

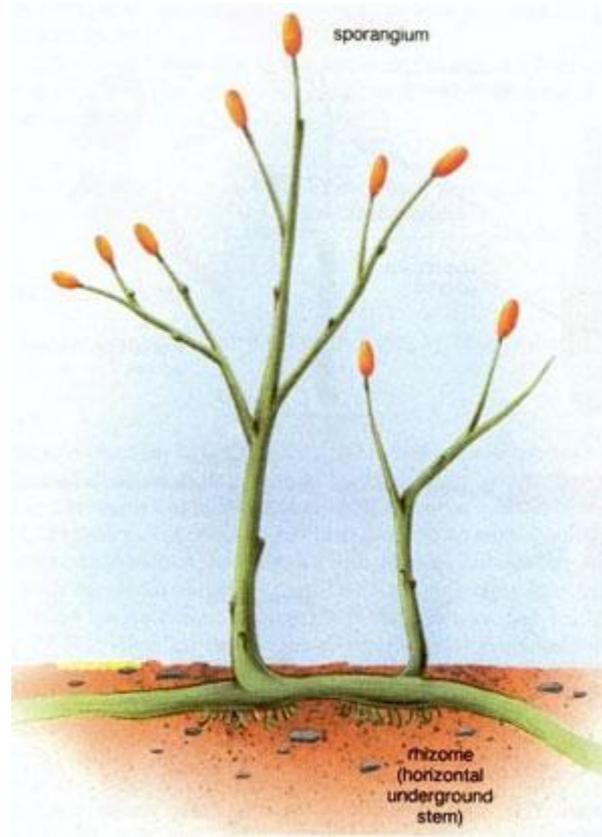
# Формирование околоводной растительности

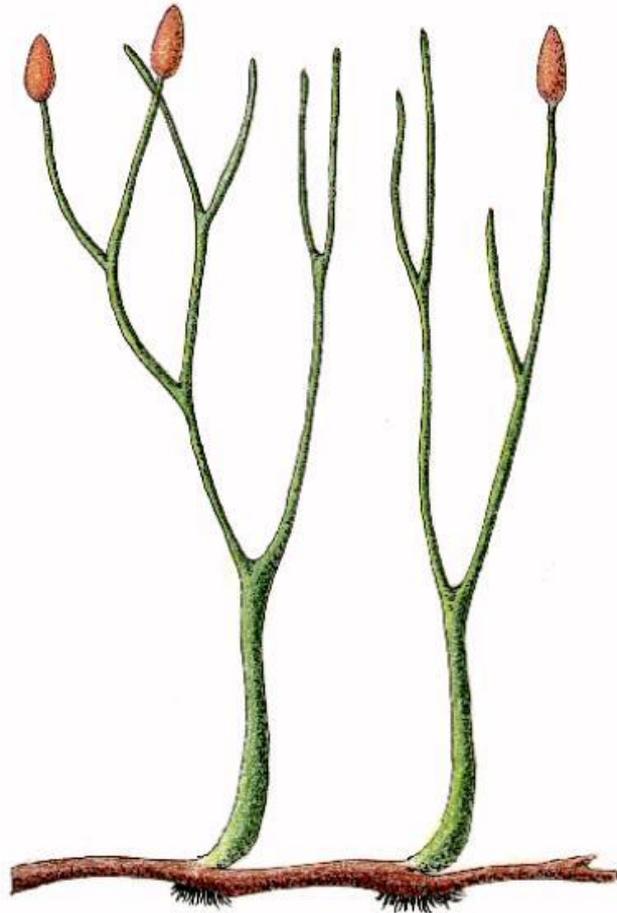
Лекция №5

# Выход на сушу

- В 1859 году канадский геолог Джеймс Досон в девонских отложениях на полуострове Гаспе в Канаде обнаружил остатки удивительно примитивного высшего растения
- вильчато разветвленные стебли
- без листьев
- примитивный тип организации проводящей системы.
- *Psilophyton princeps* - "голорос первичный".
- более примитивные : риния, хорнеофит и куксония.
- отдел (*Psilophyta*) - "риниофиты" (*Rhiniophyta*).

Риния — одно из древнейших  
сосудистых растений (ранний  
девон, около 410 млн лет назад).





# Псилот голый (*Psilotum nudum*)



- породы раннедевонского возраста - 415 млн. лет назад.
- различные виды бактерий, водорослей и грибов - полностью зависимы от наличия влаги - засуха – анабиоз - ***пойкилогидрические***
- Высшие растения - способность регулировать водный режим – ***гомойогидрические***
- *Возраст самых древних образцов составляет около 450, самых молодых — около 444 млн лет.*

# Выход на сушу : приспособления

- Тело растения - две части: надземная и подземная.
- Одни ответвления - **теломы**, поднимались вертикально
- Горизонтальные - поверхность почвы, поглощение воды и минеральных солей - в заболоченных переувлажненных местах и на мелководьях.
- Корневищеподобные веточки риниофитов - **ризомойды**, покрыты волосовидными ризоидами - прототипы корней.

# Специализация подземных органов

- Увеличивалась поглощающая способность - обильное ветвление и возникновению **волосконосного слоя**.
- Защиту апикальной меристемы в плотной почве обеспечило возникновение **чехлика**.

