

Высшее профессиональное образование

БОТАНИКА

В четырех томах

Том 4

В двух книгах

Книга 1

А.К.Тимонин, В.Р.Филин

Систематика высших растений

Учебник



Естественные
науки

БОТАНИКА

В ЧЕТЫРЕХ ТОМАХ

ТОМ 4

В двух книгах

Под редакцией проф. А. К. Тимонина

Книга 1

А. К. ТИМОНИН, В. Р. ФИЛИН

СИСТЕМАТИКА ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

*Допущено
Учебно-методическим объединением
по классическому университетскому образованию
в качестве учебника для студентов высших учебных заведений,
обучающихся по направлению «Биология» и биологическим специальностям*



Москва
Издательский центр «Академия»
2009

УДК 582(075.8)
ББК 28.592я73
Б86

Авторы:

кн. 1. — А. К. Тимонин, В. Р. Филин; кн. 2. — А. К. Тимонин, Д. Д. Соколов, А. Б. Шипунов

Рецензенты:

проф. кафедры ботаники и физиологии Мордовского государственного университета
им. Н. П. Огарева *Т. Б. Силаева*;
зав. кафедрой ботаники и агробиологии Рязанского государственного университета
им. С. А. Есенина проф. *М. В. Казакова*

Ботаника : в 4 т. Т. 4. Систематика высших растений : учебник для
Б86 студ. высш. учеб. заведений. В 2 кн. / под ред. А. К. Тимонина. — Кн. 1 /
А. К. Тимонин, В. Р. Филин. — М. : Издательский центр «Академия»,
2009. — 320 с.

ISBN 978-5-7695-5682-1

В четвертом томе учебника кратко рассмотрены принципы реконструкции филогении и построения системы высших растений, в систематическом порядке приведены характеристики всех основных групп высших растений. Принятая система высших растений учитывает новые данные по филогении этой группы, в том числе по палеоботанике и геносистематике. В первой книге рассмотрены высшие споровые растения.

Для студентов биологических специальностей высших учебных заведений. Может быть полезен аспирантам и преподавателям педагогических, медицинских, лесотехнических и аграрных вузов, а также специалистам-ботаникам.

УДК 582(075.8)
ББК 28.592я73

*Оригинал-макет данного издания является собственностью
Издательского центра «Академия», и его воспроизведение любым способом
без согласия правообладателя запрещается*

ISBN 978-5-7695-5682-1 © Тимонин А. К., Филин В. Р., 2009
ISBN 978-5-7695-5683-8 (т. 4) © Образовательно-издательский центр «Академия», 2009
ISBN 978-5-7695-2730-2 © Оформление. Издательский центр «Академия», 2009

ПРЕДИСЛОВИЕ

Учебник «Ботаника», предназначенный для студентов биологических специальностей классических университетов, завершается четвертым томом, состоящим из двух книг. В предыдущих томах даны современные представления о грибах и водорослях (т. 1, 2), а также о закономерностях структурной организации высших растений, их экологии, включая основы фитоценологии (т. 3). В настоящем томе рассмотрено таксономическое разнообразие самой многочисленной и играющей наиболее важную роль как в современной биосфере, так и в существовании человеческой цивилизации группы растений — так называемых высших растений.

Систематической характеристике главных таксонов высших растений предпослан вводный раздел (введение), где изложены основы современной таксономии (систематики), включая элементарные правила ботанической номенклатуры. В последнее десятилетие систематика растений претерпела существенные изменения в связи со все расширяющимся использованием молекулярно-генетических признаков и кладистических методов обработки информации, появилась тенденция (как в научной, так и учебной литературе) полностью перестроить систему высших растений на базе молекулярной и кладистической систематики. Авторы четвертого тома учебника полагают подобную перестройку преждевременной, так как результаты молекулярно-генетических исследований дают противоречивую картину родственных отношений ряда таксонов, в том числе ключевых для понимания становления разнообразия высших растений, а для некоторых из них, полностью вымерших, получить такие результаты в принципе невозможно. Авторы отказались от автоматического признания приоритета молекулярно-генетических данных, хотя и стремились к их максимально полному учету. Поскольку главная цель учебника — дать студентам представление о разнообразии высших растений, а не о текущих гипотезах о филогении их групп, в книге сохранены некоторые хорошо очерченные группы, несмотря на предположения об их поли- или парафилетичности.

В мировой учебной, а впрочем, и научной литературе основное внимание традиционно уделяют покрытосеменным, или цветковым, растениям, тогда как остальные высшие растения в самых известных современных учебниках охарактеризованы весьма конспективно. И это не случайно: покрытосеменные — самый разнообразный (по числу видов на 1—5 порядков превышает другие таксоны сравнимого ранга), хозяйственно важный и полно изученный таксон. Поэтому и в предлагаемом вашему вниманию учебнике цветковым растениям отведена самая большая по объему глава — 5. Вместе с тем авторы не последовали общей практике «третировать» остальные высшие растения, в познании которых с середины прошлого века также произошел существен-

ный прогресс, и отказались от ставшего хрестоматийным подразделения высших растений на отделы моховидные, папоротниковидные, голо- и покрытосеменные растения. Наиболее изменено изложение системы моховидных, которые по разнообразию на уровне таксонов высокого ранга не уступают сосудистым растениям. Учет молекулярно-генетических и палеоботанических данных побудил отказаться и от папоротниковидных и голосеменных растений как о целостных таксонах. Так, плауновидные пришлось противопоставить остальным сосудистым растениям, а в пределах голосеменных растений наметились четыре группы, находящиеся друг с другом примерно в той же степени родства, что и каждая из них — с покрытосеменными (цветковыми) растениями. Соответственно в учебнике принят отдел семенных растений с 5 классами, один из которых — покрытосеменные.

Ботаникам до сих пор не удалось убедительно обосновать положение в системе некоторых таксонов, важных для понимания эволюции высших растений. В научной литературе такие таксоны трактуют как таксоны неопределенного положения, а в учебной их либо пропускают, либо «втискивают» в традиционные таксоны. Вопреки негласным канонам составления учебников авторы сочли необходимым описывать эти таксоны именно как еще не получившие строго определенного места в системе. Да и в других случаях авторы отмечают проблемы, связанные с определением родственных связей и положения в системе тех или иных таксонов, поскольку это позволяет показать студентам систематику не как унылый каталог растений для зазубривания, а как незавершенную научную дисциплину. Кроме того, авторы полагают, что в любой науке самое интересное то, что еще не понято, и потому не сочли возможным скрывать нерешенные проблемы ботанической систематики.

Введение четвертого тома учебника «Ботаника» написано Д. Д. Соколовым и А. К. Тимониным, главы 1, 3 (кн. 1) и 4 (кн. 2) — А. К. Тимониным, глава 2 (кн. 1) — В. Р. Филиным, глава 5 (кн. 2) — Д. Д. Соколовым и А. Б. Шипуновым: подразделы 5.2—5.5 — Д. Д. Соколовым и А. Б. Шипуновым, остальные подразделы — Д. Д. Соколовым.

Помощь в подборе и обработке иллюстративного материала оказали Е. В. Мавродиев, В. Ю. Никифорова, А. И. Рудько, Е. Э. Северова, М. В. Теклѣва, А. А. Черкашин, которым авторы выражают глубокую признательность.

