития этих организмов является преобладание в жизненном цикле гаплоидной стадии – гаметофита. Из споры моховидных вырастает проросток – протонема. Она может быть нитчатой или пластинчатой. На ней закладываются многочисленные почки, из которых в свою очередь вырастают растеньица – гаметофиты. Поэтому мхи часто образуют куртины.

Гаметофиты мхов, как правило, либо мужские, либо женские, но и те, и другие вырастают из одной протонемы. На гаметофитах формируются половые органы – антеридии и архегонии.

Оплодотворение происходит в архегонии, куда сперматозоид попадает с капельно-жидкой влагой (каплями дождя, росы и т.д.). Из зиготы, образовавшейся в результате оплодотворения, развивается спорофит.

Спорофит у моховидных крайне редуцирован и представляет собой коробочку, ножку и присоску – гаусторию. Он питается за счет гаметофита и называется **спорогон**. Строение коробочки различно у разных групп моховидных. Внутри ее находится споровый мешок, в котором путем редукционного деления (мейоза) образуются споры.

Отдел моховидные делят на 3 класса: **Антоцеротовые** (Anthocerotopsida), **Печеночники** (Marchantiopsida или Hepaticopsida) и **Листостебельные мхи** (Bryopsida).

Антоцеротовые - Anthocerotopsida отличаются розетковидным слоевищем и роговидными спорогонами. Характерной особенностью их является наличие в клетках пластинчатого хлоропласта с пиреноидом (как у водорослей). Внутренние полости тела заполнены слизью. Антеридии и архегонии развиваются эндогенно (в тканях таллома).

Класс Печеночники - Marchantiopsida включает два подкласса: **Маршанцевые** (Marchantiidae) и **Юнгерманниевые** (Jungermanniidae).

Печеночники содержат 300 родов, 6000 видов. Гаметофиты печеночников талломы или листостебельные формы. Рост связан с делением единственной апикальной клетки. Ризоиды у печеночников одноклеточные, в отличие от

мхов, у которых они состоят из нескольких клеток. Гаметофиты развиваются непосредственно из спор.

Примером печеночников является **Маршанция многообразная** - ***Marchantia polymorpha***. Она часто встречается во влажных местах. Гаметофиты ее представляют собой дихотомически ветвящееся слоевище, дифференцированное на верхнюю и нижнюю части. Верхняя темно-зеленая, тонкая, богатая хлорофиллом. Нижняя – более толстая, бесцветная. Нижняя поверхность несет на себе два типа ризоидов: язычковые и простые. Простые выполняют функцию прикрепления к субстрату, а язычковые – проведения воды вдоль таллома. Эту же функцию выполняют клетки – указатели, находящиеся в центральной части пластинки таллома и образующие подобие центральной жилки. Верхняя поверхность разделена на небольшие приподнятые участки, под каждым из которых находится воздушная камера. Над воздушной камерой располагаются устьица, которые состоят из 16 клеток и никогда не закрываются. Их функция газообмен.

На верхней стороне таллома располагаются также органы вегетативного и полового размножения. Органы вегетативного размножения представлены выводковыми корзиночками (таллидии), в которых располагаются выводковые почки. Органы полового размножения располагаются на специализированных прямостоячих структурах, называемых гаметофорами. Гаметофиты маршанции однополые, **мужские и женские особи различаются по форме подставок**. Антеридии располагаются на верхней стороне мужской лопастной подставки, архегонии – на нижней стороне звездчатой женской. Их строение подробно будет рассматриваться на лабораторном занятии.

Спермии маршанции имеют два жгутика и могут активно плыть к яйцеклетке в воде. Оплодотворение происходит внутри архегония, где находится неподвижная яйцеклетка. После оплодотворения в архегонии начинает формироваться многоклеточный зародыш, а из него – спорофит (спорогон).

Спорогон у маршанции имеет короткую ножку, коробочку (спорангий) и присоску – гаусторию, при помощи которой спорофит прикрепляется к гаметофиту и питается за его счет. Он очень маленький и всю свою жизнь не покидает даже тканей архегония. Из части которого образуют вокруг спорофита защитную оболочку (колпачок – калиптру.). В коробочке образуются споры путем редукционного деления. В зрелом спорогоне кроме спор также имеются элатеры – длинные клетки, которые во влажном состоянии прямые, в сухом – закрученные спирально. Они разрыхляют спорный порошок и помогают рассеиваться спорам скручиваясь при высыхании в открытых коробочках, свисающих с подставки. Из спор образуются сразу молодые гаметофиты.

