

ЛЕКЦИЯ
для студентов специальности «Биология» профили «Биохимия»,
«Генетика»

Высшие споровые растения

План

- 1. Высшие растения. Особенности воздушной среды обитания. Классификация высших растений.**
- 2. Отдел Моховидные Bryophyta.**
- 3. Отдел Плауновидные - Lycopodiophyta**
- 4. Отдел Хвощевидные- Equisetophyta**
- 5. Отдел Папоротниковидные - Polypodiophyta**

Высшие растения.

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.

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 (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 (полового) и гаметофита (бесполого). Половые органы развиваются на гаметофите. Гаметофит может быть однополым (мужским или женским) или обоеполым. На гаметофите развиваются половые органы – женские – архегонии 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 (большая неподвижная яйцеклетка, не покидающая половой орган и маленький подвижный сперматозоид). У высших растений, в отличие от низших, из зиготы образуется многоклеточных

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 8 отделов:

- **Риниофиты**
- **Моховидные**
- **Плауновидные**
- **Псилотовидные**
- **Хвощевидные**
- **Папоротниковидные**
- **Голосеменные**
- **Цветковые**

ОТДЕЛ МОХОВИДНЫЕ ВРУОРНУТА.

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

К этому отделу 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 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 60см 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 (у класса листостебельные мхи, печеночники) образуют органы подобные стеблям и листьям спорофитов других высших растений. 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*).

Печеночники (*Marchantiopsida* или *Hepaticopsida*) – представитель - **Маршанция обыкновенная (*Marchantia polymorpha*)** Гаметофит в виде пластинчатого таллома, длиной 10—12 см, ветвление верхушечное. С обеих сторон он покрыт эпидермой. Верхняя эпидерма имеет вентиляционные отверстия — устьица. Они окружены специальными клетками, расположенными в четыре ряда. Под устьицами имеются воздушные камеры. Нижняя эпидерма дает выросты — одноклеточные ризоиды и красноватые или зеленоватые чешуйки, которые иногда принимают за редуцированные листья. Под верхней эпидермой расположена ассимиляционная ткань, состоящая из вертикальных столбиков паренхимных клеток с хлоропластами. Ниже находится слой тонкостенных бесхлорофилльных паренхимных клеток. На верхней стороне таллома образуются особые веточки — *подставки*, а на них — органы полового размножения. Маршанция—двудомное растение. На одних экземплярах подставки имеют форму сидящей на ножке девятилучевой звездочки, между лучами которой на нижней стороне расположены архегонии. На других — подставки имеют форму сидящего на ножке восьмиугольного щитка, на верхней стороне которого расположены антеридии, погруженные в антеридиальные полости. В брюшке архегония образуется яйцеклетка. После ее слияния со сперматозоидом из зиготы образуется спорогон. Он представляет собой коробочку на короткой ножке, которая прикреплена к гаметофиту гаусторией. Внутри коробочки из спорогенных клеток в результате мейоза образуются гаплоидные споры, а также *элатеры* — мертвые удлиненные клетки со спирально утолщенной стенкой, служащие для разрыхления массы спор, а также для выбрасывания их из коробочки.

Вегетативное размножение осуществляется *выводковыми тельцами* линзовидной формы, имеющими зеленый цвет. Они образуются на верхней

стороне таллома в особых *корзиночках* в результате деления клеток, выстилающих их дно.

Листостебельные мхи (Bryopsida).— Гаметофит представляет собой прямостоячую стеблевидную ось, покрытую листовидными выростами. Условно их можно называть стебель и листья. На нижней части стебля образуются многоклеточные ризоиды. Ветвление боковое. Нарастание осей происходит в результате деления пирамидальной верхушечной клетки. Оно может быть моноподиальным или симподиальным. В соответствии с этим органы полового размножения и спорогон размещаются на вершине гаметофита или на боковых разветвлениях.

Класс подразделяют на три подкласса: Андреевны мхи, Сфагновые мхи, Бриевые (Зеленые) мхи. Наибольшее значение имеют два последних подкласса.

Сфагновые мхи имеют довольно однообразное строение. Гаметофит их представляет собой сильноветвящееся, особенно в верхней части, растение. Разветвления густо покрыты листьями. Сфагновые мхи живут в очень влажной среде. В связи с этим у них нет ризоидов и влага поступает непосредственно в стебель, который при основании с течением времени отмирает. Лист состоит из одного ряда клеток, резко различающихся как по структуре, так и по выполняемой функции. Одни из них живые, хлорофиллоносные, другие — мертвые, относительно более крупные, со спирально утолщенными стенками, пронизанные отверстиями, их называют *гиалиновыми*. Гиалиновые клетки способны накапливать и долго удерживать огромное количество воды, в 30—40 раз превышающее массу самого растения. Спорогон состоит из ножки и коробочки. Ножка сильно укорочена, луковичеобразная, но ко времени созревания спор верхушка стебля гаметофита сильно вырастает и выносит коробочку вверх (ложная ножка). В центре коробочки помещается округлая *колонка*, над которой размещен в виде свода спорангий со спорогенной тканью. Стенка коробочки прочная, многослойная. Коробочка имеет крышечку, которая во время созревания спор отскакивает, и споры рассеиваются. Элатер нет.