В 4 томе учебника наряду с немногими оригинальными иллюстрациями авторов (на рис. 4, 15, 16, 18, 19, 23, 39, 64, 211, 237, 246, 257, 264, 266) и микрографиями, представленными Е. Э. Северовой (рис. 239), были использованы рисунки, опубликованные в сводках «Жизнь растений», т. 4—6, 1978—1982 (на рис. 13, 95, 99, 106, 107, 111, 112, 114, 116, 121, 122, 129, 131, 135—138, 145—149, 152, 180, 186, 191, 192, 194—198, 201, 203, 225, 233, 247, 252—254, 256, 258, 259, 262, 263, 278, 280, 286, 287, 289, 291, 299—307, 309, 310, 313, 316, 317), «Die Natürlichen Pflanzenfamilien», 1887—1915 (на рис. 28, 33, 35, 36, 46, 59—62, 65—67, 73, 76, 77, 78, 81, 83, 85, 97—101, 103, 105, 112, 117, 121, 129, 130, 132, 134—146, 148—155, 220, 225, 227, 228, 252, 253, 256, 258, 259, 261, 263, 265, 268, 270, 273—277, 282—284, 287, 289, 293, 299, 300, 302, 304—306, 309, 310, 313) и «A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien», 1964 (на рис. 219, 223, 253, 258, 259, 261—263, 265, 270—273, 276—280, 282—294, 297, 299, 306, 308, 313), а также в монографиях, учебниках и научных статьях следующих авторов (в скобках — номера рисунков в настоящем томе): А. Л. Абрамовой, 1954 (76), Р. П. Барыкиной, 1971 (261), А. Е. Боброва и др., 1983 (14), Е. Г. Боброва, 1934 (205), Н. А. Буша, 1944 (180), 1959

(98), О. В. Вальцевой и Е. И. Савич, 1965 (295), А. Е. Васильева и др., 1978 (308), Р. Ветштейна, 1903 (103, 105, 112, 123, 152, 197, 205—207), 1912 (314), А. Н. Винтер и И. И. Шамрова, 1991 (242), Н. С. Воронина, 1964 (99, 121, 152, 179, 185, 201, 205), Е. Н. Герасимовой-Навашиной, 1933 (244), М. И. Голенкина, 1937 (180, 192, 201, 202), И. А. Губанова и др., 2002 (121), 2003 (274, 280), М. В. Дуранте, У. Лувсанцэдэна, 2002 (177), Д. К. Зерова, 1964 (33, 51), Н. А. Ивановой, 1936 (259), Г. М. Ильиной, 1961 (240), Б. М. Козо-Полянского, 1965 (185), Н. А. Комарницкого и др., 1962 (113, 115, 146, 148, 154, 180, 192, 196, 197, 198), В. Р. Кондорской, 1990 (212), И. А. Корчагиной, 2001 (90, 96, 105, 134), В. А. Красилова, 1989 (311), Л. М. Кречетовича, 1952 (179, 180, 181, 200, 203), Л. И. Курсанова и М. И. Голенкина, 1937 (123, 166, 180, 185, 205), Р. Е. Левиной, 1987 (250), Л. И. Лотовой, 1971 (179, 192), 1976 (194), 1977 (196), 1979 (197, 198), Л. И. Лотовой и А. К. Тимониной, 1989 (197, 198), 1990 (192, 196), С. В. Мейена, 1979 (113), 1983 (177, 178), 1984 (158), 1986 (319), 1987 (88, 89, 93—96, 102, 108—110, 113—116, 118—120, 124—128, 136—138, 152, 153, 157, 159—163, 170, 173—178, 180—191, 194, 197—203), 1990 (178, 186), 1992 (172, 177, 200), 2001 (178, 181, 199), К. И. Мейера, 1947 (100, 103, 105, 112, 121, 122, 129, 133, 144, 148, 150, 151, 155, 180, 193, 194), 1948 (33), 1958 (4), 1982 (122), Ю. В. Мосейчик, 2004 (108), С. Г. Навашина, 1898 (243), И. А. Паламарчук, 1970 (237), Н. В. Первухиной, 1970 (263, 270), В. А. Поддубной-Арнольди, 1976 (2, 7, 12, 166), А. И. Поярковой, 1949 (286), В. Ф. Раздорского, 1949 (192), М. В. Ремизовой, 2007 (231), С. И. Ростовцева, 1913 (28), Л. И. Савич-Любицкой, 1952 (67), 1954 (78), Л. И. Савич-Любицкой, З. Н. Смирновой, 1970 (85), М. И. Савченко, 1952 (292), М. И. Савченко, Г. А. Комар, 1965 (237, 240), А. Н. Сладкова, 1967 (180), Д. Д. Соколова, 1998 (221), А. Л. Тахтаджяна, 1956 (2, 5, 10, 11, 98, 101, 103—105, 107, 110—112, 116, 117, 119, 123, 133—138, 140, 145—147, 150, 151, 153, 154, 155, 160, 168, 179, 180, 186, 193—198, 200—207), 1959 (318), Э. С. Терёхина, 1996 (207), А. К. Тимониной, 2006 (223, 224, 226, 232—234), Г. Е. Титовой, 2000 (295), П. Я. Чуприны, 1985 (192), И. И. Шамрова, 1983 (254), И. И. Шамрова и Т. Б. Батыгиной, 1984 (254), Р. Н. Шлякова, 1975 (45), 1976 (37, 52), 1980 (46), 1982 (46), 1997, Н. N. Andrews, 1963 (165, 166, 168), S. Archangelsky, R. Cúneo, 1987 (190), N. C. Arens et al., 1998 (174), V. J. Axsmith et al., 2000 (178), H. P. Banks, 1944 (102), 1980 (114), Ch. Barnes, W. Land, 1907 (27), Ch. B. Beck, 1962 (162), 1976 (161), 1982 (162), Ch. B. Beck et al., 1982 (179, 185), 1984 (201), M. Benson, 1935 (173), S. Berggren, 1868 (72), 1870 (76), D. Bharadwaj, 1960 (52, 55), D. W. Bierhorst, 1971 (108, 112, 113, 116, 119, 123, 149, 151, 156, 162, 168, 179, 180), G. Bischoff, 1835 (30), H. A. Borthwick, 1931 (235), F. O. Bower, 1935 (100), R. Braithwaite, 1880 (73), W. Brotherus, 1924 (86), 1925 (78), Ph. Bruch et al., 1836 (76, 82, 83), 1843 (63), 1844 (75, 77, 78, 80), 1852 (61), 1855 (73), 1859 (82, 83), W. C. Burger, 1998 (295), D. Campbell, 1896 (25, 54, 55), 1916 (42), 1918 (24, 26, 53), E. Campbell, 1954 (31), J. E. Canright, 1952 (317), J. Cardot, 1904 (83), Z. Carothers, J. Duckett, 1980 (20), F. Cavers, 1910 (27, 29, 50), M. J. M. Christenhusz, H. Tuomisto, 2006 (152), R. Classen-Bockhoff, 1990 (219), 1992 (217), M. N. Correa, 1969 (299), C. Correns, 1895 (76), P. Crane, G. R. Upchurch, 1987 (204), B. Crandall, 1969 (47), A. Cronquist, 1981 (271, 285, 288, 310, 316), R. Dahlgren et al., 1985 (252, 301, 302, 307, 308), S. Danert et al., 1973 (267), L. Diels, E. Pritzel, 1904 (252), D. L. Dilcher, P. R. Crane, 1985 (312), W. Doyle, 1962 (25), F. Dozy, H. Molkenbör, 1855 (83), X. -m. Du, 1983 (173), A. Eames, 1961 (218, 223, 236, 268, 295), A. Eddy, 1977 (67), D. Edwards, 1976 (95), 2003 (88, 89, 91—93, 95, 113), S. Edwards, 1984 (84), A. Eichler, 1875 (258, 259, 287, 300—310), P. K. Endress, 1987 (256), 1993 (253), 1994a (317), 1994b (254), 1995 (300), 1997 (267), 2002 (253), P. K. Endress, A. Igersheim, 1997 (253), 2000 (253), K. Faegri, J. Iversen, 1950 (238), H. Fitting et al., 1947 (229, 243, 249, 250, 274, 278, 289, 315), M. Fleischer, 1900—1908 (59, 63), R. Florin, 1938 (189), E. M. Friis et al., 1994 (311), 2003 (311), 2006 (311), M. W. Frohlich, 2003 (320), F. Fukarek, 1971 (101, 109, 117, 118, 120, 128, 140), R. O. Gardner, P. J. de Lange, 2002 (289), R. Gesink, 1984 (276), P. J. Gensel, K. M. Berry, 2001 (95), E. Gilg, 1925 (282), K. Goebel, 1895 (85), 1923 (202), 1930 (3, 11, 17, 24, 26, 28, 29, 32—35, 37, 40, 42, 44, 45, 51, 52, 54, 59, 65, 66, 80—83, 97, 101, 105, 112, 144, 155), 1932 (202), L. Guignard,