Класс Листостебельные или настоящие мхи - Bryopsida является самым крупным классом моховидных. Он включает около 15000 видов, объединенных в 700 родов.

Гаметофиты всех мхов представлены двумя различными фазами: протонемой, развивающейся непосредственно из споры и листостебельным гаметофитом. Протонема состоит, как правило, из одного слоя клеток и похожа на нитчатую водоросль. Листостебельные гаметофиты образуются из почковидных структур на протонеме. Их обычно бывает много и гаметофиты образуют небольшие куртинки. В куртинке в зависимости от микро-условий формируются и женские, и мужские гаметофиты. Гаметофит растет, также как и у печеночников, благодаря одной апикальной меристематической клетке, гаметофиты мхов имеют сложное строение и длину от 0,5 мм до 50 см.

У них у всех многоклеточные ризоиды, тело расчленено на листоподобные и стеблеподобные структуры (для удобства мы будем называть их листьями и стеблями).

Для гаметофитов мхов характерны два способа роста: у одних, часто образующих подушки, гаметофиты прямостоячие и маловетвистые, спорофиты - верхушечные. У других - гаметофиты ветвистые (перистые), растения ползучие, спорофиты – пазушные, гаметангии у мхов образуются либо на

верхушке главной оси, либо на верхушке боковой ветви между листочками (гаметофоры не образуются). Спорофитам для созревания требуется длительное время - 6 - 18 месяцев. Коробочки поднимаются на длинной ножке. Коробочки очень разнообразны по внешнему виду и строению, внутреннее устройство спорофита более сложное, чем у Печеночников (и является систематическим признаком). Спорофит в начале своей жизни способен к фотосинтезу и имеет устьица (чего нет у Печеночников). В коробочке созревают споры. После созревания коробочки, она вскрывается и споры рассеиваются. Приспособления для рассеивания спор различны в различных подклассах и являются систематическим признаком на этом уровне.

Жизненный цикл в целом похож на жизненный цикл печеночников. Отличия заключаются в наличии особой стадии гаметофита - протонемы, из которой формируются растение гаметофитов; отсутствии специальных органов несущих гаметангии - гаметофоров; более развитом спорофите, способном на ранних стадиях к фотосинтезу и имеющем устьица.

Класс Листостебельные или настоящие мхи - Bryopsida, подразделяют на 3 подкласса:

- **Сфагновые мхи** – Sphagnidae;
- **Андреевые мхи** – Andreaeidae;
- **Бриевые мхи** – Bryidae.

К подклассу **Сфагновые мхи - Sphagnidae** относится единственный род - сфагнум (около 300 видов, на территории бывшего СССР - 42). Виды его крупные, мягкие, беловато-зеленые. Чаще всего это растения влажных местообитаний.

Стебли несут мутовки веточек, по пять в узле, более скученные у макушки, так что образуется своеобразная головка. Ризоидов нет. **Листья** - без средней жилки. Проводящие ткани - отсутствуют. Протонема – пластинчатая, хорошо развита водоносная ткань - гиалодерма, водоудерживающая способность которой в двадцать раз превышает сухую массу. Благодаря этой особенности сфагнум широко использовался в Европе с 1880 гг. как

перевязочный материал для ран и нарывов, но после первой мировой войны был вытеснен хлопком (вероятно из-за более опрятного вида).

Спорофиты сфагнома - сферические коробочки, приподнимающиеся на ложноножке - которая является частью гаметофита. Ножка самого спорофита - очень короткая. Коробочка имеет крышечку (оперкулум) отделенную бороздкой. Когда коробочка зеленая - через незакрывающиеся устьяца в нее входит воздух. При созревании коробочка высыхает и сморщивается. Устьяца закрываются, и воздух остается внутри как в ловушке. Дальнейшее сжатие коробочки приводит к увеличению давления воздуха и крышечка, в конце концов, под давлением отскакивает со слышимым треском. В результате жизнедеятельности сфагнома образуются торфяники. Процесс торфообразования происходит благодаря застою переувлажнению, отсутствию кислорода и кислой среде, создаваемой мхами. Торф широко используется как топливо и как субстрат для выращивания растений.

Андреевые мхи - **Andreaeidae** имеют гаметофиты похожие на гаметофиты бриевых мхов, но образующиеся из толстой многолопастной протонемы. Ножка у коробочки отсутствует, и она поднимается на ложноножке, как у сфагновых. Коробочка открывается растрескиваясь по ребрам на четыре части. Встречаются в горных и арктических областях.

Бриевые мхи - **Bryidae** - самый крупный и распространенный подкласс листостебельных мхов. В нем насчитывается около 700 родов и свыше 14000 видов (в СССР – около 2000 видов).