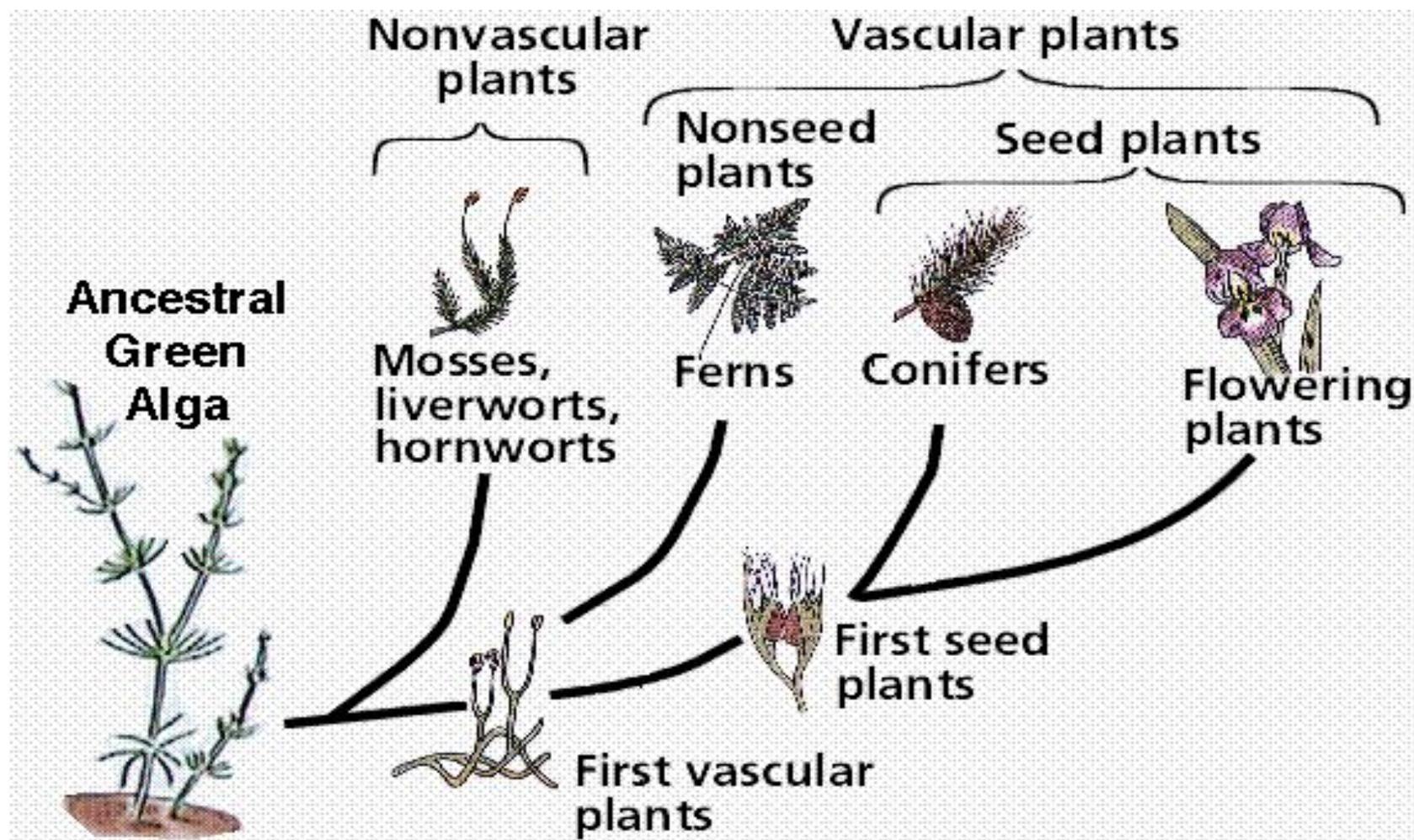
# надземная часть

- телом риниофитов - преобразовался в побег
- Побег - стебли и листья. В качестве листьев дифференцировались выросты на поверхности тела либо его ответвления.
- листья как аппараты транспирации и фотосинтеза - приспособление к надземному образу жизни - прогрессивный признак

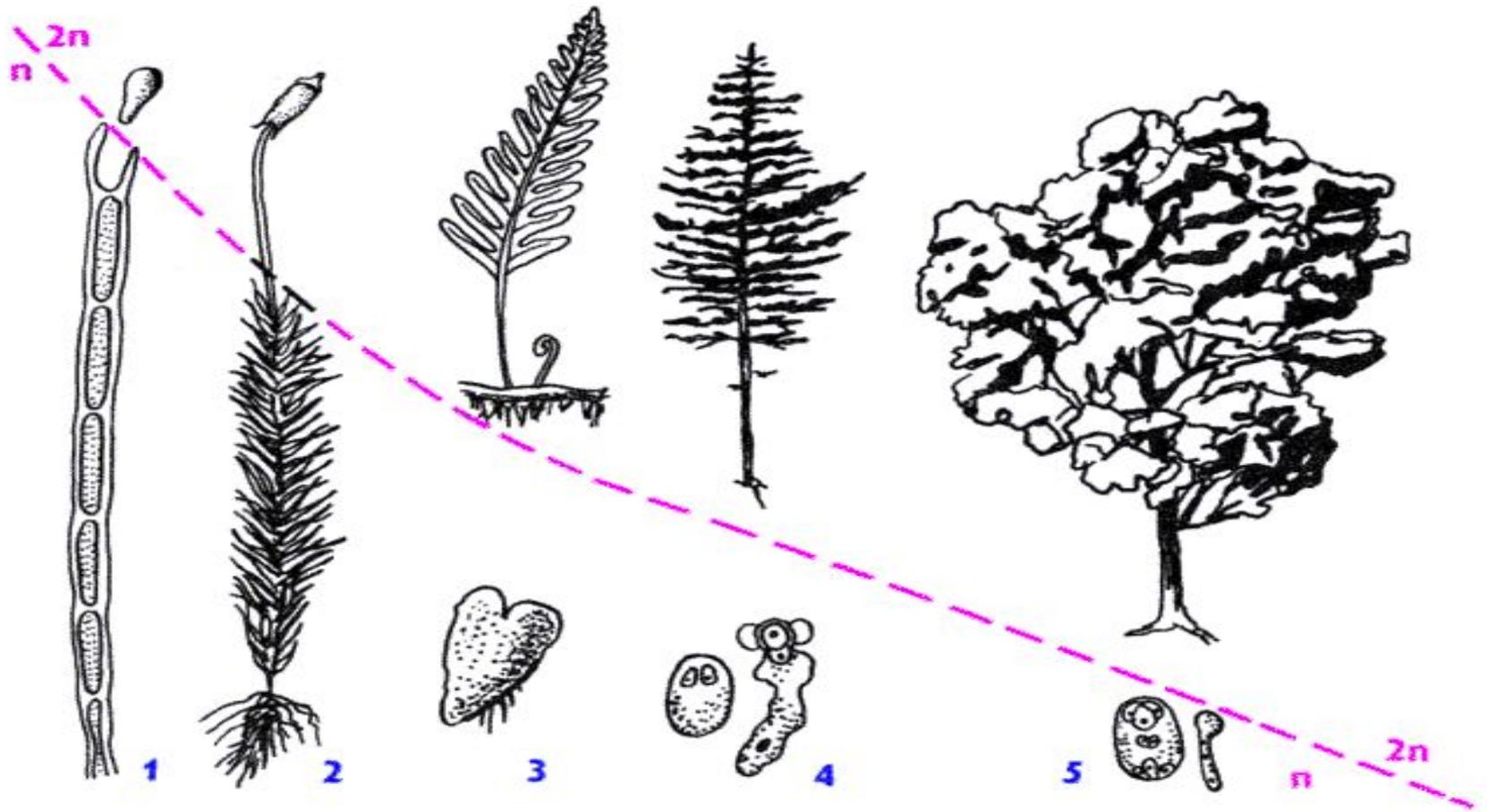
- *В процессе эволюции совершенствовалась и система ветвления телом. У самых примитивных высших растений телом ветвился вильчато (дихотомически), причем ветвление было **равнодихотомическим**. Путем неравномерного роста двух развилок, из которых одна растет сильнее (этот процесс был назван перевершиниванием) выработались более совершенные системы ветвления  $\approx$  **неравнодихотомическая, моноподиальная и симподиальная.***