1899 (244), P. Grubb, 1970 (40, 57), C. Grün, 1914 (42), H. von Guttenberg, 1961 (179, 180, 185, 194, 201), 1963 (2, 9, 193), 1965 (129), 1966 (152—155), G. Haberlandt, 1886 (63), B. Haccius, G. Trompeter, 1960 (295), U. Hamann, 1975 (252), H. Harms, 1930 (270), D. Hartl, 1957 (281), G. Hässel de Menendez, 1961 (38), 1972 (37), 1979 (26), E. Haston et al., 2007 (251, 260, 298), J. Hedwig, 1801 (63), G. R. Hernandez-Castillo et al., 2001 (190), P. Hiepkö, 1965 (228), 1966 (258), A. W. Hill, 1906 (295), M. Hirmer, 1931 (224), C. L. Hitchcock et al., 1969 (299), W. Hooker, 1816—1818 (34), H. Humphrey, 1906 (32), J. Hutchinson, 1959 (274, 281), C. Ingold, 1965 (51), H. Inoue, 1966 (28), T. Jamaguchi et al., 1990 (69, 70, 71), A. Jasper et al., 2005 (190), M. Jenny, 1985 (235), D. Johnson, 1904 (31), W. Jongmans, 1906 (75), S. Jovet-Ast, 1987 (28), B. Kausmann, 1963 (99), A. Kerner v. Marilaun, 1891 (192, 193, 223, 248, 249, 270, 277, 278, 288, 289, 292), F. Kienitz-Gerloff, 1878 (63), L. Kny, 1890 (27, 29, 30), R. Kräusel, H. Weyland, 1933 (102, 160), K. Kubitzki, 1973 (230), E. Kühn, 1870 (72, 73), O. Kühnemann, M. Gonçalves-Carralves, 1979 (75), S. Lantzius-Beninga, 1844 (85, 86), 1850 (76, 80, 85), K. Larsen, 1973 (307, 310), H. Leitgeb, 1874 (35), 1879 (52, 54, 55), J. Lewinsky, 1993 (87), G. P. Lewis, 1994 (276), H. L. Li, 1978 (304), K. G. Limpricht, 1890 (61, 85), 1895 (76, 82, 85—87), W. Lorch, 1931 (60—63, 73, 78, 80, 81, 85), Ch. Lürssen, 1879 (85), K. Mägdefrau, 1968 (110, 115, 116, 118, 125, 126, 152, 178, 183, 186, 191, 199, 203), N. Magin, 1977 (289), P. Maheshwari, 1949 (238), 1950 (164, 171), P. Maheshwari, R. N. Konar, 1971 (193), M. P. F. Marsden, T. A. Steeves, 1955 (204), J. E. A. Marshall, A. R. Hemsley, 2003 (164), P. Martens, 1971 (204—207), M. McConaha, 1939 (27), G. McPherson, J. Rabenantoandro, 2002 (289), S. V. Meyen, 1984 (166), M. A. Millay, D. A. Eggert, 1979 (199), M. A. Millay, T. N. Taylor, 1979 (200), H. Müller, 1874 (59), K. Müller, 1906—1911 (49, 50, 52, 54, 55), 1912—1916 (45, 46), 1951 (26, 27, 29, 30), I. Mundry, 1999 (169), B. Murray, 1987 (73, 74), 1988 (74), K. Napp-Zinn, 1966 (192, 196), S. Nawaschin, 1897 (68), K. Nehira, 1983 (43, 59), K. J. Niklas, 1981 (167), 1985 (193), A. Noguchi, 1987 (83), 1988 (61), F. Noll, 1888 (59), V. Oehlmann, 1898 (65), Y. Ogura, 1972 (99, 104, 106, 108, 111, 115, 116, 118, 125, 127, 130, 134, 135, 137, 139, 145, 147, 150, 152, 153), M. E. O'Hanlon, 1920 (29), R. Orth, 1929 (27), F. Pax, K. Hoffmann, 1931 (283), T. L. Phillips, W. A. DiMichele, 1992 (107), K. Piech, 1928 (307), J. Proskauer, 1951 (31), 1962 (58), M. V. Remizowa et al., 2008 (296), W. Remy et al., 1980 (94), W. Remy, H. Hass, 1991 (94), C. S. Renzaglia, D. J. Garbari, 2001 (101), L. P. Ronse De Craene, 2004 (269), L. P. Ronse De Craene et al., 1997 (266), S. Ross-Craig, 1972 (297, 306), G. W. Rothwell, 1991 (126), G. W. Rothwell, S. E. Scheckler, 1981 (165), P. J. Rudall et al., 2007 (252), E. Russow, 1887 (67), R. Rutishauser, 1999 (255), C. Rydin et al., 2006 (204), J. Sachs, 1874 (30, 63, 76), J. H. Schaffner, 1904 (295), M. Schaffner, 1906 (245), S. E. Scheckler, H. P. Banks, 1971 (161), W. Schimper, 1848 (77), 1858 (65, 66, 68), E. L. Schneider, E. G. Ford, 1978 (252), J. Schultze-Motel, 1971 (177, 181, 183, 197, 205), R. Schuster, 1953 (46, 50, 51), 1966 (21, 22, 44, 45, 47, 49—51), 1967 (41), 1969 (57), 1984 (28, 29, 34, 36, 42, 44—46), 1997 (57, 58) K. Simmons, 2005 (99), J. E. Skog, P. G. Gensel, 1980 (173), J. E. Skog, C. R. Hill, 1992 (107), G. Smith, 1938 (24, 28—30, 33, 53, 54, 56), D. D. Sokoloff et al., 2008 (295), R. Souèges, 1914 (245), 1919 (245), D. Southworth, M. Cresti, 1997 (2), R. Spruce, 1876 (44), 1882 (44, 46), S. Srivastava, A. Asthana, 1987 (55), I. Stone, 1985 (59), E. Strasburger, 1962 (2, 3, 6, 8, 10, 17, 97, 109, 119, 121, 123, 180, 196, 198, 206), 1967 (11, 134, 139, 151, 202), W. Sullivant, 1864 (63), B. G. L. Swamy, 1948 (313), 1949 (317), 1953 (256), A. Takhtajan, 1959 (241), A. Tansley, E. Chick, 1901 (79), R. Tavera, 2000 (222, 250), T. N. Taylor, 1988 (1, 88), T. N. Taylor et al., 2005 (94), M. Thériot, 1907 (78), H. -J. Tillich, 1995 (295), W. Troll, 1928 (218, 219, 225, 228), 1935 (185), 1957 (208, 228, 250, 289, 297), 1964 (210, 214, 227), S. C. Tucker, 2003 (276), R. Udar, S. Srivastava, 1981 (40), R. Udar, D. Singh, 1986 (53, 55), N. W. Uhl, J. Dransfield, 1984 (305), N. W. Uhl, H. E. Moore, 1971 (305), J. Velenovsky, 1910 (180, 193, 194, 196—198, 202, 203), H. Waenker von Dankenschweil, 1915—1916 (79), M. Waldner, 1887 (68, 73), C. Warnstorf, 1911 (66—68), F. Weberling, 1981 (209, 211, 213, 215, 216, 223, 224, 228, 232, 233, 236, 274, 292, 310), R. Wettstein, 1924 (229, 250, 262, 263, 265, 267, 271, 272, 279, 282, 284, 286, 287, 289, 290, 292—294, 295, 314), K. A. Wilson,

