

Лекция 11. ВЫСШИЕ СПОРОВЫЕ РАСТЕНИЯ

Вопросы:

1. Происхождение и классификация споровых растений.
2. Общая характеристика отделов: Моховидные, Плауновидные, Хвощевидные, Папоротниковидные. Размножение и значение.

1. Происхождение и классификация споровых растений.

Высшие споровые растения появились на суше в конце силурийского периода, более 400 млн. лет тому назад. Первые представители были небольших размеров и имели простое строение. В процессе эволюции из них сформировались разнообразные формы высших растений.

Существует две основные версии происхождения высших растений от водорослевого предка. Согласно первой из них от водорослей (скорее всего, зеленых) произошли проптеридофиты, которые и дали начало всем остальным высшим растениям. Согласно второй проптеридофиты и моховидные сформировались из водорослей независимо.

Элементарные органы появились у первых примитивных высших растений. Их тело представляло собой дихотомически (вильчато) ветвящиеся оси, на нижнем конце которых возникли корневищеподобные ризоиды, от которых отходили волосковидные ризоиды. Ризоид был прототипом корня, а ризоиды — корневых волосков. Формирование специальных фотосинтезирующих органов (листьев) произошло позднее двумя различными путями. У плауновидных листья сформировались как выросты на осевых органах. Это *микрофилльная линия* эволюции. Настоящие листья других высших растений возникли в результате уплощения и бокового срастания разветвленных осей, на которых располагались спорангии. Таким образом, эти листья выполняли функции фотосинтеза и бесполого размножения. Впоследствии же произошло разделение функций, сформировались спорофиллы, или спороносные листья со спорангиями и трофофиллы, или питающие зеленые листья. Это *макрофилльная линия* эволюции.

Усовершенствованию органов соответствовало усложнение внутреннего строения и онтогенеза. В жизненном цикле происходит чередование полового и бесполого способов размножения и

связанное с этим чередование поколений. Бесполое поколение представлено диплоидным спорофитом, половое – гаплоидным гаметофитом.

Спорофит – растение, образующее споры. В многоклеточных спорангиях в результате мейотического деления формируются гаплоидные споры. Они лишены жгутиков и распространяются пассивно (ветром, водой, животными). Растения, у которых все споры одинаковые, называются *равноспоровыми*. У более высокоорганизованных групп споры разной величины: в микроспорангиях образуются многочисленные мелкие споры – микроспоры, а в мегаспорангиях – крупные мегаспоры. Это *разноспоровые* растения. При прорастании споры образуется гаметофит.

Гаметофит – растение, образующее гаметы. Гаметы развиваются в многоклеточных органах полового размножения: яйцеклетки – в архегониях, похожих на колбу, сперматозоиды – в мешковидных антеридиях. Гаметофит вырастает из споры. У равноспоровых растений гаметофиты обоеполые, у разноспоровых – однополые. Из микроспор развиваются мужские гаметофиты с антеридиями, из мегаспор – женские с архегониями. Оплодотворение происходит лишь при наличии воды, необходимой для движения сперматозоидов. В результате слияния гамет в зиготе восстанавливается диплоидность. Из зиготы формируется многоклеточный зародыш, развивающийся в новый спорофит.

Все высшие растения делятся на две группы по доминированию в жизненном цикле гаметофита и спорофита. Растения с доминирующим гаметофитом составляют один отдел – Моховидные, а с доминирующим спорофитом – остальные несколько отделов. Сложно устроенный диплоидный спорофит с корнями и развитой проводящей системой из ксилемы и флоэмы оказался более приспособленным к жизни на суше. Он может быть травянистым или древесным растением, у некоторых видов имеется камбий, и они способны к вторичному утолщению. По сравнению со спорофитом гаплоидный гаметофит редуцирован, имеет меньшую величину и упрощенное строение. Его часто называют заростком. Строение заростка проще, чем спорофита. Заросток имеет вид небольшой пластинки или клубенька без дифференциации на органы. Почвенное питание происходит с помощью ризоидов. Размер заростка не превышает нескольких сантиметров, так как оплодот-

ворение сперматозоидами возможно только при наличии воды на поверхности заростка.

В целом для эволюции высших растений характерна тенденция к усложнению и усовершенствованию спорофита при одновременной редукции гаметофита.