# Наземные растения

- **Бессосудистые споровые:**
  - Мохообразные – Bryophyta
- **Сосудисто-споровые:**
  - Псилотовидные – Psilotophyta
  - Плауновидные – Lycopodiophyta
  - Хвощевидные – Equisetophyta
  - Папоротникообразные – Polypodiophyta
- **Семенные:**
  - Голосеменные – Pinophyta
  - Покрытосеменные – Magnoliophyta



# Соотношение спорофита и гаметофита



# ОТДЕЛ Моховидные (BRYOPHYTA)

- Моховидные - древняя группа
- *слепая ветвь* в эволюции растений.
- Класс Бриофиты ( *Bryopsida* )
- Класс Печёночные мхи ( *Hepaticopsida* )
- Класс Антоцеротовые мхи ( *Anthocerotopsida* )

# ЭКОЛОГИЯ МХОВ

- В условиях повышенного увлажнения в умеренных широтах северного и южного полушарий идет болотообразовательный процесс, при этом накапливаются значительные толщи торфяных отложений с преобладающим участием моховидных. Особенно характерно это для областей, где осадки преобладают над испарением.
- Например, заболоченность Западной Сибири по самым скромным оценкам составляет около 50% и эта территория по праву может считаться уникальным болотным регионом.
- Общеизвестно ландшафтное значение моховидных в тундровой зоне, там даже выделяется особая подзона моховых тундр.
- В достаточно больших количествах эти растения встречаются и в областях тропических. Так, в высокогорьях тропиков на высоте более 3000 м выделяется пояс мшистых лесов. Моховидные облепляют древесные растения настолько густо, что не видно даже стволов и ветвей. Все скрыто в сплошном зеленом футляре.
- Если говорить об условиях обитания моховидных, то следует отметить, что их обычно рассматривают как растения, связанные в своей жизни с избыточным увлажнением. Однако значение этой зависимости не следует преувеличивать. есть среди них и ксерофиты. Так, в некоторых пустынях *Tortula* покрывает до 90% поверхности.
- Почти все моховидные обнаруживают, подобно лишайникам, устойчивость к длительному пересыханию. При увлажнении они снова оживают. После лишайников моховидные являются самыми выносливыми растениями.

# Жизненный цикл

- из 2-х фаз развития, или **ядерных фаз**,
- растение с диплоидным набором хромосом – **спорофит**
- сменяется растением с гаплоидным набором хромосом - **гаметофитом**.

# Моховидные

- в жизненном цикле преобладает гаметофит.
- обеспечивает половое размножение
- выполняет основные вегетативные функции - фотосинтез, водоснабжение и минеральное питание.
- стебли и листья -на гаметофите не настоящие, стебли - **каулидии**, а листья - **филлидии**.
- Спорофит - лишен листьев - спороносящий орган.

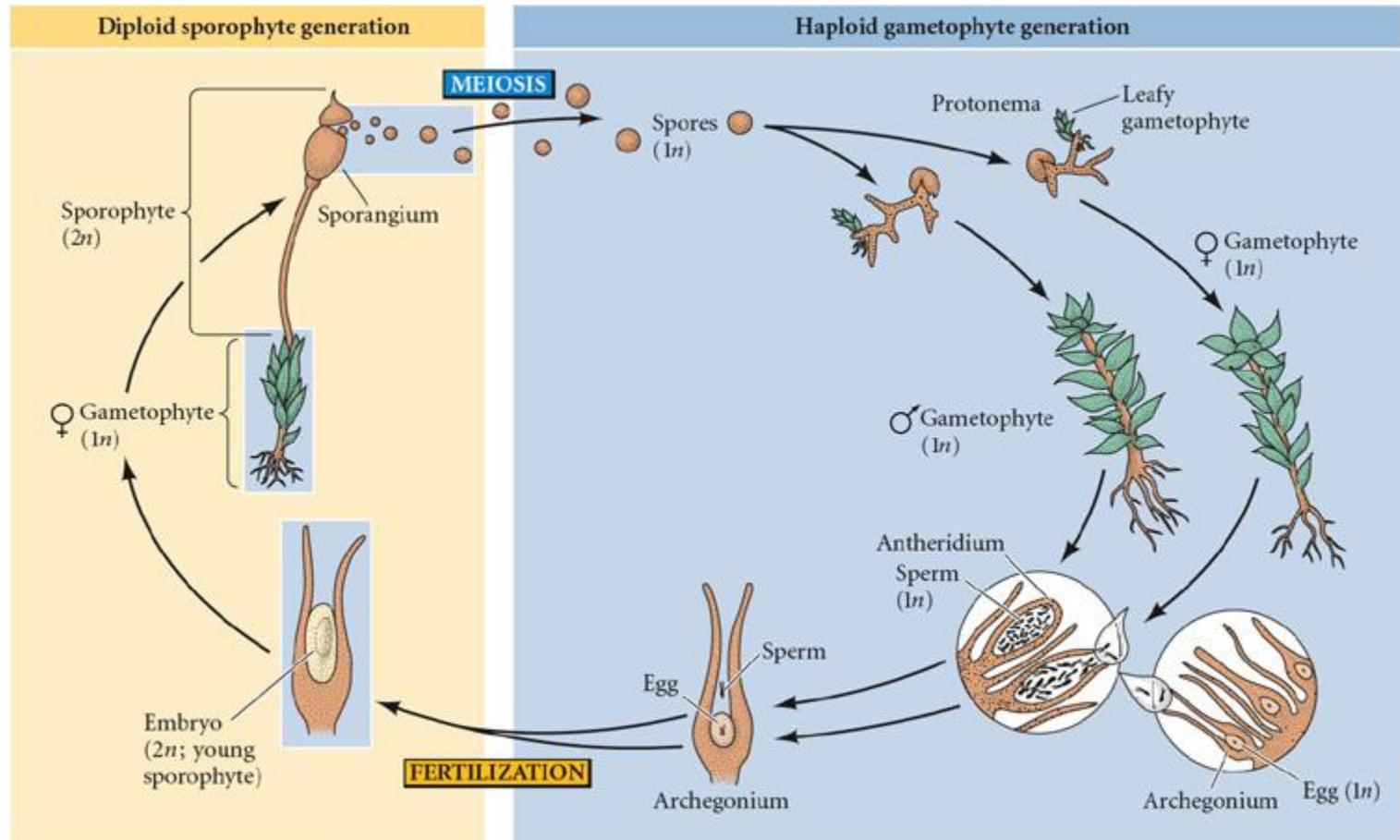
- групповые формы роста – плотные ***дерновины***.
- возможность переносить неблагоприятные условия
- поглощать и сохранять влагу
- обеспечивает половое размножение.