1960 (299), H. Winkler, 1930 (310), X. Yao et al., 1998 (195). Кроме того, были использованы иллюстрации, помещенные в Интернете на сайтах <http://bomi.ou.edu/bot5264/devonian.pdf> (89, 90, 91, 92, 113), www.emc.maricopa.edu (96), www.futura-sciences.com (95), www.rbgsyd.nsw.gov.au (194), www.plantapalm.com/vce/evolution/fossils.pdf (174), www.teara.govt.nz (197), www.ucmp.berkeley.edu (95, 96). Значительная часть заимствованных иллюстраций приведена в измененном, адаптированном или уточненном виде.

ВВЕДЕНИЕ

НАУЧНОЕ ЗНАЧЕНИЕ И ПРИНЦИПЫ СИСТЕМАТИКИ РАСТЕНИЙ

Огромное разнообразие живых существ исключает всякую возможность изучить и запомнить все их индивидуальные свойства. Поэтому неизбежным условием познания живого становится выявление особых групп организмов, или *таксонов*, принадлежность к которым максимально полно отражает свойства организма. В результате удастся значительно уменьшить объем запоминаемой и анализируемой информации без существенной потери знаний об особенностях изучаемых объектов, т.е. «свернуть» информацию. Кроме того, выявление таксонов позволяет во много раз уменьшить объем исследовательской деятельности, поскольку отпадает необходимость изучать каждый организм. Изучив свойства некоторых членов таксона, можно прогнозировать свойства остальных его представителей. Чем удачнее выявлены таксоны, тем полнее «свернута» информация о биологическом разнообразии, точнее научные прогнозы и, следовательно, эффективнее познание растений.

Таксон

Таксоны отнюдь не представляют собой произвольно устанавливаемые группировки организмов по удобным для исследователей признакам. Они являются естественным элементом биологического разнообразия, возникающим в ходе его эволюционного развития. Фундаментальное свойство живого — наследственность — обуславливает сохранение у потомков ряда особенностей предка. Это не только придает сходство разным потомкам одного предка, но и в определенной мере предопределяет возможности их последующих эволюционных изменений и освоения биотопов. Поэтому все потомки одного предка в большей или меньшей степени проявляют некоторые общие свойства, отличающие их от потомков иных предков, в силу чего биологическое разнообразие и оказывается организованным в таксоны. Таксоны существуют реально и независимо от того, умеют их распознавать или нет. Задача ученого состоит не в конструировании таксона, а именно в *выявлении* его в природе.

Выявление таксонов — сложная задача, которая не сводится к простой инвентаризации форм земной жизни. Разнообразие живых существ проявляется во множестве признаков, среди которых весьма непросто установить те, по которым удобнее всего распознавать таксоны. По мере накопления биологических знаний находят новые признаки и меняется представление о значимости ранее известных признаков, что неизбежно изменяет суждение о специфике и объеме таксонов. Поэтому в биологии — в отличие от других естественных наук — возникла особая дисциплина: *систематика*, или *таксономия*. Ее предмет составляют разработка принципов выявления таксонов, изу-

чение и описание таксономической структуры биологического разнообразия. Для решения стоящих перед ней задач систематика аккумулирует знания всех биологических дисциплин. В то же время ее результаты представляют собой основу разнообразных биологических исследований и контекст, в рамках которого эти исследования только и могут превратиться из коллекционирования фактов в элементы научного биологического познания. Поэтому систематика занимает уникальное, привилегированное положение в биологии, являясь, по образному выражению Карла Линнея, альфой и омегой (т.е. началом и концом) науки о живом. Нельзя не согласиться с Линнеем в том, что «система — ариаднина нить ботаники и без нее — хаос».

Результатом систематических исследований является *система таксонов*. Ее не следует путать с классификацией, которая представляет собой раздел систематики, имеющий дело с отнесением конкретных объектов к таксонам системы.

Виды систем

Система таксонов может быть построена на разных принципах. Соответственно различают параметрические, комбинаторные и иерархические системы.

В *параметрической* системе выбирают какой-либо дискретно варьирующий признак (параметр), а в один таксон объединяют объекты с одинаковыми значениями этого признака; число таксонов параметрической системы равно числу дискретных значений признака. В *комбинаторной* системе учитывают значения нескольких признаков, которые считают одинаково важными. Каждый таксон включает объекты с определенным сочетанием значений этих признаков, и число таксонов равно числу установленных комбинаций значений таких признаков. Таксоны параметрической и комбинаторной систем *равнозначны* и связаны *отношениями соседства*. Таксоны *иерархической* системы связаны *отношением включения*: таксон определенного ранга, подобно матрешке, содержит один или несколько таксонов более низкого ранга, которые также могут включать в себя таксоны еще более низкого ранга, и т.д.

Обычно конкретная система сочетает черты систем разных типов. Так, в «половой системе» растений К.Линнея классы содержат порядки, а те в свою очередь — роды (иерархический принцип), но сами по себе классы выделены главным образом по признаку числа тычинок в цветках соответствующих растений: однотычинковые, двухтычинковые, трехтычинковые и т.д. (параметрический принцип).

Иерархические системы обеспечивают наиболее эффективную «свертку» информации. Это обусловлено тем, что в них признаки, специфичные для высшего таксона, присущи и всем входящим в него низшим таксонам и отдельным объектам. Так, достаточно всего один раз запомнить, что высшим растениям присущ открытый ортомитоз вместо того, чтобы дублировать это отдельно 7 раз для каждого отдела, 36 раз для каждого класса, 300 000 раз для каждого вида. Иерархические системы хорошо вписываются в представления о дивергентной эволюции живого мира Земли. В силу этого в современной

биологии господствуют иерархические системы¹. Комбинаторные системы нередко используют для групп, в которых эволюция носит отчетливый сетчатый характер, например для бактерий. Параметрические системы в современной ботанической систематике не используют.

Типы систем в ботанической систематике

В истории систематики растений принято выделять периоды искусственных систем, естественных систем и филогенетических, или эволюционных, систем.

Авторы *искусственных* систем делили растения на группы, используя ограниченное число более или менее произвольно выбранных признаков. Так, одни придавали особое значение строению чашечки цветка, другие — структуре венчика, третьи — особенностям андрогцея и гинецея, четвертые — плодам и т.д. Наиболее совершенную и удобную в практическом применении искусственную систему растений создал Карл Линней (1707—1778). Вследствие того что между разными признаками нет абсолютной корреляции, растения, оказавшиеся в одном таксоне искусственной системы, зачастую различались множеством признаков и, наоборот, весьма сходные растения попадали в разные таксоны. Это сильно обесценивало систему как базу для научных исследований. Не удивительно, что период искусственных систем быстро сменился периодом естественных систем, и уже в работах Линнея были заложены основы естественного метода в систематике.