Наиболее известным их представителем является **Кукушкин лен** – **Polytrichum commune**) многолетнее растение, которое широко распространено в еловых лесах, на болотах. Это один из наиболее высокорослых мхов до 50 см в высоту. Растет крупными подушкообразными дернинами.

Анатомическое строение стебля бриевых мхов разнообразно, но, как правило, имеется дифференциация на ткани. Стебель кукушкина льна состоит из коры и центрального пучка. Кора состоит из механической ткани, сходной со склеренхимой сосудистых растений, плавно переходящей в основную ткань с

хлоропластами, крахмалом и жирными маслами. Центральный пучок состоит из гидроидов и лептоидов. Гидроиды находятся в центре и выполняют роль ксилемы, от трахеид их отличает отсутствие лигнифицированных утолщений. Лептоиды - вокруг гидроидов и выполняют роль флоэмы. Сверху кора покрыта эпидермой, лишенной устьиц.

Кроме этого у бриевых мхов наиболее сложно устроен спорофит. Подробно его строение мы разберем на практическом занятии.

У кукушкина льна есть стебель, листья и ризоиды. Стебель густо покрыт зелеными листьями. Кукушкин лен – двудомное растение, т.е. гаметофиты его раздельнополы. На верхушках мужских растений имеются красноватые или желтоватые листочки, между которыми находятся мужские половые органы – **антеридии** (от греч. «антерос» - цветущий), представляющие собой мешочек на короткой ножке, в котором развиваются подвижные (двужгутиковые) мужские гаметы – сперматозоиды. У женских растений все листья зеленые. Между ними на верхушках расположены **архегонии** (от греч «архее» - начало, «гоне» - рождение, происхождение), представляющие собой образования похожие на колбу. Длинная узкая часть называется шейка, а расширенная – брюшком. В брюшке развивается неподвижная женская гамета - яйцеклетка. В период дождя, так как движение сперматозоида к яйцеклетке возможно только в воде, антеридии вскрываются и сперматозоиды подплывают к архегониям, входят в них через шейки и сливаются с яйцеклетками. Как предполагают, сперматозоиды обладают хемотаксисом к содержимому слизи архегония. Слияние гамет и дальнейшее развитие зиготы происходит внутри архегония. После оплодотворения образуется зигота. Из зиготы через несколько месяцев развивается **спорофит** (спорогоний), который представляет собой коробочку на длинной безлистной ножке.

Нижняя часть ножки превращена в гаусторий (присоску), внедряющийся в тело гаметофита. Спорофит, таким образом, лишен самостоятельности и полностью зависит от гаметофита. Сверху коробочка прикрыта легко опадающим колпачком, с тонкими, направленными вниз волосками,

напоминающими льняную пряжу, отсюда и название растения. В коробочках происходит образование спор мейозом (т.е. споры гаплоидны). Все споры одинаковы (изоспоры). Спора попадает в почву и прорастает в протонему – ветвящуюся нить (типа нитчатой водоросли), на которой формируется **гаметофит** (взрослое растение) имеющий гаплоидный набор. На этом цикл замыкается и все повторяется снова.

Из этого следует, что в жизненном цикле развития мхов происходит чередование полового и бесполого поколений. Половое – это облиственное растение с половыми органами, а бесполое представлено безлистным бурым стебельком, на верхушке которого имеется коробочка, в которой развиваются споры.

На территории волгоградской области встречается около 350 видов моховидных. В основном это бриевые мхи, приспособившиеся жить в засушливых условиях.

Обилие видов и широкое распространение, заселение обширных территорий говорит о большом значении моховидных в растительных сообществах. Моховой покров играет большую роль в регулировании испарения влаги из почвы. Моховидные нередко выступают как пионеры заселения необжитого субстрата. В сложившихся сообществах - имеют водоохранное значение.

Сфагновый торф при сгорании оставляет мало золы и является хорошим топливом для электростанций. Высокая его гидрофильность позволяет использовать его в качестве подстилки для скота. При сухой перегонке торфа получают метиловый спирт, сахарин, воск, парафин, краски. В строительстве - как термоизоляционный материал для трубопроводов и жилых зданий. Для изготовления бумаги и картона. В сельском хозяйстве - для изготовления торфоперегнойных горшочков и удобрений.

В медицине сфагнум прежде использовался как перевязочный материал. В настоящее время используется при изготовлении некоторых гигиенических средств.