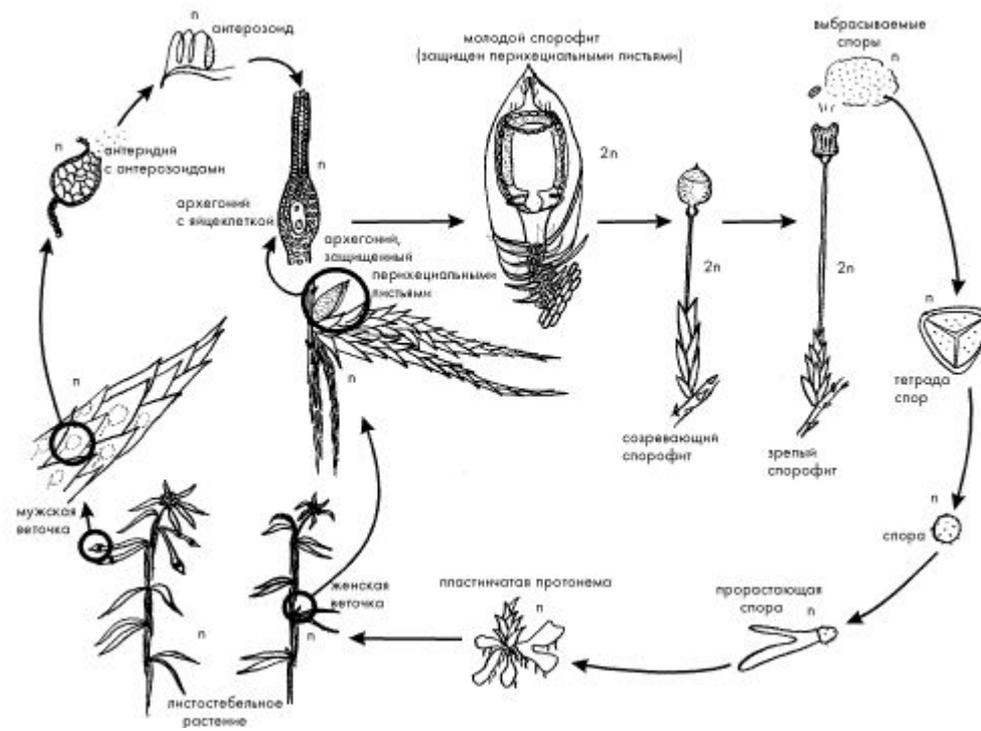
# Жизненный цикл

- У однодомных - половые органы - антеридии и архегонии на одном растении, у двудомных - на разных.
- Гаметангии - группами на верхушках облиственных гаметофоров
- перемежаются с стерильными нитями - *парафизами*.

# Жизненный цикл

- Антеридии - мешочки на ножке с однослойной оболочкой. Внутри - **сперматогенная ткань**. Из каждой клетки - двухжгутиковые сперматозоиды.
- Архегоний - колбовидное тельце, с расширенной нижней частью - **брюшком, -яйцеклетка**.





# Оплодотворение

- при наличии капельножидкой воды
- Сперматозоиды - к архегонию - по слизистому каналу
- При слиянии гамет -  $2n$  зигота
- дальнейшее развитие - внутри архегония.
- Из зиготы - спорофит - *спорогон*.
- *коробочка* на *ножке*, прикрыта *колпачком*.

# Споры

- образуются в результате редукционного деления *спорогенной ткани*
- **высеивание спор**
  - *пленочка - эпифрагма крепится к краям зубцов так называемого перистома, окаймляющих устье урны. Клетки зубцов перистома имеют неравномерно-утолщенные оболочки. Кроме того, перистом отличается удивительной гигроскопичностью, способностью впитывать влагу. Поэтому во влажную погоду зубцы перистома набухают, изгибаются и плотно прижимают эпифрагму к отверстию урны, препятствуя прорастанию спор внутри урны. В сухую погоду зубцы перистома расправляются (выпрямляются), теряя влагу, и эпифрагма слегка приподнимается над отверстием урны. В образовавшиеся между зубцами прорехи небольшими порциями высыпаются споры, когда коробочка раскачивается на ветру. При этом в сухую погоду споры разносятся на большое расстояние.*

# Водные мхи

- Мхи интенсивно развиваются в стоячих водах, образуя моховые болота.
- К листостебельным мхам и близкой к ним группе печеночников относится всего ок. 20 видов пресноводных растений.
- мох *Fontinalis*, часто встречающийся на затопленных деревьях в прозрачных речках. Его мягкие прямостоячие стебельки покрыты множеством мелких

- У мха *Drepanocladus* побеги стелющиеся, буроватые. Он растет на мелководьях под тростником и осокой. Его мелкие листья на концах стебельков серповидно изогнуты. Из печеночников в стоячих водоемах обычна риччия водная (*Riccia fluitans*), растущая в виде запутанной массы зеленых вильчато ветвящихся нитей.