Создатели *естественных* систем стремились *объединять* растения в группы по максимальному сходству. Поэтому они учитывали большее число признаков, не предопределяя, какие из них окажутся важными для разграничения тех или иных таксонов (например, родов в пределах изучаемого семейства). Лишь после детального изучения группы они определяли наиболее характерные для нее признаки. По образному выражению К. Линнея, которое справедливо для таксонов любых рангов, «не признак определяет род, а род — признак, признаки вытекают из родов, а не роды из признаков».

После того как во второй половине XIX в. дарвинизм в биологии стал господствующей идеологией, настало время *филогенетических* (эволюционных) систем, и большинство биологов-систематиков стремится отразить в системе существенные особенности эволюции изучаемой группы. Это выражается прежде всего в том, что систематики признают за таксоны только монофилетические группы. Согласно традиционным представлениям, *монофилетической* является группа, все представители которой в ходе эволюции возникли от одного и того же общего предка. Нередко добавляют также, что этот общий предок должен был обладать набором признаков, достаточных для включения его в рассматриваемый таксон. В качестве «общего предка» рассматривают надвидовой таксон более низкого ранга, чем изучаемый, но чаще — вид. Группу, представители которой возникли независимо друг от друга от разных предков, называют *полифилетической*. Пример полифилетической группы растений —

¹ В иерархических системах иногда сохраняются элементы комбинаторных систем в тех частях, где по прагматическим соображениям или из-за недостатка сведений не удается упорядочить таксоны по иерархическому принципу.

лианы. Если в результате исследования выясняется, что какой-либо таксон в действительности представляет собой полифилетическую группу, то его разделяют на соответствующее число монофилетических таксонов того же ранга.

Кладизм

Во второй половине XX в. кладизм стал основным направлением развития биологической систематики. Основатель кладизма (от греч. *clados* — ветвь) Вилли Хенниг (1913—1976) и его последователи приняли новое, более узкое понимание монофилии. Монофилетической они признают только такую группу, которая включает *всех* потомков общего предка. Группы, которые объединяют потомков одного предка, но не включают всех его потомков, стали называть *парафилетическими*. Таким группам в рамках кладистической систематики не придают статус таксонов. В современной систематике (особенно зарубежной) филогенетическими нередко называют только кладистические системы.

В рамках кладизма разработаны формализованные методы анализа родственных связей (филогении) групп организмов. Различают *признаки* (например, тип мужских гамет) и *состояния признаков* (например, гаметы — спермии и гаметы — сперматозоиды). Выделяют исходное (*плезиоморфное*) и эволюционно производное (*апоморфное*) состояния признака. Деление состояний признака на апоморфные и плезиоморфные осмысленно только применительно к какой-либо конкретной группе. Так, в отношении высших растений побеговая организация спорофита — апоморфия, а талломная — плезиоморфия. Применительно же к цветковым растениям побеговая организация — это уже плезиоморфия, и ее отсутствие, например у раффлезий, — апоморфия.

В рамках кладизма о родстве между группами может свидетельствовать не любое сходство между ними, а лишь сходство по апоморфным состояниям признаков (*синапоморфии*), так как именно это сходство вероятнее всего было унаследовано от общего предка. Сходство по плезиоморфным состояниям признаков (*симплезиоморфии*) в рамках кладизма игнорируют, так как оно неспецифично для общего предка и не указывает определенно на общность происхождения. Например, если у семенных растений мужские гаметы — сперматозоиды, то это плезиоморфное состояние признака, а если спермии, то апоморфное. Наличие спермиев у хвойных, оболочкосеменных и покрытосеменных — синапоморфия и аргумент в пользу эволюционной близости между этими таксонами. А существование у гинкговых и саговниковых сперматозоидов (симплезиоморфия), по мнению кладистов, ничего не говорит о степени родства между этими группами.

Аргументы в пользу родства между группами, выявляемые при анализе разных признаков, нередко не совпадают друг с другом. В этом случае важно рассмотреть большое число признаков. При их анализе отдают предпочтение той гипотезе о родственных связях, в пользу которой свидетельствуют синапоморфии по самому большому числу признаков. Предполагают, что эти синапоморфии истинные, т. е. отражают общность происхождения. Те синапоморфии, которые не согласуются с выбранной гипотезой, считают ложными, так как они отражают независимое становление апоморфного состояния при-

знака в разных линиях эволюции. В целом предпочтение отдают тому сценарию эволюции, который предполагает наименьшее число преобразований по всем признакам. В этом проявляется следование принципу максимальной экономии (*парсимонии*).

На основе изложенных представлений созданы механические алгоритмы, реализованные в виде компьютерных программ, ведущих к построению *кладограмм* — особого типа ветвящихся графов, называемых *деревьями*, в которых анализируемые группы расположены только на концах ветвей (их нет в местах ветвления дерева)¹. Следует иметь в виду, что кладограмма — не более чем весьма вероятная гипотеза о том, каким образом протекала эволюция таксона. Как и в рамках традиционных методов, строго доказать соответствие кладограммы реальному ходу эволюции невозможно.

Долгое время кладизм занимал довольно скромное место в ботанической систематике и подвергался критике, в основном справедливой, со стороны многих авторитетных ученых. Принцип «строгой монофилии» во многих случаях непросто реализовать на практике. Будучи реализован, он в значительной мере лишает систему ее информационной ценности. Для кладистического анализа требуется разделение единого образа растения или таксона на отдельные независимые признаки, что неминуемо ведет к упрощению картины и потере существенной информации. Для построения правдоподобных кладограмм необходимо привлечь очень большое число признаков, что весьма затруднительно в рамках сравнительно-морфологических исследований. Кладизм практически неприменим к таксонам, возникшим в ходе сетчатой эволюции (например, при гибридизации).

Значение кладистических и других механизированных способов анализа данных и построения эволюционных деревьев резко возросло на рубеже 1980-х и 1990-х гг., когда исследователи научились достаточно легко получать данные по нуклеотидной структуре участков ДНК у представителей многих организмов. Возникло особое направление — *молекулярная систематика*. В рамках молекулярной систематики образное мышление и экспертная оценка, характерные для традиционного направления эволюционной систематики, не играют и не могут играть никакой роли в силу специфики первичных данных².

В ряде случаев на основе молекулярных данных пришлось существенно пересмотреть традиционные представления об эволюции конкретных групп. Однако молекулярная систематика не альтернативна систематике, основанной на анализе морфологических признаков. Использование разных типов данных дополняет друг друга. Необходимо помнить, что молекулярная систематика еще очень молода. К настоящему времени молекулярными методами изучено небольшое число видов и небольшое число участков ДНК (лишь для единичных видов расшифрован полный геном). Современные данные молекулярной систематики во многом предварительные.

¹ Существуют и другие методы построения иерархических деревьев, отражающих сходство или родство между группами организмов (кластерный анализ, метод максимального правдоподобия), которые не являются кладистическими. Само по себе представление эволюции в виде дерева появилось гораздо раньше, чем возникли данные методы и кладизм, но в рамках всех этих методов эволюционные деревья строят по четко формализованному алгоритму.

² Развитие молекулярной систематики сделало кладизм гораздо более привлекательным для ботаников, и сейчас его широко используют также при анализе эволюции морфологических признаков.