Отдел плауновидные - Lycopodiophyta – древние растения, произошедшие от риниофитов, по-видимому, в середине девонского периода палеозойской эры и достигшие расцвета в каменноугольном периоде. В то время существовали гигантские формы плаунов. Например, лепидодендроны достигали 30 м в высоту и 1 м в диаметре, были покрыты длинными шиповидными листьями длиной до 1 м при ширине 1 см. Их корни длиной до 50 см не имели корневых волосков.

Обитание в полупогруженном состоянии в болотистой почве и в условиях насыщенного водяными парами воздуха каменноугольного периода вызвало сильное развитие воздухоносной ткани, по межклетникам которой воздух проходил во все органы растения.

В конце палеозойской эры – в начале мезозойской большинство плауновидных вымерло, вместе с гигантскими хвощевидными образовав на Земле основные запасы каменного угля.

Все современные представители данного отдела – многолетние, травянистые растения, обычно вечнозеленые, по облику часто напоминающие некоторые зеленые (бриевые) мхи.

Распространены достаточно широко и встречаются от тропиков до арктических пустынь и от равнин до границы снегов в горах. Поселяются, как и моховидные, главным образом во влажных местообитаниях: по берегам водоемов, во влажных лесах, на лугах, по окраинам болот и т.д. Некоторые плауновидные (как, например, относящиеся к роду полушник) являются водными растениями.

Для большинства плауновидных характерно наличие приподнимающихся, стелющихся побегов со спирально расположенными листьями. Но иногда листья сидят мутовчато или супротивно. Подземные части побегов чаще всего имеют вид типичного корневища, на котором образуются придаточные корни.

Надземные и подземные оси нарастают с помощью верхушечных меристем, инициальные клетки которых со временем теряют способность делиться, поэтому плауновидные обладают ограниченным ростом.

Для плауновидных характерно дихотомическое ветвление надземных и подземных осей. При этом дихотомия бывает равной и неравной. При равной дихотомии рост дочерних побегов детерминирован в равной степени, и они одновременно отмирают; при неравной – один из побегов быстрее заканчивает свое развитие, чем другой.

Тонкие листочки – спорофиллы по форме, размерам и цвету часто похожи на обычные листья. Чередуясь с ассимиляционными листьями – трофофиллами, они образуют на стеблях спороносные зоны или собираются в расположенные на концах ветвей стробилы (спороносные колоски).

Среди плауновидных есть как равно-, так и разноспоровые растения. Разноспоровые растения обладают листьями, у которых имеются небольшой вырост – язычок или лигула.

К равноспоровым представителей класса плауновидных, а к разноспоровых – шильниковых.

Споры обычно с трехлучевым тетраэдным рубцом.

Гаметофиты (называемые также заростками) разноспоровых и равноспоровых форм резко отличаются.

Гаметофиты равноспоровых форм ныне живущих плауновидных подземные или полуподземные, мясистые, длиной 2–20мм. Они обоеполые, ведут сапрофитный или полусапрофитный образ жизни и созревают в течение 1–15 лет.

Гаметофиты разноспоровых раздельнополые, незеленые, созревают за 1 – 3 недели за счет питательных веществ, содержащихся в споре. По достижении зрелости они лишь слегка выступают наружу за пределы оболочки споры или не выступают совсем.

Гаметофит представлен маленьким растением, выросшим из споры. Это слоевище с ризоидами, так называемый заросток. Половые органы

представлены антеридиями (♂) и архегониями (♀). Оплодотворение происходит при наличии и капельно – жидкой воды. Из зиготы, не впадающей в состояние покоя, вырастает новое бесполое поколение – спорофит.

У представителей данного отдела (в отличие от Моховидных) господствующим поколением является спорофит.

Спорофитом является зеленое растение выросшее из зиготы, у которого хорошо выражена дифференциация вегетативного тела на органы: стебель, листья и корни.

Традиционно современных представителей делят на два класса – плауновые (плауновидные) *Licopodiopsida* и шильниковые (полушниковые) *Isoetopsida*. Для представителей класса плауновых характерна равноспоровость, отсутствие аэренхимной ткани, так как среди них нет водных растений. К плауновым относятся плаун баранец, плаун булавовидный. Шильниковые (полушниковые) – разноспоровые, у них есть аэренхима или крупные воздухоносные полости. Представители: селягинелла сибирская, полушник озерный.

Класс *Licopodiopsida* включает 3 порядка: астероксиловые (*Asteroxylales*), плауновые (*Licopodiales*) и протолепидодендроновые (*Protolpidodendrales*). Первый и третий полностью вымерли, а плауновые представлены, ныне вымершим семейством дрепанофикусовых (*Drepanophycaceae*) и семейством плауновых (*Licopodiaceae*) – единственным из всего класса дошедшим до наших дней.