# Fontinalis antipyretica



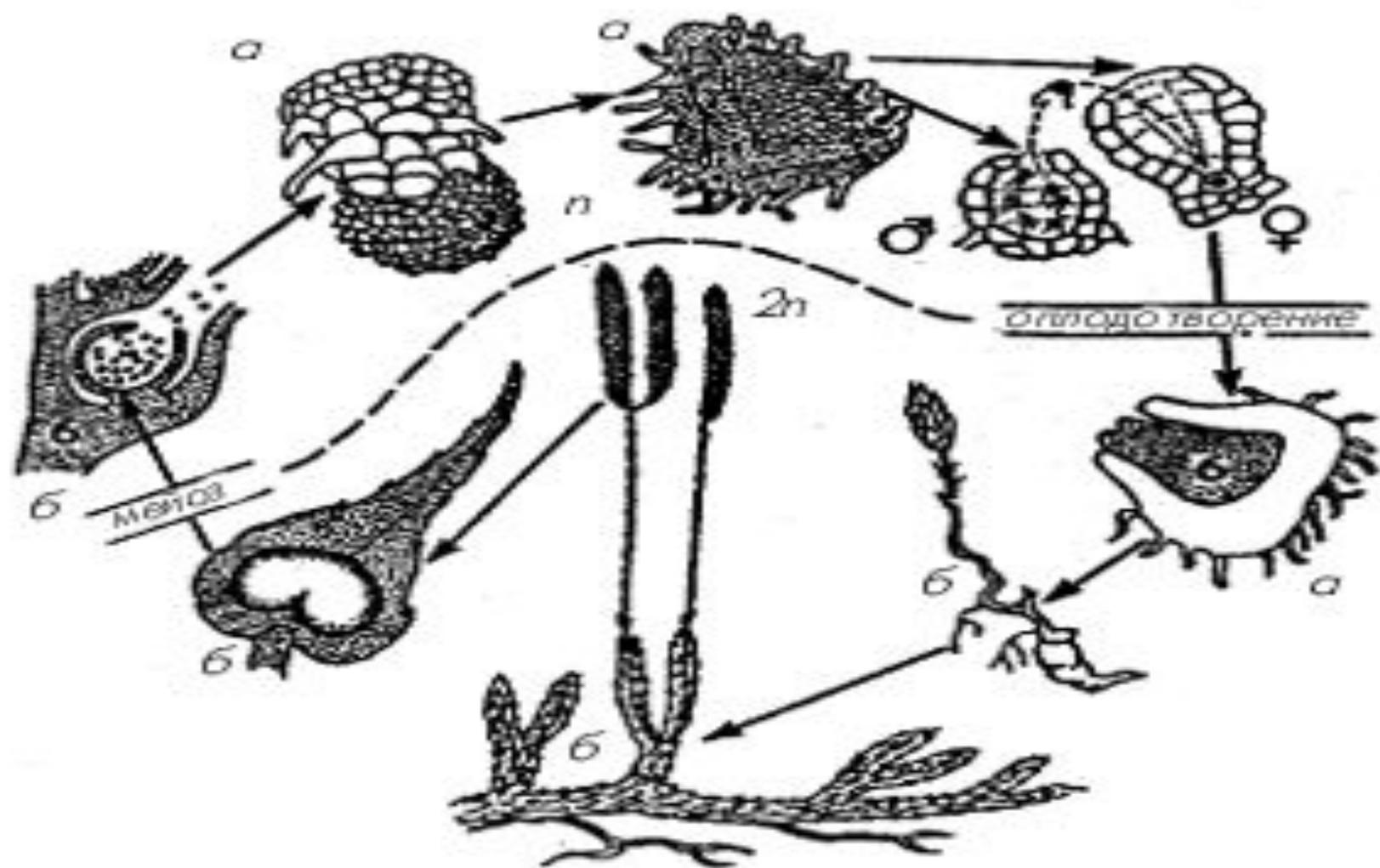
# Отдел Псилотовидные – Psilotophyta

- включает класс *Psilotopsida*
- порядок – *Psilotales*
- семейство – *Psilotaceae*.
- 2 рода – *Tmesipteris* (10 видов), *Psilotum* (2 вида).
- Растения произрастают на стволах древовидных папоротников, саговниковых или пальм, у основания деревьев, в трещинах скал. Они лишены корней.

# Отдел Плауновидные

- типичные листостебельные растения
- всегда есть корни
- микрофиллия - мелкие листья на стебле.
- Известны начиная с силура.
- Наибольшего развития они достигали в каменноугольном периоде палеозойской эры и были представлены мощными деревьями (лепидодендроны, сигиллярии и др.). Остатки их образовали мощные залежи каменного угля.
- Современные представители — травянистые растения (плауны, селягинеллы).

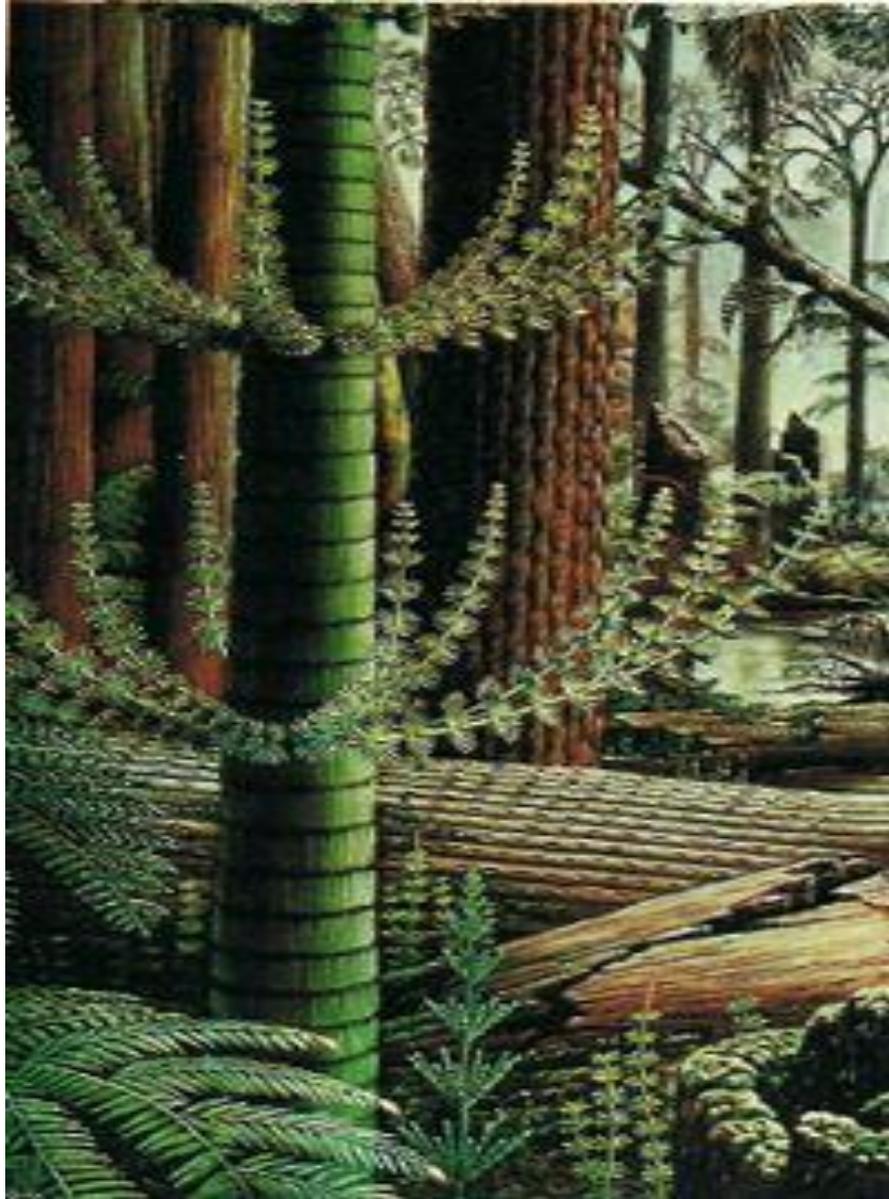
- *Листья плауновидных простые, реже слегка вильчато разветвленные на верхушке, с одной жилкой. Листовые прорывы стели отсутствуют.*
- *Спорангии расположены поодиночке на верхней стороне спорофиллов или на оси, в пазухе их.*
- *Спорофиллы или неотличимы от вегетативных листьев, располагаясь попеременно с ними, или отличаются от них величиной и формой и собраны в колоски.*
- *Древнейшие представители плауновых были травянистыми растениями. В своем происхождении они могут быть выведены из псилофитов типа *Asteroxylon*. В дальнейшем развитии они дали, с одной стороны, ряд древесных представителей, а с другой — ряд травянистых форм. Небольшое число плауновидных (плауны, селягинеллы, полушник) дожило до наших дней.*