Основные принципы ботанической номенклатуры

Ботаническая номенклатура представляет вспомогательный, но очень важный раздел систематики растений. Из-за огромного числа разнообразных видов живых существ в биологии, как ни в какой другой науке, необходимо точное и понятное всем обозначение объектов исследований, без которого самое тщательное и методически современное исследование из достижения науки превращается в произведение беллетристики. Такая точность требует не только верного определения объекта, но и использования его названия, однозначно понимаемого всеми биологами. Поэтому в рамках биологической номенклатуры разработаны строгие правила наименования таксонов, обеспечивающие универсальность и стабильность названий биологических объектов.

Правила использования названий таксонов растений регламентирует *Международный кодекс ботанической номенклатуры* (далее — Кодекс), новую редакцию которого раз в 5 лет принимает Международный ботанический конгресс. Все ботаники обязаны следовать Кодексу в отношении правил использования названий таксонов, но объем таксонов и их ранг — предмет свободного решения ученого. Ботаническая номенклатура независима от зоологической, поэтому некоторые родовые названия растений и животных совпадают друг с другом. Ряд правил ботанической номенклатуры отличается от правил зоологической номенклатуры.

Каждый таксон может иметь только одно правильное научное латинское название. Исключение делают для немногих широко известных семейств покрытосеменных, для которых наряду с названиями, соответствующими духу требований Кодекса, разрешено использовать давно вошедшие в литературу названия, отражающие какую-либо характерную особенность группы. Так, семейство *Asteraceae* (астровые, название произведено от названия рода *Aster* — астра) разрешено называть также *Compositae* (сложноцветные, по характерному для представителей семейства типу соцветия). Кодекс не регламентирует названия растений на современных языках.

Основу номенклатуры составляет *принцип приоритета*: первое из предложенных для данного таксона названий является правильным названием этого таксона (если только оно не является незаконным по каким-то другим причинам). Для большинства групп растений «стартовой точкой» в отсчете приоритета служит 1753 г. — дата выхода книги К. Линнея «*Species Plantarum*» («Виды растений»), в которой впервые был последовательно использован принятый ныне принцип формирования видовых названий путем прибавления одного эпитета к родовому названию (бинарная номенклатура). До этой работы ботаники часто использовали многословные видовые эпитеты и, главное, не различали название вида и его описание.

Название каждого таксона имеет так называемый *номенклатурный тип*. Для названия вида типом может служить гербарный образец или детальное изображение растения. Типом названия рода является типовой вид (точнее, его тип — образец или изображение). Типом семейства служит типовой род (именно от его названия образуют название семейства). Тип таксона не обязательно должен быть самым типичным или характерным его представителем. Значение типа не в том, чтобы служить образцом таксона, а в том, чтобы применить к нему правильное название. Если необходимо разделить какой-либо таксон

на два или несколько, то за одним из таксонов должно быть сохранено старое название, причем именно за тем, к которому относится тип данного названия.

Иногда строгое следование правилам Кодекса приводит к нежелательным решениям, нарушающим сложившиеся в систематике традиции. Для этих случаев предусмотрена процедура так называемой консервации названий, т.е. сохранения возможности их использования вопреки правилам Кодекса. Решение о консервации принимает Международный ботанический конгресс по представлению специального комитета по номенклатуре растений.

В зависимости от ранга таксона в иерархической системе таксон относят к той или иной *таксономической категории*. Ботаники условились считать основными следующие таксономические категории: Regnum (царство), Divisio, или Phylum (отдел), Classis (класс), Ordo (порядок), Familia (семейство), Genus (род), Species (вид). К сожалению, этих рангов недостаточно для того, чтобы отразить в системе иерархию известных таксонов растений. Поэтому при необходимости используют дополнительные промежуточные категории, например Subclassis (подкласс), Superordo (надпорядок). В некоторых случаях приходится признавать группы таксонов, не придавая им какого-либо определенного ранга.

Кодекс ботанической номенклатуры подробно регламентирует только использование названий таксонов рангом от семейства и ниже. Название вида состоит из названия рода (обычно существительного) и видового эпитета (обычно прилагательного). Названия надродовых таксонов должны быть образованы от основы названия рода путем прибавления специального конечного элемента (например, название семейства лютиковые — Ranunculaceae — произведено от названия рода *Ranunculus* путем прибавления конечного элемента, используемого в названиях семейств, — «-aceae»).

Основы произношения названий таксонов

Примерно до середины XIX в. универсальным языком науки был латинский. Поскольку главное достоинство ботанической номенклатуры — ее стабильность, в современной ботанике сохранены латинские (или латинизированные) названия таксонов. Названия таксонов на любых других языках научного значения не имеют.

Латинский язык около 1 500 лет назад перестал быть живым языком, т.е. исчез этнос, использовавший его в повседневном общении. Латинский язык продолжал существовать как преимущественно письменный язык официального делопроизводства, богослужения и науки, вследствие чего его грамматика и орфография остались практически такими же, какими они сложились к IV—V вв. н.э. Его фонетика, напротив, продолжала изменяться под влиянием живых языков, причем по-разному в разных странах. В настоящее время в ботанике нет общего стандарта произношения латинских названий растений¹. В силу того что в Россию наука была «импортирована» из Германии, в русскоязычной ботанике в основном следуют традициям немецкого произношения латинских слов, адаптированного к фонетическим нормам русского языка.

¹ Например, *Acacia* англоязычные ботаники произносят как экэйша, немецкоязычные — как акация, русскоязычные — как акация (вместо классически правильного акакиа).

Латинский алфавит с названиями букв и обозначаемыми ими звуками

Буква	Название	Произношение	Буква	Название	Произношение
A a	а	[а]	N n	эн	[н]
B b	бэ	[б]	O o	о	[о]
C c	цэ	[к] или [ц]	P p	пэ	[п]
D d	дэ	[д]	Q q	ку	—
E e	э	[э] (нем. [e])	R r	эр	[р]
F f	эф	[ф]	S s	эс	[с] или [з]
G g	гэ	[г]	T t	тэ	[т] или [ц]
H h	ха (аш)	[х] (нем. [h])	U u	у	[у]
I i	и	[и]	V v	вэ	[в]
J j	йота	[й]	W w	дубль-вэ	[в]
K k	ка	[к]	X x	икс	[кс]
L l	эль	[л] (нем. [l])	Y y	ипсилон	[и] (нем. [y:])
M m	эм	[м]	Z z	зэта	[з]

Большинство букв латинского языка обозначают по одному звуку, сходному в русском и немецком языках, и мы произносим их на русский манер (табл. 1).

Буквы W в латинском алфавите нет, но в современной ботанике ее используют в латинизированных словах, заимствованных из некоторых современных европейских языков. Буква X обозначает два согласных звука [к + с]. Произношение согласных C, S и T зависит от сочетания их с другими буквами. Буква C перед буквами E, I, Y и сочетаниями AE и OE обозначает звук [ц], а во всех других случаях — звук [к] (*Cyperus* — циперус, но *Carex* — карекс, *Vaccinium* — вакциниум). S чаще всего звучит как [с], но между двумя гласными — как [з] (*Cerasus* — церазус, *Saponaria* — сапонария). T перед I и последующим гласным сейчас произносят как [ц], если только ему не предшествуют S, T или X, и как [т] во всех остальных случаях (*Montia* — монция, *Swertia* — сверция, но *Castilleja* — кастиллея, *Triticum* — тритикум, *Tigridia* — тигридия).