Значение сфагновых в природе очень велико. Накапливая огромное количество воды и разрастаясь плотными дернинами, они вызывают заболачивание огромных пространств, достигающих зоны тундры. Для осушения их осуществляют агромелиоративные работы. С другой стороны, старые болота имеют важное хозяйственное значение для разработки залежей торфа. Нарастание пласта торфа в наиболее благоприятных условиях происходит медленно — слой толщиной 1 см образуется примерно за 10 лет.

Бриевые (зеленые) мхи - Бриевые мхи по сравнению со сфагновыми отличаются большим разнообразием строения. Органы полового размножения закладываются у одних видов на главной оси, у других — на боковых. У некоторых видов ветвление не выражено.

Политрих обыкновенный, кукушкин лен — это один из распространенных представителей бриевых мхов. Он растет в лесу, на полянах, ок-

раинах болот. Стебель гаметофита прямостоячий, неветвистый, высотой 15 см и более, густо покрыт листьями. Подземная часть его простирается в почве почти горизонтально, на ней образуются ризоиды. Листья расположены по спирали. Они состоят из линейной пластинки с заостренной зубчатой верхушкой и пленчатого влагалища. Гаметофит двудомный. Коробочка прямо-стоячая или более или менее косо расположенная, призматическая, четырех-пятигранная, покрыта ржаво-войлочным колпачком, образующимся из сте-нок архегония. Коробочка состоит из *урночки* и *крышечки*. Нижняя часть ур-ночки сужена в *шейку*. В центре урночки расположена колонка. Вокруг ко-лонки расположен спорангий в виде цилиндрического мешка, прикрепленно-го к стенке и колонке особыми нитевидными образованиями. Урночка имеет специальное приспособление для рассеивания спор — *перистом*, представ-ляющий собой ряд зубчиков с тупыми верхушками, расположенных по краю урночки. Между зубцами, имеются отверстия, через которые в сухую погоду высыпаются споры. Из споры вырастает протонема в виде зеленой ветвящей-ся нити. На ней формируются почки, из которых со временем развиваются взрослые гаметофиты.

ОТДЕЛ ПЛАУНОВИДНЫЕ - LYCOPODIOPHYTES

Плауновидные — одни из наиболее древних высших растений. Они представляют мелколистную линию эволюции. Современные виды — много-летние вечнозеленые, травянистые растения, среди вымерших были и дре-весные формы. Многие виды вымерли.

Отдел делят на два класса: Плауновые и Полушниковые.

Мы рассмотрим Плауновые

Спорофиты — травянистые многолетние растения. Спорофит имеет надземный побег с мелкими, иногда чешуевидными листьями. Они слабо дифференцированы, имеют 1—2 неветвящиеся жилки. Узлы и междоузлия выражены слабо. Подземная часть спорофита представлена корневищем с придаточными корнями. Ветвление надземных и подземных осей верхушеч-ное. Спорангии располагаются на верхней стороне листьев (*спорофиллов*), собранных на концах осей в *колоски*. Стебель и корень не имеют камбия. Ли-стья без язычков. Споры одинаковой величины. Гаметофиты обоеполые, под-земные, питаются сапротрофно, созревают в течение 1 —15 лет. В современ-ной флоре класс представлен двумя родами. Наиболее многочисленный и широко распространенный из них — род **плаун** (*Lycopodium*). Хозяйствен-ное значение плаунов невелико. Животные их не поедают. Плауны служат сырьем для производства лекарств. Издавна используют споры плаунов, со-державшие невысыхающее масло. Их применяют в качестве детской присып-ки, а иногда при фасонном литье для обсыпания стенок моделей, чтобы отли-ваемая деталь имела гладкие стенки и легко отделялась от формы.

Плаун булавовидный (*Lycopodium clavatum*). Растение, широко распространенное в хвойных лесах. Спорофит представлен длинным ползучим побегом с вертикальными ответвлениями и придаточными корнями. Проводящий пучок расположен в центре стебля. Центральный цилиндр занимает небольшую часть. Широкая зона коры пронизана листовыми следами. Листовая пластинка линейная, цельнокрайняя, заканчивается длинным тонким волоском.