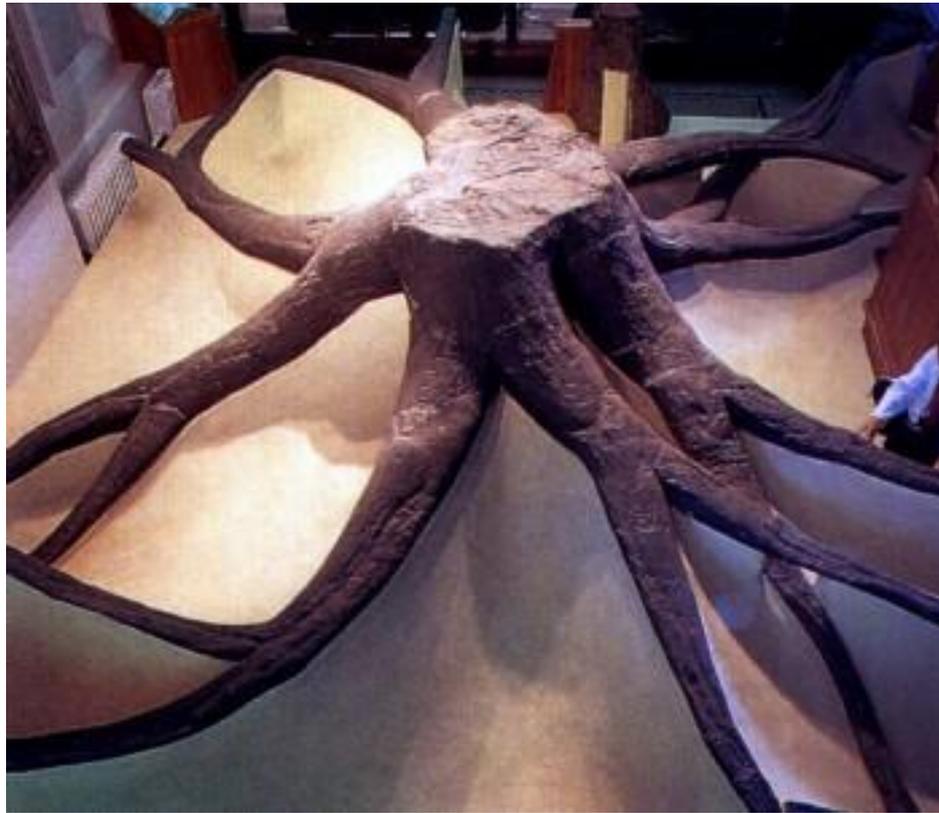


- На верхней стороне спорофиллов располагаются спорангии. Зрелый спорангий имеет почковидную форму и прикрепляется к спорофиллу короткой ножкой. В спорангии развивается большое количество совершенно одинаковых мелких спор

- Попав на землю, споры потоками воды уносятся в углубления (трещины) почвы, где на глубине в несколько сантиметров прорастает. При этом наружная оболочка споры (экзоспорий) лопается, а 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

- На верхней поверхности заростка образуются антеридии и архегонии. Антеридии целиком погружены в ткань заростка. В них развиваются многочисленные двужгутиковые сперматозоиды. Архегонии брюшком погружены в заросток, но шейки их возвышаются над его поверхностью. В брюшке архегония развиваются яйцеклетки и брюшная канальцевая клетка. Шейка представлена 6 — 8





# Хвощевидные

- Современные хвощи — небольшие травянистые растения около 80 — 100 см высотой и 2 — 5 мм толщиной, но некоторые виды, например тропический южноамериканский #. *giganteum*, достигают 10 — 13 м длины и являются лазающими растениями. Стебель мексиканского хвоща (*E. Schaffneri*) при высоте в 2 м достигает толщины 10 см.
- Остальные виды — небольшие травянистые растения. Рассмотрим строение хвощей на примере хвоща полевого (*Equisetum arvense*). Полевой хвощ — многолетнее растение с членистым ветвистым корневищем, расположенным глубоко (до 1 м) в почве. Произрастает он по паровым полям, залежам, часто в посевах как сорное растение. На корневищах образуются клубеньки (укороченные боковые побеги), в которых откладывается крахмал. От узлов корневища отходят придаточные корни.

- Надземные побеги хвоща полевого двух видов. Одни из них вегетативные, зеленые, мутовчато-разветвленные, летние. Надземные стебли ветвятся. Ветви возникают мутовками в узлах стеблей и выходят наружу, пробивая у основания влагалище сросшихся листьев. Летние побеги к осени отмирают. Другие побеги (весенние) спороносные, розовато-бурые, появляются ранней весной, неветвистые. На их верхушке образуется спороносный колосок, на оси которого расположены спорофиллы, несущие спорангии со спорами. После спороношения весенние побеги отмирают.
- 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 разноспоровости предков хвощей, тем более что у некоторых видов физиологическая разноспоровость 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.

- У всех видов хвоща стебли обладают выраженной *метамерией*, то есть правильным чередованием узлов и междоузлий. Листья редуцированы до чешуй и располагаются мутовками в узлах. Здесь же образуются и боковые ветви. Ассимиляционную функцию выполняют зелёные стебли, поверхность которых увеличивается ребристостью, стенки клеток кожицы пропитаны кремнезёмом. Подземная часть хвощей представлена сильно развитым корневищем, в узлах которого формируются придаточные корни. У некоторых видов (*хвощ полевой*) боковые ветви корневища превращаются в клубни, которые служат местом отложения запасных продуктов, а также органами вегетативного размножения.
- Хвощ — трудноискоренимый сорняк, переживающий благодаря своим подземным корневищам даже лесные пожары. Стебли хвоща содержат *кремнезём*,

# Вторичноводные растения.

Эволюция наземных растений.

Лекция № 6

# Отдел Папоротникообразные

- Папоротники относятся к числу наиболее древних групп высших растений. По своей древности они уступают только риниофитам и плауновидным и имеют приблизительно один геологический возраст с хвощами.
- Папоротники насчитывают около 10000 видов.

# Вегетативные органы папоротникообразных

- Среди современных папоротников преобладают травянистые формы с крупными листьями и неразвитым стеблем. Деревянистые формы встречаются исключительно в тропиках, отдельные экземпляры достигают 25м высоты.
- Спорофит является господствующей фазой в жизненном цикле папоротников.

# Вегетативные органы папоротникообразных

- По сравнению со мхами, папоротники значительно лучше приспособлены к сухопутному образу жизни: крупные листья, настоящие придаточные корни и развитую проводящую систему.

# Вегетативные органы папоротникообразных

- Крупные листья – *вайи*.
- В отличие от обычных листьев, вайи нарастают не основанием, а верхушкой, как побеги, и развиваются достаточно долго. Два года они сидят под землей и лишь на третий год на дневную поверхность выходят весьма своеобразные молодые улитковидно-свернутые листочки. В дальнейшем они расправляются и превращаются в типичные крупные листья-вайи.