Высшие растения разделяются на отделы: Проптеридо-фиты; Моховидные; Псилотовидные; Плауновидные; Хвощевидные; Папоротниковидные.

2. *Общая характеристика отделов: Моховидные, Плауновидные, Хвощевидные, Папоротниковидные.*

Отдел Моховидные

В этот отдел входит более 25 000 видов сравнительно просто организованных травянистых растений. От остальных высших растений они резко отличаются преобладанием в цикле развития гаметофита. У более примитивных форм гаметофит представлен слоевищем, талломом, а у остальных расчленен на стебель и листья. Корней нет, их заменяют ризоиды. Элементы проводящих тканей появляются лишь у наиболее высокоразвитых мхов. Частично обособлены ассимиляционная и механическая ткани.

Спорофит 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. Преобладание гаплоидного многолетнего самостоятельно живущего гаметофита над диплоидным однолетним паразитирующим на нем спорофитом очевидно.

Отдел делится на три класса: Антоцеротовые, Печеночные и Листостебельные мхи.

Класс Печеночные мхи. Класс объединяет около 8500 видов, гаметофит которых представлен слоевищем, талломом или стеблем с листьями простого строения. Ризоиды одноклеточные. Большая часть видов встречается в умеренном климате Южного полушария. Развиваются на влажных почвах. Практическое значение печеночников невелико. Широко распространена маршанция обыкновенная, растущая на влажной лесной почве, где в результате пожара или вырубki деревьев нарушен травянистый покров. Гаметофит маршанции – напочвенное талломное растение. Оно имеет вид дихотомически ветвящейся стелющейся темно-зеленой

пластинки размером до 10 см. Таллом имеет дорсивентральное строение, на нижней стороне – ризоиды. Талломы раздельнополые, органы полового размножения развиваются на особых вертикальных ветвях-подставках. Подставка состоит из короткой тонкой ножки и плоского диска на вершине. Мужские гаметофиты имеют восьмиллопастные подставки, на верхней стороне которых находятся антеридии. На женских гаметофитах подставки со звездчатыми дисками. На нижней стороне лучей звездочки расположены (шейкой вниз) архегонии. Во время дождя или обильной росы сперматозоиды с каплями воды попадают на женские подставки и проникают в архегонии. После оплодотворения из зиготы вырастает овальная коробочка на очень короткой ножке – спорофит. Внутри коробочки в спорангии образуются после мейоза многочисленные гаплоидные физиологически различные споры. К моменту их созревания подставки вытягиваются, коробочки лопаются и споры высыпаются. Попадая на почву, спора прорастает в водорослеподобную пластинчатую *протонему*, из которой потом развивается взрослый гаметофит. Вегетативное размножение осуществляется выводковыми почками, образующимися в выводковых корзиночках на слоевищах.

Класс Листостебельные мхи. В этот класс входит 2/3 видов моховидных, распространенных преимущественно в умеренной и холодной зонах земного шара. Мхи играют заметную роль в растительном покрове тундр, лесов и болот. Для них характерно радиальное строение гаметофита, имеющего стебель и листья. Ризоиды многоклеточные. Класс состоит из трех подклассов: Бриевые, или Зеленые мхи; Сфагновые, или Белые мхи, Андреевые, или Черные мхи. Андреевые мхи распространены в холодных областях, внешне сходны с зелеными, по строению листьев и коробочки – с белыми.

Подкласс Бриевые, или Зеленые мхи. Сюда относится большая часть мхов, широко распространенных повсюду, особенно в тундровой и лесной зонах Северного полушария.

В нашей флоре наиболее известный вид – *кукушкин лен*. Густые дерновины кукушкина льна встречаются на сырой почве в лесах, на лугах и болотах. Прямостоячие неветвистые (высотой 15–20 см) стебли густо покрыты жесткими острыми листьями. От подземной части стебля отходят многолетние ветвящиеся ризоиды. Внутреннее строение сложное. В центральной части находится тяж ксилемы,

состоящий из водопроводящих мертвых клеток с тонкими скошенными поперечными стенками, отличающихся от трахеид отсутствием пор. Тяж окружен флоэмой из живых клеток, по которым передвигаются органические вещества. Выделяются ассимиляционная первичная кора и эпидерма. Под эпидермой имеется механическая ткань. Листья многослойные, на верхней стороне с вертикальными рядами хлорофиллоносных клеток-ассимиляторов. У остальных мхов обычно однослойная листовая пластинка.