В латинском языке есть несколько диграфов, обозначающих по одному звуку: CH — [х], PH — [ф], RH — [р], TH — [т], AE — [э]; диграф OE соответствует немецкому ö, но мы его почти всегда произносим как [э]. Дифтонги AU и EU означают двойные гласные звуки [ау] и [эу], из которых последний [у] редуцирован и читается как английское [w], а часто — как русское [в]. Буква Q всегда употребляется в сочетании QU, которое произносят как [кв]. Все диграфы, дифтонги и сочетание QU относятся к одному слогу (поэтому *ae-qua-lis*, а не *a-e-qu-a-lis*; *Spa-thi-phyllum*, а не *Spat-hip-hyllum*). В некоторых словах за гласным A или O следует *относящийся к другому слогу* гласный E. Чтобы не смешивать такие сочетания двух самостоятельных гласных с диграфами AE и OE, над E ставят трему — Ë (*Aloë* — алоэ, а не але).

Для правильного произношения научных названий растений необходимо знать не только звучание букв, диграфов и дифтонгов, но и положение ударения в слове. В многосложных словах латинского языка ударение никогда не падает на последний слог (за исключением некоторых заимствованных слов). Соответственно в двухсложных словах ударение всегда падает на первый слог (Cá-geх, Quéг-cus). Если слогов три или более, то ударным оказывается предпоследний либо третий с конца слова слог. Предпоследний слог всегда ударный, если он закрытый (Se-la-gi-nél-la, A-di-án-tum), содержит диграф (Spi-gaé-a) или дифтонг (E-gi-o-sáu-lon). Почти всегда безударен открытый предпоследний слог без диграфа и дифтонга, если последний слог начинается с гласного (Á-lo-ě, Cas-tá-ne-a). В остальных случаях следует специально заучивать ударение в каждом конкретном слове: Pó-ru-lus, но Fes-tú-ca; Mé-li-ca, но Ur-tí-ca; Gun-né-ra, но Á-pe-ra; Plan-tá-go, но Á-sa-rum и т.д. Немало латинских названий растений — это слова, заимствованные из греческого языка. В них ударение не всегда совпадает с нормой латинского языка.

ЧАСТЬ I

ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ

ГЛАВА I

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

1.1. ОСНОВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ

Высшие растения представляют собой самую многочисленную и разнообразную группу растений, становление которой было связано с заселением суши в силуре. Многие виды высших растений обитают в водной среде, но в их организации сохраняются признаки приспособления к наземному существованию, указывающие на то, что гидрофиты в этой группе возникли вторично из сухопутных форм.

Самые ранние высшие растения, существовавшие в верхах нижнего силура, сохранились только в виде мелких нескульптурированных трилетних спор (рис. 1). Поэтому невозможно судить об их внешнем и внутреннем строении и особенностях жизненного цикла. Однако многие важные цитологические особенности и структура отдельных участков генома высших растений свидетельствуют об их родстве с зелеными водорослями и особенно с харовыми (*Charophyta*), с которыми они составляют подцарство *Streptophyta* (см. т. 2). Как и харовые водоросли, высшие растения — исключительно многоклеточные организмы. Все характерные особенности *Streptophyta*, описанные в т. 2 настоящего учебника, свойственны и высшим растениям: фибриллярный компонент клеточной стенки представлен фибриллами целлюлозы, которые располагаются в «аморфном» матриксе из пектина и гемицеллюлоз, причем целлюлозные фибриллы синтезируются ферментными комплексами, имеющими вид розеток (см. т. 3, рис. 91); митохондрии с пластинчатыми кристами; пластиды с двумя мембранами без опоясывающего тилакоида, хлорофиллы *a* и *b*; стигма отсутствует; кинетосома представлена одинаковыми гладкими жгутиками на переднем конце клетки, имеющими асимметричные корешки, один из которых, широкий, связан с многослойной микротрубочковой структурой (сплайном), или кинетосома отсутствует; первичное запасное вещество — крахмал; кариокинез идет по типу открытого ортомитоза, а цитокинез осуществляется посредством фрагмопласта; образовавшиеся клетки остаются соединенными друг с другом плазмодесмами.

Хлоропласты высших растений обычно многочисленные, мелкие, с гранами, но без пиреноидов, хотя у некоторых видов пластиды малочисленные (вплоть до двух на клетку), крупные, с пиреноидом, тонкая структура которого, однако, отличается от таковой пиреноидов водорослей. По-видимому, всем высшим растениям свойственна кутикула, хотя степень ее развития сильно варьирует в группе; возможно, что и химический состав ее отличается у раз-

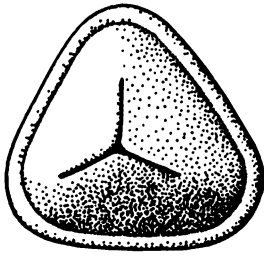


Рис. 1. Древнейшие остатки высших растений — отдельные споры из верхней части нижнесилурийских отложений; продуцировавшие их растения не известны

ных высших растений. Многие высшие растения синтезируют сходный с кутином суберин, откладываемый в клеточную стенку. Все высшие растения способны образовывать полифенолы значительно более высокой степени полимеризации, чем водоросли. Эти вещества могут импрегнировать клеточную стенку, что позволило многим высшим растениям выработать ряд специфических механических и проводящих элементов, недоступных для водорослей.

Высшие растения — самая многочисленная, разнообразная и наиболее высокоорганизованная группа Streptophyta. Большинство их имеет побеговую организацию и сложную тканевую структуру вегетативных органов, но среди высших растений есть и талломные формы без сложной тканевой дифференциации, вполне сходные с талломными пластинчатыми водорослями. Известные ископаемые теломные высшие растения лишь отдаленно можно сопоставить с нитчатыми водорослями.

1.2. ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ

В отличие от водорослевых Streptophyta всем высшим растениям свойствен жизненный цикл с закономерным чередованием двух *фаз*, или *поколений*.

1.2.1. Гаплофаза и половое воспроизведение

Гаметофит представляет собой гаплофазу, или половое поколение. Гаметофиты гаплоидны и вырастают из гаплоидных спор. У низкоорганизованных высших растений гаметофит на начальных стадиях развития, как правило, сильно отличается обликом от взрослого гаметофита, и потому его называют *протонемой* (у Bryophytae), реже *филаментом* (у Tracheophyta). Гаметофиты высокоорганизованных высших растений сильно редуцированы и практически всю жизнь проводят в оболочке споры (*эндоспорические* гаметофиты). У одних высших растений гаметофиты обоеполые, у других — раздельнополые, мужские и женские. Пол гаметофита может определяться после прорастания споры под влиянием факторов внешней среды, но чаще он предопределен заранее, еще при образовании спор.

Гаметангии и гаметы. Низшие представители высших растений имеют многоклеточные гаметангии, у высших их представителей гаметангиев нет. Гаметы образуются в результате *митозов*. Специфическая черта гаметангиев высших растений — наличие стенки из одного, иногда местами из двух слоев стерильных клеток, защищающих развивающиеся половые продукты в первую очередь от иссушения. Это одна из важнейших адаптаций высших растений к продуцированию гамет в наземных условиях.

Мужской половой орган высших растений — **антеридий** (рис. 2). Антеридии варьируют по форме от сферических до узкоцилиндрических и могут иметь одно-двурядную ножку, быть сидячими или частично погруженными в ткань гаметофита. Стенка антеридия всегда однослойная. Внутри антеридия находится сперматогенная ткань, из которой образуются **сперматозоиды**. Они нитевидные, спиралевидные или реже эллипсоидальные, не имеют клеточной стенки и несут на переднем конце два апикальных жгутика или многочисленные жгутики, располагающиеся по спирали (см. рис. 2).