Спороносные колоски, венчающие вертикальные побеги, расположены на довольно длинных ножках по два (реже по 3—5). Колосок цилиндрической формы, состоит из оси, на которой плотно сидят спорофиллы — чешуевидные треугольные листья с заостренными и загнутыми кверху верхушками. На верхней стороне спорофилла расположен на короткой ножке почковидный спорангий со спорами. Споры одинаковые, мелкие, тетраэдрической формы. Спорангий растрескивается поперечной щелью. Споры падают на землю, и на глубине нескольких сантиметров из них медленно, в течение 12—15 лет, развивается гаметофит. По форме он напоминает луковичку, позднее разрастается и становится блюдцевидным диаметром до 2 см. Гаметофит бесцветный. Клетки, расположенные под эпидермой, находятся в симбиозе с мицелием гриба. У некоторых видов гаметофит образуется на поверхности почвы, и тогда в его клетках появляются хлоропласты. Антеридии и архегонии размещены на верхней стороне и погружены в паренхимную ткань. Сперматозоиды многочисленные, двухжгутиковые. Оплодотворение связано с водой. Зигота не имеет периода покоя, из нее сразу же образуется зародыш спорофита. Он вначале внедрен в ткань гаметофита и в какой-то мере питается за его счет, но вскоре корни его проникают в почву, и начинается долгая самостоятельная жизнь спорофита.

ОТДЕЛ ХВОЩЕВИДНЫЕ- EQU1SETOPHYTES

Древовидные представители полностью вымерли, в современной флоре сохранились только травянистые.

Характерная особенность спорофита — боковое ветвление с мутовчатым расположением боковых побегов. Листья также собраны в мутовки. Узлы и междоузлия четко выражены. При основании междоузлий часто имеется интеркалярная меристема. Листья редуцированные, от средних до мелких, с одной средней жилкой. Хлоропласты не содержат пиреноидов. Спорангии расположены на *спорангиофорах* — гомологах спорофиллов, но отличающихся от них структурой. Современные Хвощевидные равноспоровые. Из одинаковых по размеру спор образуются разнополюе гаметофиты. На наружной оболочке спор имеются особые выросты — *элатеры*. Элатеры выполняют двойную функцию: распространения спор и соединения спор в группы, что обеспечивает совместное произрастание мужского и женского гаметофитов.

Гаметофиты мелкие, величиной в несколько миллиметров, зеленые, одно- или обоеполюе. Оплодотворение связано с водой. Зародыш не имеет периода покоя.

Отдел подразделяют на четыре класса: Гиениевые, Клинолистные, Каламитовые, Хвощовые. Первые три класса вымерли. Хвощовые представлены в современной флоре обоих полушарий.

Мы рассмотрим последний

Класс включает один род — **хвощ** (*Equisetum*). Общее число видов 30—35, у нас в стране—13. Распространены по всему земному шару, кроме Австралии. Растут преимущественно в условиях влажных местообитаний. Надземные побеги у хвощей, как правило, однолетние, лишь у немногих видов — многолетние, вечнозеленые. У большинства видов стенки клеток эпидермы инкрустированы кремнеземом. Многие виды — трудно искореняемые сорняки пастбищ и полей, особенно с кислыми почвами (хвощ полевой — *E. aruense*). Некоторые виды ядовиты для домашних животных (хвощ болотный — *E. palustre*, хвощ дубравный — *E. nemorosum*). Хвощи используют как лекарственные растения. Стебли их употребляют вместо наждачной бумаги.

Хвощ полевой (*Equisetum aruense*) — один из наиболее широко распространенных видов. Это многолетнее травянистое растение. Растет на полях и залежах как сорняк. Его подземная часть представлена корневищем, проникающим в почву на глубину до 1 м. Некоторые укороченные боковые разветвления корневища превращаются в клубни, заполненные запасным крахмалом. В узлах мутовками расположены листовые влагалища и придаточные корни. Корень имеет первичное строение, в коре находятся крупные воздухоносные полости. Надземные побеги двух видов: спороносные, возникающие ранней весной, и стерильные, образующиеся позже и вегетирующие до поздней осени. У других видов хвоща надземные побеги одинаковы. Стерильный побег мутовчато-разветвленный, зеленый, ребристый, в узлах несет сросшиеся в трубку листовые влагалища, заканчивающиеся черными с белой каймой зубцами. Зубцы представляют собой редуцированные листовые пластинки. Так как листья редуцированы, органом фотосинтеза служит стебель.