Семейство *Licopodiaceae* подразделяют на 2 рода: *Phylloglossum* и *Licopodium*.

Первый распространен только в Австралии и на прилежащих островах, второй – во многих тропических и субтропических странах, а также в условиях холодного и засушливого климата. Плауновые подразделяют на две группы жизненных форм: эпифиты (влажные тропики Южной Америки) и наземные травянистые формы.

Род Плаун – *Licopodium* включает 400 видов. Распространен на всех континентах мира. Центр видовой разнообразия – тропическая и субтропическая зоны. На территории СНГ данный род представлен 14 видами.

Наши плауны – вечнозеленые, ползучие, стелющиеся или прямостоячие растения. Наиболее широко распространен плаун булавовидный. Произрастает преимущественно в лесной зоне, особенно в хвойных лесах. Почти космополит.

Рассмотрим строение и жизненный цикл плауна булавовидного - *Licopodium clavatum*. Спорофит представлен многолетним вечнозеленым растением с приподнимающимися, дихотомически ветвящимися побегами до 25 см высоты, заканчивающимися спороносными колосками. От лежащего основного стебля отходят дихотомически ветвящиеся корни (слабые), которыми он прикрепляется к почве.

Стебель покрыт мелкими линейно - шиловидными листьями. Проводящие элементы ксилемы представлены первичной ксилемой, состоящие из трахеид, а элементы флоэмы представляют собой очень длинные клетки с ситовидными участками на продольных стенках.

Верхушечные побеги заканчиваются стробилами (спороносными колосками). Спороносный колосок состоит из стержня, покрытого тонкими листочками – спорофиллами, на которых располагаются округлые спорангии. В спорангиях происходит мейоз, и образуются гаплоидные споры.

Споры мелкие, округло-тетраэдрической формы желтого цвета. Морфологически и физиологически все споры одинаковы (изоспоры). Споры высыпаются из спорангиев и в благоприятных условиях прорастают в маленький 2-3 мм заросток – обоеполый гаметофит, лишенный хлорофилла (половое поколение).

Уже на ранних стадиях его развития в некоторые из его клеток внедряются гифы почвенных грибов. В присутствии гиф почвенного гриба гаметофит, питаясь сапрофитно, медленно растет и развивается в течение 12 лет. На верхней стороне гаметофита образуются многочисленные антеридии и архегонии. В антеридиях формируются двужгутиковые сперматозоиды, а в

архегониях – яйцеклетка. Для того, чтобы сперматозоид попал из антеридия на архегоний, необходимо присутствие воды. Оказавшись на шейке архегония, сперматозоид по образовавшемуся каналцу перемещается в брюшко, где расположена яйцеклетка. Происходит оплодотворение. После оплодотворения из зиготы образуется зародыш, а из него взрослое растение - спорофит.

Установлено, что некоторые виды плауна содержат парализующий яд, сходный по действию с ядом кураре, из-за чего и не поедаются позвоночными животными.

Плауны используют в ветеринарии, а также как источник получения зеленой, синей и желтой красок.

Плауны входят в современную фармакопею разных стран. Споры плаунов, в частности плауна булабовидного, используют в медицине в качестве порошка (ликоподия); для детской присыпки, а также в фармации для обсыпки пилюль.

Плаун баранец содержит хинолизидиновые алкалоиды, и водный настой травы применяется для лечения больных хроническим алкоголизмом.

В связи с медленным ростом и истреблением плауны подлежат охране.

Отдел Хвоцевидные - Equisetophyta.

Хвоцевидные – немногочисленная группа растений, насчитывающая около 20 видов, принадлежащих к одному роду – хвощ. В геологическом прошлом (в позднем девонском и каменноугольном периодах) хвоцевидные были весьма разнообразны. Их травянистые и особенно древовидные формы преобладали в лесах наряду с древними плаунами и папоротниками. Древовидные формы хвоцевидных вымерли в конце карбона – начале пермского периодов.

Для хвоцевидных характерна четко выраженная метамерия (членистость) побегов. Этой чертой ныне живущие хвощи, и их ископаемые предки резко отличаются от всех остальных бессеменных высших растений и больше

напоминают по внешнему виду некоторые водоросли (харовые), голосеменные (хвойник) или даже цветковые (казуарину).

Вторая оригинальная особенность структуры – наличие спорангиофоров. Это гомологи спорофиллов, несущие спорангии. Спорангиофоры у современных хвощей располагаются мутовками на верхушке побегов и образуют своеобразные стробилы.