# Генеративные органы папоротников

- На нижней стороне листовых пластинок появляются скопления спорангиев, именуемые **сорусами**.
- Сорус содержит булавовидные спорангии на ножках. Спорангии крепятся к **плаценте** и сверху прикрыты защитным зонтиковидным покрывалом - **индузиумом**.

# Генеративные органы папоротников

- В спорангиях из диплоидной спорогенной ткани в результате мейоза образуются гаплоидные споры.
- Стенка спорангия однослойна и состоит из тонкостенных клеток, только по ее гребню проходит ряд клеток, выделяющийся мощными подкововидно-утолщенными оболочками - это так называемое **колечко**. Однако колечко у щитовника неполное и в нижней его части остается неохваченный кольцом участок - **устье** спорангия. Именно в этом тонком месте в дальнейшем и происходит разрыв спорангия.

# ПАПОРОТНИКИ



1. *Angiopteris evecta*. А—листовая лопасть в ест. велич. В—часть этой лопасти при сильном увел., *s*—сорг. Е—основание листьев с прилистниками. Д—молодой лист. 2. *Cyathea insignis*. А—листовая лопасть третьего порядка в ест. велич. В—часть стебля с остатками черешков. С и Д—молодые листья. Е—часть листовой лопасти первого порядка. 3. *Alsophila australis*. А—листовая лопасть третьего порядка в ест. велич. В—сорг. С—часть стебля с остатками черешков. Д—молодой лист. Е—листовая лопасть второго порядка (фиг. 1—3 изображены в 1/20 ест. в ест. в. в. в. в.). 4. Поперечный разрез стебля *Alsophila plicorhiza*. 5. *Adiantum capillus Veneris*. 6. *Asplenium Trichomanes*: а—две листовые доли в ест. велич., вид снизу, с сорг. 7. *Polypodium vulgare*. А—стебель с молодыми листьями (в). В—листовая доля в ест. велич. с сорг. 8. *Apidium Filix mas*. А—листовая доля в ест. велич. с сорг. В—заросток, увел. С—поперечный разрез сорга с покрывальцем (f), увел. Д, Е—спorangии. Г—кольцо. F, G—прорастания споры. H—прохождения сосудистого пучка в стебле. I—ветли. I—сорг с покрывальцем (увел.). 9. *Zosterium* с зародышем. 10. *Scolopendrium vulgare*. А, В—архегонии. С—Д—антеридии.

# Королевский папоротник



- Вайи



# Генеративные органы папоротников

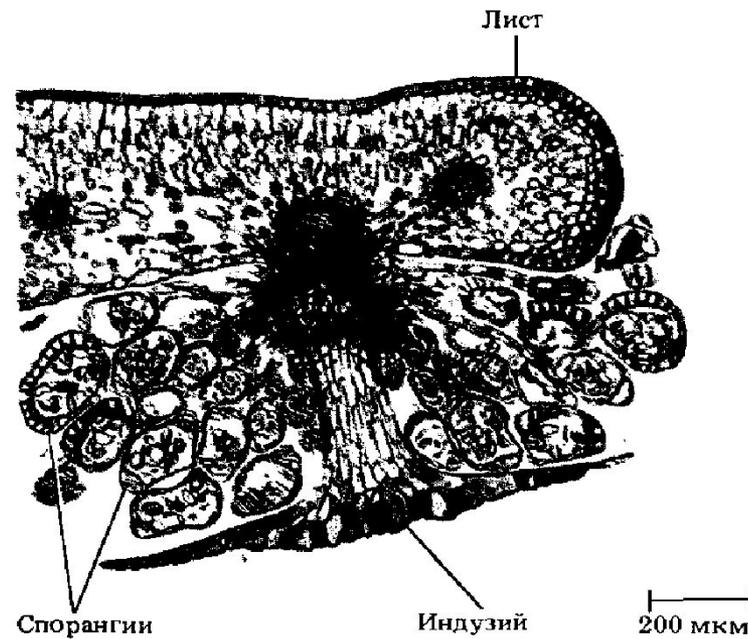


Рис. 17-30. Равноспоровый папоротник *Selaginella selaginoides*. Поперечный срез листа с сорусом на нижней поверхности. Находящиеся на разных стадиях развития спорангии прикрыты зонтикообразным индузием

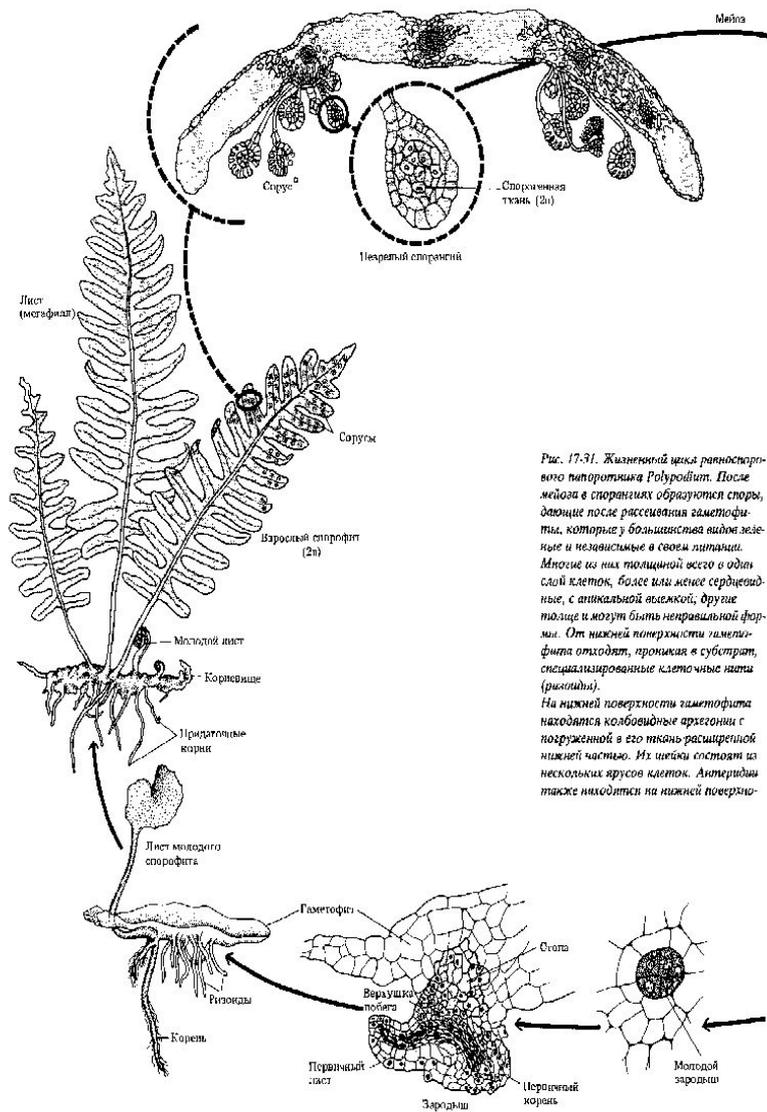
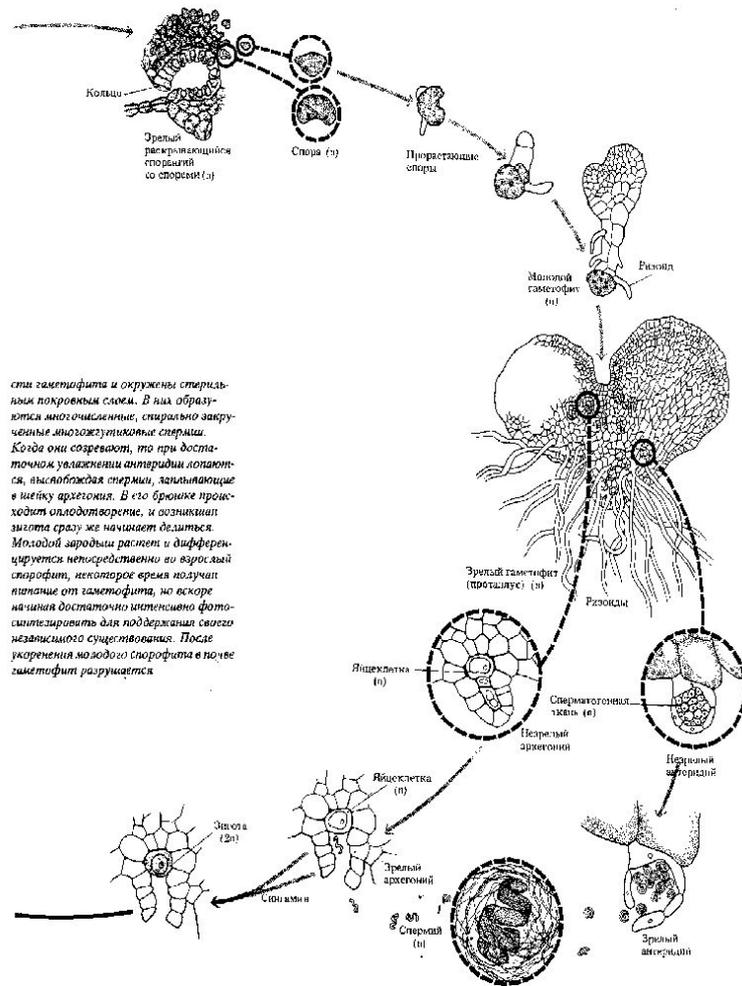