Гаметофиты кукушкина льна раздельнополые. На верхушке мужских особей развиваются антеридии, окруженные красно-бурыми листьями, на верхушках женских – архегонии. Оплодотворение – подвижными двужгутиковыми сперматозоидами в дождливую погоду или при сильной росе. Из зиготы здесь же на верхушке женского гаметофита вырастает спорофит, имеющий вид коробочки на длинной ножке. Коробочка снаружи прикрыта колпачком – остатком архегония. Внутри коробочки – спорангий, где после мейоза образуются споры. После созревания спор колпачок, а затем и крышечка отделяются и споры высыпаются через отверстия на верхушке коробочки. Во влажную погоду эти отверстия прикрываются рядом зубцов – перистомом. Споры разносятся ветром и, попадая в благоприятные условия, прорастают. Сначала образуется протонема, сходная с нитчатой водорослью, на которой из особых почек формируются листостебельные побеги. Эти побеги вместе с протонемой представляют гаплоидное поколение – гаметофит, коробочка на ножке – диплоидное – спорофит.

Подкласс Сфагновые, или Белые мхи.

К сфагновым мхам относится свыше 300 видов единственного рода *сфагнум*. 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. 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 название – Белые мхи. Сфагнум в четыре раза гигроскопичнее ваты. Содержит фенолоподобное вещество – сфаггон, обладающее антисептическим действием, может использоваться 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 облиственные побеги сфагнума.

Значение зеленых и особенно белых мхов велико. 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.

Отдел Плауновидные

Плауновидные – очень древняя группа, к которой относятся как ископаемые, так и ныне живущие растения. В современной флоре они представлены вечнозелеными многолетними травами, реже полукустарниками. Сохранилось около 1000 видов (четыре рода).

Плауновидные имеют мелкие листья с одной жилкой. Микрофиллы («маленькие листья») у некоторых ископаемых плаунов достигали в длину 1 м и более. Микрофилльный тип листьев – характернейший признак растений этого отдела.

Выделяют два современных класса: равноспоровые Плауновые и разноспоровые Полушниковые.

Класс Плауновые. Из всего класса до настоящего времени сохранилось два рода, из них наиболее значимы плауны.

Плаун, к этому роду относят многочисленные многолетние вечнозеленые травы, которые распространены от арктических областей до тропиков. Тропические виды в основном эпифиты, в умеренных областях – в напочвенном покрове лесов. У нас в сырых

хвойных лесах широко распространен *плаун булавовидный*. Его длинные (до 3 м) стелющиеся дихотомически ветвящиеся побеги густо усажены жесткими мелкими листьями. От стебля отходят тонкие придаточные корни. Стебель плауна имеет довольно сложное анатомическое строение. В центре – своеобразный концентрический, проводящий пучок, где ксилема окружена флоэмой. В коровой части развита механическая ткань, снаружи одет эпидермой. В середине лета на верхушках приподнимающихся веточек появляются булавовидные спороносные колоски. Они располагаются обычно по два на ножках. Колосок состоит из оси и сидящих на ней листочков (спорофиллов). На верхней стороне спорофилла находится крупный почкообразный спорангий на короткой ножке. После мейоза в нем образуются гаплоидные споры. Все они одинаковой величины и одеты толстой желтой оболочкой. Описанное растение представляет собой *диплоидный спорофит*. Из спор же развивается гаплоидный заросток – *гаметофит*. Заросток плауна ведет подземный образ жизни. Это очень маленький (в диаметре 2–5 мм) бесцветный таллом. От нижней его поверхности отходят ризоиды. Через них в заросток врастают гифы гриба, образуя своеобразную микоризу. В симбиозе с грибом, который обеспечивает питание, и живет заросток, лишенный хлорофилла и неспособный к фотосинтезу. Растет гаметофит очень долго: от шести до 15–20 лет. Лишь тогда на его верхней стороне образуются антеридии и архегонии обычного строения. И те и другие погружены в ткань заростка, только длинные шейки архегониев выдаются наружу. После оплодотворения яйцеклетки двужгутиковым сперматозоидом из зиготы развивается зародыш спорофита, растущий в брюшке архегония, а затем и взрослое растение.