К хвощевидным принадлежат как травянистые растения (из ныне живущих и вымерших) со стеблем длина от нескольких см до нескольких метров, так и древовидные (только вымершие), иногда достигающие высоты 15 м.

Проводящие элементы ксилемы представлены трахеидами разного типа, иногда сосудами (только у хвощей). Флоэма состоит из ситовидных элементов и паренхимных клеток.

Современные хвощевидные – равноспоровые растения, и лишь некоторые ископаемые формы были разноспоровыми.

Отдел Хвощевидные подразделяют на 3 класса:

Гиениевые – *Hyeniopsida*;

Клинолистовые – *Sphenophyllopsida*;

Хвощевые – *Equisetopsida*.

Представители первых двух классов уже вымерли (происхождение и ископаемые Хвощев. самостоят.).

Класс хвощевые объединяет один порядок хвощевые *Equisetales*, а в нем семейство хвощевые – *Equisetaceae*. К семейству принадлежат многолетние корневищные травянистые растения. К семейству относится ныне живущий род Хвощ – *Equisetum*.

Латинское название *Equisetum* впервые употребил для одного хвоща древнеримский естествоиспытатель Плиний Старший, имея в виду сходство ветвистых побегов хвоща с хвостом лошади (от лат. *equus* – лошадь и *seta* – щетина, жесткие волосы).

В природе хвощи встречаются в виде клонов (группы растений, возникшие путем вегетативного размножения от одного экземпляра).

Среди хвощей встречаются и небольшие, карликовые растения со стеблем высотой 5-15 см (хвощ камышковый) и растения длиной в несколько метров. Так у хвоща многощетинкового стебель достигает длины 9 м. Стебли же большинства хвощей редко превышают 1 метр высоты.

Корневище – хвощей располагается на разной глубине. Бывают два типа корневищ – горизонтальные и вертикальные. Горизонтальные корневища более толстые, с более длинными междоузлиями, чем у вертикальных. На корневищах образуются клубни, которые представляют собой утолщенное и видоизмененное междоузлие. Клетки клубней крупные и заполнены крахмальными зёрнами.

Для хвощевидных характерно особое строение побегов, отличающее их от остальных высших споровых растений. Их побеги состоят из члеников (междоузлий) и узлов с мутовчато расположенными листьями. В стебле помимо трахеид, ксилема хвощей также и сосуды. Флоэма образована ситовидными элементами. Из-за того, что листья имеют небольшие размеры, основную фотосинтезирующую активность проявляет побег, поэтому он и окрашен в зеленый цвет.

Другой особенностью хвощей является накопление кремнезема в стенках клеток всего растения, а также на поверхности клеток эпидермы, образующего прочный слой с мелкими бугорками. Снаружи слой кремнезема покрыт кутикулой с восковым налетом. Кремнезем играет механическую и защитную роль: хвощи практически не повреждаются моллюсками и насекомыми, их избегают позвоночные животные.

По характеру надземных побегов хвощи можно разбить на две группы. У одних видов все надземные побеги однотипного строения: они очень жесткие, зеленые (фотосинтезирующие). У видов второй группы побеги двух типов: одни спороносные, буроватые (безхлорофильные), быстроотмирающие, а другие вегетативные, зеленые.

Побеги обоих типов появляются весной над поверхностью почвы, они нежнее по своей консистенции, чем побеги видов первой группы. Растения равноспоровые, споры многочисленные, мелкие. Гаметофит (заросток) одно – или обоеполюй, зеленый, очень маленький (несколько мм). В антеридиях образуются сперматозоиды с ундулиподиями. Оплодотворение осуществляется только при наличии воды на поверхности гаметофита. После из зиготы (без периода покоя) появляется бесполое поколение – спорофит.

Наиболее широко распространенным видом является Хвощ полевой – *Equisetum arvense*. Это многолетнее растение высотой до 50 см, встречающееся в условиях избыточного увлажнения.

Ранней весной из глубоко погруженных в почву корневищ развиваются неветвящиеся безхлорофильные побеги. Заканчиваются эти побеги спороносными колосками – стробилами. Каждый из них состоит из оси, перпендикулярно которой крепятся щитки – спорангиофоры, под которыми находятся 6-10 спорангиев, содержащих споры, образующиеся в результате мейоза.

Вначале щитки сидят плотно, без зазоров, но позднее, к моменту созревания спор, стержень колоска удлиняется. Между щитками образуются промежутки, через которые и высыпаются споры из созревших спорангиев.