Спороносные побеги более толстые, бурые, без хлорофилла, неветвистые, высотой 15—30 см. Они также охвачены в узлах трубчатыми влагалищами с 8—9 крупными зубцами. Спороносные колоски образуются на верхушке. После спороношения эти побеги отмирают. Спорангиофор состоит из шестигранного щитка, ножки, прикрепляющей щиток к оси колоска, мешковидных спорангиев, расположенных по нижнему краю щитка. Споры одинаковой величины. Элатеры имеют вид спирально закрученных лент с ложковидными расширениями на концах. На почве из спор вырастают хлорофиллоносные гаметофиты в виде лопастных пластинок, физиологически различные. Одни из них — мужские, с антеридиями, формирующими многожгутиковые сперматозоиды, другие — женские, с архегониями. Оплодотворение связано с водой. Зародыш спорофита не имеет периода покоя. Таким образом, морфологическая равноспоровость у этого вида сочетается с физиологической разноспоровостью.

ОТДЕЛ ПАПОРОТНИКОВИДНЫЕ - POLYPOD1OPHYTA

Папоротниковидные возникли примерно в одно время с хвощевидными. В настоящее время их насчитывают более 10 тыс. видов. Папоротниковидные распространены по всему земному шару в разнообразных местобитаниях, начиная с тропических лесов и болот и кончая пустынями. Наиболее разнообразно представлены их виды во влажных лесах, где они растут не только на почве, но и на других растениях как эпифиты.

Спорофиты древних папоротниковидных были древесными растениями с колонновидными неветвящимися стволами, имеющими радиальную симметрию. Современные папоротниковидные — в большинстве случаев многолетние травянистые растения.

Папоротниковидные в отличие от других высших споровых представляют крупнолистную линию эволюции (*мегафиллия*). Листья длительное время нарастают верхушкой, их называют *вайями*. В большинстве случаев листья совмещают две функции: фотосинтез и спороношение. У некоторых видов верхние вайи специализировались на спороношении, нижние — на фотосинтезе. Большинство видов — равноспоровые, но есть и разноспоровые.

Гаметофит чаще обоеполюй. У видов умеренной зоны таллом сердцевидный, у видов тропической зоны — имеет форму нити или ветвистой пластинки. Приспособлен к жизни во влажных условиях. Оплодотворение связано с водой. Гаметофит как бы застыл на уровне водорослевого периода, поэтому, несмотря на то, что спорофит — вполне сухопутное растение, папоротниковидные так и не смогли «завоевать» сушу.

Папоротниковидные — важный компонент многих растительных сообществ, особенно тропических, субтропических и северных широколиственных лесов. Они — объекты декоративного цветоводства в условиях закрытого и открытого грунта, а также сырье для получения лекарств.

Щитовник мужской (*Dryopteris filix-mass*) широко распространен в лиственных лесах, на сырых тенистых местах. Спорофит — многолетнее травянистое растение до 1 м высотой. Побег представлен подземным корневищем. Оно короткое, толстое, черно-бурого цвета, с хорошо выраженным дорсовентральным строением (верхняя поверхность несет черешки листьев, нижняя — тонкие придаточные корни) и заканчивается верхушечной почкой, состоящей из конуса нарастания, окруженного молодыми листьями. Листья крупные. Черешок густо покрыт бурыми пленками. Пластинка в очертании эллиптически-продолговатая, двояко-перисторассеченная. Сегменты первого порядка расположены поочередно, заостренные; сегменты второго порядка с зубчатым краем и тупой верхушкой. Снаружи листа находится эпидерма, клетки которой содержат хлоропласты. На нижней эпидерме много устьичных аппаратов. Мезофилл листа губчатый, проводящие пучки такого же строения, как и в корневище.

На нижней стороне листа вдоль средних жилок сегментов второго порядка расположены группы спорангиев — *сорусы*, покрытые сверху пленча-

тым покрывальцем (*индузием*) почковидной формы, прикрепленным к выросту листа — *плаценте*. Спорангий имеет форму чечевицы с длинной ножкой и также прикреплен к плаценте. Оболочка спорангия многослойная, однослойная. Среди тонкостенных клеток имеется ряд клеток с подковообразно утолщенными стенками, узкой полосой опоясывающий спорангий. Кольцо этих клеток не смыкается. При подсыхании спорангия клетки кольца сжимаются и происходит разрыв оболочки в тонкой части и освобождение спор. Споры одинаковой величины, имеют овальную форму и бугорчатую поверхность. При образовании спор происходит мейоз.

Из споры, попавшей в благоприятные условия, вырастает гаметофит (заросток). Он имеет вид зеленой округло-сердцевидной пластинки, диаметром до 4 мм, к почве прикреплен ризоидами. На нижней стороне, вблизи от выемки, расположены архегонии с брюшком, погруженным в ткань гаметофита, а в ризоидальной части — округлые антеридии. У равноспоровых папоротников гаметофит обоеполый. Оплодотворение связано с водой. Из зиготы вырастает зародыш спорофита.

Доцент

Землянская И.В.