Рис. 17.31. Жизненный цикл растений-споровых высших растений. После мейоза в спорангиях образуются споры, дающие после рассева гаметофиты, которые у большинства видов зеленые и независимые в своем питании. Многие из них толщной всего в один слой клеток, более или менее сердцевидные, с апикальной выемкой, другие толще и могут быть неправильной формы. От нижней поверхности гаметофита отходят, проникая в субстрат, специализированные клеточные нити (ризоиды). На нижней поверхности гаметофита находится колобовидные архегонии с погруженной в его ткань расширенной нижней частью. Их шейки состоят из нескольких ярусов клеток. Антеридии также находятся на нижней поверхности

Гл. 17. Спорные сосудистые растения



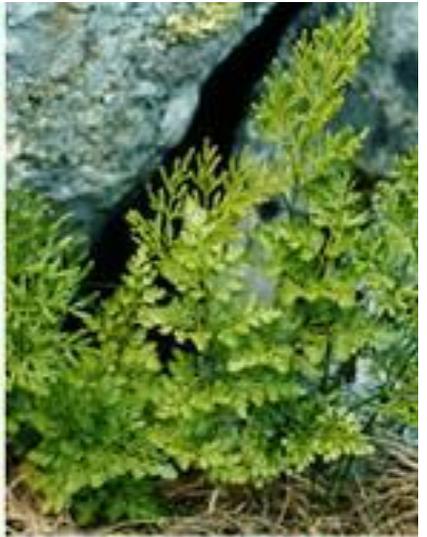
сти гаметофита и окружены стерильными покровными слоями. В них образуются многочисленные, спирально закрученные многожгутиковые сперматозоиды. Когда они созревают, то при достаточном увлажнении антеридий лопаются, высвобождая сперматозоиды, заплывающие в шейку архегония. В его брюшке происходит оплодотворение, и возникает зигота сразу же начинает делиться. Молодой зародыш растет и дифференцируется непосредственно во взрослый спорофит, некоторое время получая питание от гаметофита, но вскоре начиная достаточно интенсивно фотосинтезировать для поддержания своего независимого существования. После укоренения молодого спорофита в почве гаметофит разрушается

# Жизненный цикл

- Попав в благоприятные условия (влажная почва) спора прорастает в небольшую (диаметром около 1 см) сердцевидную зеленую пластиночку - **заросток**.
- Заросток - гаметофит папоротников.
- На нижней стороне, заростка развиваются ризоиды.
- На заростке формируются половые органы: антеридии и архегонии.

# Жизненный цикл

- Под пластинкой заростка скапливается испаряющаяся из почвы влага, поэтому вышедшие из антеридиев сперматозоиды обычно без труда подплывают к архегониям, проникают внутрь и оплодотворяют яйцеклетку.
- Диплоидная зигота дает начало спорофиту, который некоторое время остается прикрепленным к заростку и частично питается за его счет.
- Затем заросток отмирает, а спорофит начинает самостоятельное существование.
- Таким образом, папоротники представляют собой ярчайший пример растений, у которых спорофит и гаметофит являются самостоятельно существующими организмами, лишь на непродолжительное время совмещающимися в жизненном цикле.



# Водные папоротники



# Водные папоротники

- К порядку Сальвиниевые — водных папоротников — относится ряд приспособившихся к обитанию в воде и переувлажнённых местообитаниях папоротников, развивших разноспоровость. Развитие спор и строение заростков этих папоротников напоминает *Selaginella* — *Селагинелла*, или *Плаунок*, хотя никаких родственных отношений между этими группами нет. Таким образом, независимое возникновение разноспоровости у плауновидных и у настоящих папоротников представляет собой пример настоящей конвергенции.

# Водные папоротники

- Наиболее распространенные роды сальвиниевых — Марсилия и *Сальвиния*. Первая представляет собой небольшие прибрежные и водные растеньица, больше всего напоминающие четырёхлистный клевер. Спорангии марсилии собраны под общей оболочкой в так называемый спорокарп, который обладает весьма сложными механизмами раскрытия.

- Сальвинии — это плавающие на поверхности воды ряскообразные (но значительно более крупные) растения с очень интересным *диморфизмом* листьев — два из трёх листьев в мутовке плавающие, фотосинтезирующие, а третий — корневидный, обеспечивающий устойчивость растения и всасывание воды. Кроме того, на нижней поверхности обычных листьев сальвинии развивается киль, а на верхней — блестящие водоотталкивающие клетки.