Споры темно-зеленые (хлорофилл), шарообразной формы, покрытые тремя оболочками: внутренняя – интина, средняя – экзина, наружная – перина (экзоспорий). Из перины по мере созревания споры формируются 2 спирально скрученные ленты – элатеры с ложковидно расширенными концами. Элатеры гигроскопичны. Они обеспечивают разрыхление спор и сцепление их в небольшие комочки. При созревании спорангий и находящаяся в нем споровая масса подсыхают, его стенка растрескивается, элатеры раскручиваются. Сцепляясь между собой элатерами споры комочками лучше разносятся токами воздуха.

У современных хвощей все споры морфологически равны (равноспоровость). Физиологически же они неоднородны – гетероталличны. Из

одних спор развиваются женские гаметофиты. Из других – мужские. Однако женские гаметофиты хвощей могут стать обоеполыми. Таким образом, у хвощей встречаются мужские, женские и обоеполые гаметофиты. Споры хвоща прорастают во влажной почве в хлорофиллоносные гаметофиты в виде лопастных пластинок, морфологически различные.

Одни из них - мужские заростки с антеридиями, формирующими многожгутиковые сперматозоидами, другие – женские с архегониями. Женские заростки более рассеченной формы. Таким образом, морфологическая равноспоровость у этого хвоща сочетается с физиологической разноспоровостью.

Элатеры, которыми сцепляются споры в комочки, обеспечивают произрастание раздельнополых заростков в непосредственной близости друг к другу.

Споры хвощей содержат хлоропласты, возможно, поэтому быстро теряют всхожесть. Так через 15 дней после рассеивания только 15% спор сохраняют всхожесть.

В жидко-капельной среде многожгутиковый сперматозоид перемещается к архегонии, проникает в брюшко, где и происходит оплодотворение. Из образовавшейся зиготы развивается зародыш, а из него взрослый спорофит.

У хвоща полевого после рассеивания спор спороносные побеги отмирают и на смену им вырастают зеленые ассимилирующие побеги с типичным метамерным строением (мутовчатые) Эти побеги вегетируют до поздней осени, накапливая запасные продукты для развития надземных побегов в следующем году. Ассимилирующие побеги развиваются из того же корневища, что и спороносные.

Некоторые виды хвощей имеют важное значение, как кормовые растения: хвощ ветвистый – *Equisetum ramosissimum*, хвощ пятнистый - *E. variegatum*, хвощ зимующий – *E. hyemale*.

Хвощ полевой входит в отечественную государственную фармакопею, его применяют как кровоостанавливающее и мочегонное средство.

Хвощ - трудно искоренимый сорняк пастбищ и полей. В основном быстро размножаясь, хвощи становятся сорняками пастбищ, так как являются несъедобными растениями для животных.

Среди хвощей много ядовитых. Например, хвощ болотный, хвощ дубравный, хвощ приречный могут вызывать отравления, так как содержат алкалоиды.

Молодые спороносные колоски хвощей иногда используют в пищу (Северная Америка).

Отдел папоротниковидные – Polypodiophyta.

К этому отделу принадлежит около 10 - 15 тыс. видов, относящихся к 300 родам. В нашей стране их насчитывается около 100 видов. Папоротниковидные возникли примерно в одно время с хвоцевидными.

Современные папоротниковидные – это потомки растений, широко распространенных в каменноугольный период палеозойской эры. Ископаемые папоротниковидные были очень крупные древовидные растения, они образовали запасы каменного угля.

Папоротниковидные распространены по всему земному шару, встречаются в разнообразных климатических зонах, но наиболее разнообразно представлены их виды во влажных лесах. Особенного разнообразия папоротниковидные достигли в дождевых тропических лесах. Имеется также ряд водных форм, из которых для флоры нашей страны характерна сальвиния плавающая – *Salvinia natans*.

Папоротниковидные большей частью представлены многолетними травянистыми растениями. Есть среди них и древовидные формы, достигающие 25 м в высоту.

В тропиках нередко встречаются папоротники-эпифиты (аспленум гнездовый или птичье гнездо (*Asplenium nidus*), платицериум оленирогий), а также распространены папоротники-лианы.

В лесах умеренных широт произрастают травянистые папоротники, поселяющиеся в увлажненных местах: в низинах, по берегам рек и ручьев. Иногда их можно встретить в довольно темных лесах (например, в буковых).

Все они имеют корни, листья, стебли. Корни папоротниковидных всегда придаточные, т.к. развиваются на видоизмененных побегах – корневищах. Часто на корнях образуются выводковые почки, при помощи которых происходит вегетативное размножение.

Стебли папоротников относительно слабо развиты и листва по массе и размерам преобладает над стеблем. Так, у некоторых тропических папоротников при длине стебля 1 м листья достигают длины 5 м. Стебли содержат хорошо развитую проводящую ткань, между пучками которой располагаются клетки паренхимной ткани.