Некоторые виды плауна содержат парализующий яд, сходный по действию с ядом кураре. Плауны имеют некоторое практическое применение. Споры их, не смачивающиеся и содержащие до 50 % невысыхающих масел, используют как детскую присыпку, для обсыпки пилуль и т. д.

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

Селагинелла – это многолетнее травянистое растение, требующее высокой влажности. Селагинеллы в отличие от плаунов

характеризуются разнospоровостью. 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 мелкоклеточной ткани, в которую погружены архегонии. После оплодотворения из яйцеклетки развивается зародыш и затем новый спорофит.

Отдел Хвощевидные

До настоящего времени сохранился лишь один род – хвощ, представленный 25 травянистыми видами.

Хвощи – многолетние травы лугов, болот, лесов и полей. От корневищ отходят придаточные корни и надземные побеги, обычно однолетние. Побеги имеют типичное членистое строение. От узлов отходят мутовки бурых чешуйчатых листьев, сросшихся в трубчатое влагалище, и мутовки боковых побегов. Функцию фотосинтеза выполняют ребристые стебли, в коре которых содержатся клетки с хлоропластами. Клетки эпидермы пропитаны кремнеземом. Под эпидермой расположена механическая ткань. Коллатеральные проводящие пучки образуют кольцо. В ксилеме – различного типа трахеиды, иногда сосуды; флоэма состоит из ситовидных элементов и паренхимы. Место сердцевины в междоузлиях занято широкой полостью, узлы выполнены.

Споры образуются в спороносных колосках, развивающихся в зависимости от вида хвоща на верхушках ассимилирующих или на специализированных спороносных бесхлорофилльных побегах. На оси колосков находятся спорангиофоры (видоизмененные спороносные боковые побеги), имеющие вид щитка на ножке, к которому прикреплены 8–10 спорангиев. Образовавшиеся после мейоза споры одеты толстой оболочкой, снабженной лентовидными пружинками – элатерами. При высыхании элатеры раскручиваются, а при увлажнении закручиваются. Благодаря им споры сцепляются в довольно крупные, но рыхлые комочки. Вследствие этого они лучше разносятся ветром, а при их прорастании образуется целая группа заростков, что обеспечивает оплодотворение.

Хотя споры внешне одинаковы, но физиологически различны. При их прорастании образуются мужские и обоеполые заростки. Заростки – очень маленькие, размером с булавочную головку растения. Они имеют вид небольших зеленых рассеченных пластинок, от нижней поверхности которых отходят ризоиды. Гаметофиты достигают зрелости через три-пять недель. На концах лопастей мужских заростков развиваются антеридии. В средней части более крупных обоеполых заростков архегонии развиваются раньше антеридиев, что увеличивает вероятность оплодотворения чужими сперматозоидами. Сперматозоиды спирально скрученные, многожгутиковые. Из зиготы, минуя период покоя, развивается зародыш, а из него – взрослый спорофит.

Разные виды хвощей различаются по строению побегов спорофита. Например, у хвоща полевого весенние бесхлорофилльные неветвящиеся спороносные побеги, на верхушках которых находятся спороносные колоски, после созревания спор отмирают, а на смену им от тех же корневищ образуются летние вегетативные ассимилирующие побеги с мутовками зеленых веточек. У других видов (хвоща болотного и речного) спороносные колоски образуются на ассимилирующих побегах. Хвощ полевой — злостный сорняк. Большинство хвощей несъедобны. Некоторые виды хвощей, попадая в сено в большом количестве, могут вызвать отравление животных.

Отдел Папоротниковидные

Папоротники намного превосходят по числу видов все остальные отделы высших споровых. Характерные особенности папоротников: преобладание долговечного листостебельного спорофита над эфемерным примитивным гаметофитом; наличие у спорофита крупных, обычно перисторассеченных, сложно устроенных листьев – *вай*; расположение спорангиев группами (сорусами) на нижней стороне листьев.

Папоротники распространены по всему земному шару, преимущественно в условиях высокой влажности. В тропической Азии, Австралии, Южной Америке, где растет около 2/3 видов, кроме разнообразных трав, лиан и эпифитов встречаются древовидные папоротники с высокими стволами и веером перистых листьев на вершине. Они образуют светлые горные леса. В странах умеренного климата папоротники – это многолетние корневищные травы сырых тенистых лесов, реже болот.