Листья папоротников, называются вайями. В отличие от листьев прочих растений листья папоротников длительное время продолжают верхушечный рост, образуя при этом характерную «улитку», что связано с неравномерным ростом нижней и верхней сторон вайи. Типичный цельный лист можно дифференцировать на черешок и листовую пластинку. Листья папоротников могут быть как цельными, так и перистыми. У подавляющего большинства папоротников листья перистые. Пластинка перистого листа имеет главную ось или рахис. Рахис соответствует главной жилке цельного листа. В большинстве случаев листья совмещают функции фотосинтеза и спороношения. Но у некоторых видов, например страусника и др., листья дифференцированы на фотосинтезирующие (стерильные) и несущие спорангии.

На нижней поверхности листа развиваются спорангии, в которых образуются гаплоидные споры. У примитивных видов папоротников спорангии сосредоточены на краях листа, что соответствует верхушечному их расположению на веточках древнейших папоротников. При созревании спорангии раскрываются и споры высыпаются наружу.

Важно отметить, что в процессе эволюции число спор, образующихся в спорангиях, прогрессивно уменьшается. Так, у ужовниковых, происходящих от

палеозойских папоротников (представитель – распространенный в сосняках гроздовник многораздельный), число спор от 1500 до 2000 (иногда до 15000). У более продвинутых форм насчитывается 512, 256, 128 спор. У большинства современных видов число спор составляет 64.

Многие виды папоротников образуют споры, одинаковые по строению и физиологическим свойствам. Это равноспоровые папоротники. Из таких спор развивается обоеполюй гаметофит – заросток. Среди современных папоротников (например, у обычной в аквариумах сальвинии) есть виды, спорангии которых образуют споры неравной величины: мелкие микроспоры и крупные мегаспоры. Это разноспоровые папоротники и гаметофиты у них однополые.

Все папоротники имеют правильное чередование полового и бесполого поколений. Бесполое поколение - спорофит представляет собой многолетнее листостебельное растение, образующее споры в специальных органах - спорангиях, расположенных у папоротника на листьях. Споры, попав в благоприятные условия, прорастают, образуя маленькое растение — заросток, который представляет собой половое поколение (гаметофит). На заростке образуются мужские и женские половые органы — антеридии и архегонии, в которых развиваются соответственно сперматозоиды и яйцеклетки. В жидко-капельной среде, при их слиянии происходит процесс оплодотворения. Из образовавшейся зиготы развивается зародыш нового растения.

Рассмотрим характерные особенности папоротников на примере щитовника мужского (*Dryopteris filix-mass*). Внешне папоротник представляет собой пучок листьев – вай, отходящих от хорошо развитого корневища. Вайями листья папоротника называют из-за того, что по своему происхождению они возникли в результате уплощения крупных ветвей предковых растений. Это доказывается тем, что вайи папоротника долго сохраняют верхушечный рост, образуя при этом характерную разворачивающуюся улитку, что не свойственно обычным листьям. Листья простые, дважды-трижды перисто-рассеченные.

Взрослое растение папоротника является спорофитом (бесполое поколение). На нижней стороне вайи образуются сорусы – собрание спорангиев. В спорангиях после мейоза созревают гаплоидные споры.

При созревании спорангии вскрываются и споры высыпаются. Из гаплоидных спор прорастают гаплоидные заростки, или гаметофиты (половое поколение). Заросток представляет собой зеленую сердцевидную пластинку, которая с помощью ризоидов прикрепляется к почве. На заростке формируются антеридии и архегонии. После оплодотворения в водной среде на заростке образуется зигота, из которой далее развивается зародыш. Зародыш состоит из гаустории - ножки (которой он внедряется в ткани заростка и которой поглощает питательные вещества), зародышевого корня, почки, первого листа зародыша- семядоли. Зародыш после его формирования начинает расти. Вскоре зародышевый корешок редуцируется, и на смену ему возникают придаточные корни.

Во влажных тенистых лесах, на опушках, болотах и лугах поселяются травянистые формы (орляк, щитовник, пузырник, кочедыжник и др.). На болотах и в других стоячих водоемах обитают плавающие формы (сальвиния).

В сельском хозяйстве используют плавающий папоротник азоллу, живущий в симбиозе с азотфиксирующей синезеленой водорослью. Азоллу культивируют на рисовых полях как источник соединений азота. Молодые листья некоторых папоротников употребляют в пищу.

Щитовник мужской обладает антигельминтным действием, в связи с чем применяется в медицине.