У таких папоротников нашей флоры, как папоротник орляк, щитовник мужской, надземный стебель отсутствует, развито лишь подземное корневище. Но у древовидных тропических форм стебли могут достигать высоты 25 м. Есть папоротники величиной в несколько миллиметров. Анатомическое строение стебля довольно сложное: в коре имеется механическая ткань, в центре несколько концентрических проводящих пучков, где ксилема, состоящая из трахеид, окружена флоэмой из ситовидных клеток с ситечками на продольных стенках. Вторичного утолщения нет, пучки закрытые.

Листья папоротников разнообразны по величине (от 2–4 мм у некоторых эпифитов до 6 м у древовидных форм), форме и расчлененности. Наиболее часто листовая пластинка перистая или дважды-, триждыперистая. В молодом возрасте листья свернуты улиткообразно, рост их длится несколько лет, нарастают они верхушкой. У тропических вечнозеленых форм листья живут несколько лет, у наших видов они однолетние.

На нижней стороне зеленых листьев (иногда это специализированные спороносные листья) образуются спорангии, сидящие кучками – сорусами на выросте листа – плаценте и прикрытые общим покрывальцем – *индузием*. Стенка спорангия однослойная, из тонкостенных клеток, среди которых выделяется кольцо, вернее, полукольцо клеток с сильно утолщенными стенками. Утолщены лишь внутренние и радиальные стенки, поэтому при падении тургора к моменту созревания спор внешние стенки клеток кольца сжимаются и стенка спорангия разрывается поперек. Гаплоидные споры, образовавшиеся в результате мейоза, высыпаются и, попав в благоприятные условия, прорастают, давая обоеполый заросток (гаметофит). Заростки большинства папоротников однообразны. Это сердцевидная зеленая пластинка около 1 см², однослойная по краям и многослойная в середине. Точка роста находится в выемке. От нижней стороны отходят ризоиды. Здесь же образуются вначале антеридии, а позднее (на более молодой многослойной части, ближе к выемке) – архегонии. Раскрываются антеридии во время дождя или обильной росы, сперматозоиды (штопорообразно извитые с пучком жгутиков, с пузырьком цитоплазмы сзади) проникают в архегонии и оплодотворяют яйцеклетку. Из зиготы развивается зародыш, а затем взрослый спорофит. За исключением нескольких родов, все папоротники равноспоровые. У них наблюдается правильная смена поколений с преобладанием диплоидного многолетнего сложно

организованного спорофита над гаплоидным эфемерным, примитивно устроенным гаметофитом. У разноспоровых водных папоротников эта неравнозначность поколений выражена еще резче.

Щитовник мужской – один из наиболее широко распространенных лесных папоротников. От толстого короткого корневища, покрытого бурыми чешуями, отходит пучок дваждыперистых листьев. Развивающиеся молодые листья свернуты в улитку, так как нижняя поверхность вайи на ранней стадии развития растет быстрее, чем верхняя. Их развитие завершается лишь на третий год, когда они достигнут 1 м. Старые листья к осени увядают. На нижней поверхности листа на разветвлениях жилок образуются округлые сорусы, где в спорангиях находятся споры.

Страусник обыкновенный растет в сырых лесах и поймах рек почти по всей лесной зоне. Страусник имеет специализированные спороносные вайи. От вертикального корневища отходят стерильные листья длиной до 1,7 м дваждыперистораздельные, которые образуют воронку, в центре ее расположены более короткие перистые спороносные листья с цилиндрическими сегментами, внутри которых скрыты сорусы. Крупные споры содержат хлоропласты и прорастают весной сразу после рассеивания.

Контрольные вопросы

1. Каковы отличия высших растений от низших?
2. В чем отличие моховидных от всех других высших растений?
3. Какие особенности строения и физиологии ограничивают рост мхов до 15 см?
4. Какие особенности строения сфагновых мхов обусловили их роль в заболачивании территории?
5. Каковы общие черты чередования поколений у плаунов, хвощей, папоротников?
6. В чем эволюционное значение разноспоровости?
7. В какой момент жизненного цикла высшего спорового растения осуществляется мейотическое деление?
8. Что представляют собой гаметофиты плаунов, хвощей, папоротников и какой хромосомный набор для них характерен?