Объем сперматозоида значительно меньше, чем объем материнского сперматоцита, поскольку в ходе сперматогенеза происходит либо частичный авто-

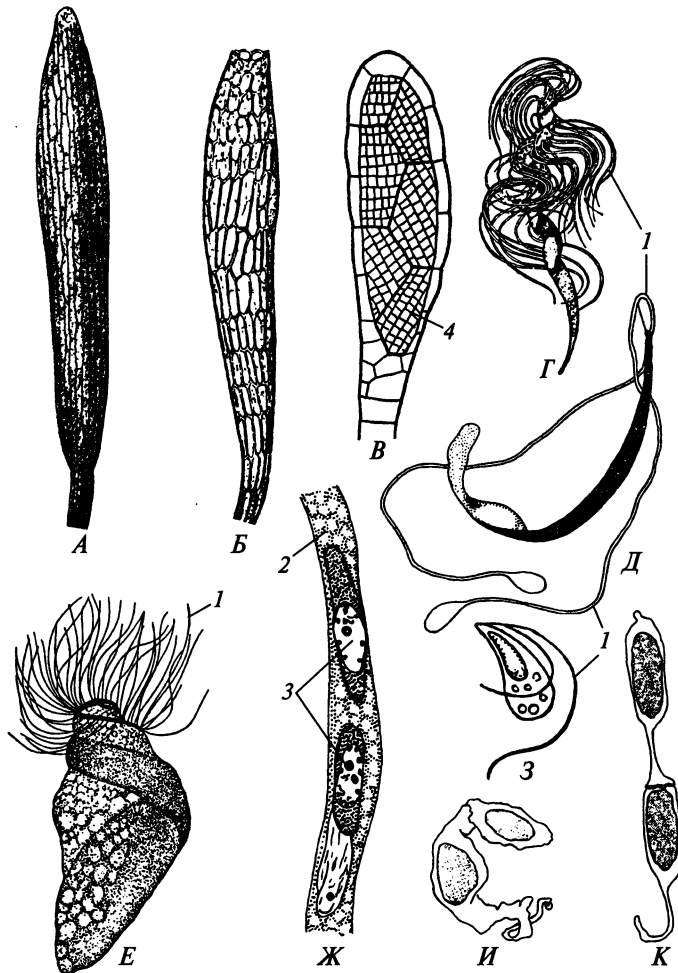


Рис. 2. Мужские гаметангии и гаметы высших растений:

A, B — внешний вид зрелого нескрывшегося (*A*) и скрывшегося (*B*) антеридиев *Polytrichum commune*; *B* — сагиттальный срез незрелого антеридия *Funaria hygrometrica*; *Г* — сперматозоид *Marchantia polymorpha*; *Е* — сперматозоид *Equisetum arvense*; *Ж* — спермии *Ixiolirion* sp. в пыльцевой трубке; *Д* — сперматозоид *Lycopodium clavatum*; *И, К* — извлеченные из пыльцевых трубок попарно соединенные спермии *Plumbago zeylanica* (*И*) и *Nicotiana tabacum* (*К*); *1* — жгутик; *2* — пыльцевая трубка; *3* — спермии; *4* — сперматоциты

лиз цитоплазмы, либо отделение от клетки участков цитоплазмы. В зрелых сперматозоидах объем цитоплазмы невелик, она практически невакуолизирована, но содержит полный набор клеточных органелл, хотя и немногочисленных. Сравнительно мощно развиты митохондрии, обеспечивающие энергией кинетосому для энергичного движения сперматозоида. Обычно это две митохондрии, располагающиеся в переднем и заднем концах клетки. Пластиды представлены мелкими пропластидами. Ядро занимает большую часть клетки и содержит конденсированный хроматин. Специфическая черта сперматозоидов — мощный цитоскелет, поддерживающий форму не имеющей стенки клетки. Его основу составляет так называемый сплайн — однослойная лента параллельных микротрубочек, находящаяся под базальными телами жгутиков и прилегающая к митохондриям, ядру и пропластидам. В передней части сперматозоида, между сплайном и передней митохондрией, находится ламеллярная пластинка.

Антеридий со зрелыми сперматозоидами вскрывается в определенном месте благодаря расхождению клеток стенки или отпадению особой *оперкулярной* клетки.

У наиболее высокоорганизованных высших растений мужские гаметы представлены неподвижными *спермиями* (см. рис. 2). Спермии отличаются от сперматозоидов не только отсутствием кинетосом, но и округлой или веретеновидной формой, еще меньшим количеством цитоплазмы (вследствие чего митохондрия у некоторых видов глубоко вдавлена в ядро) и микротрубочковым цитоскелетом в виде корзины.

Женский половой орган высших растений — *архегоний* (рис. 3) — имеет колбовидную форму и состоит из расширенного *брюшка* и дистальной узкой *шейки*. У части высших растений архегоний располагается на короткой или длинной *ножке*, а у остальных он погружен брюшком в ткань гаметофита. Стенка архегония однослойная в области шейки и обычно двухслойная в области

брюшка. Внутри архегония находится один ряд клеток. Базальная клетка ряда, занимающая почти всю внутренность брюшка, — собственно женская гамета, *яйцеклетка*. К ней примыкает *брюшная канальцевая клетка*. Остальные клетки ряда располагаются в шейке и называются *шейковыми канальцевыми клетками*. Все канальцевые клетки структурно и функционально сходны друг с другом, но брюшная канальцевая клетка возникает вместе с яйцеклеткой при делении общей материнской клетки. Остальные канальцевые клетки формируются независимо от яйцеклетки.

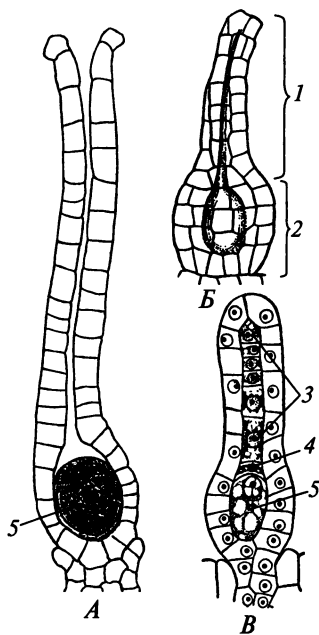


Рис. 3. Строение архегониев высших растений:

A — сагиттальный срез зрелого вскрывшегося архегония *Marchantia polymorpha* с лизировавшимися канальцевыми клетками; *B* — внешний вид нескрывшегося архегония *Fossombronia luetzelburgiana*; *B* — сагиттальный срез незрелого архегония печеночника (*Hepaticae*); 1 — шейка; 2 — брюшко; 3 — шейковые канальцевые клетки; 4 — брюшная канальцевая клетка; 5 — яйцеклетка

Яйцеклетки высших растений весьма однообразны (см. рис. 3). Это чаще всего крупные шаровидные клетки без стенки, с большими вакуолями и полным набором клеточных органелл, из которых особенно сильно развиты эндоплазматический ретикулум и рибосомы. Хроматин в ядре яйцеклетки обычно конденсирован не столь сильно, как в ядре мужской гаметы.

В зрелом архегонии все канальцевые клетки претерпевают автолиз, вследствие чего превращаются в бесструктурную слизистую массу, в которую при этом высвобождаются вещества, привлекающие сперматозоиды. У большинства высших растений архегоний вскрывается путем расхождения клеток стенки на верхушке шейки, но у некоторых видов — путем сбрасывания шейки.

Происхождение гаметангиев. В целом, несмотря на глубокие различия антеридиев и архегониев высших растений, между ними есть определенные сходства, которым обычно придают большое значение при разработке гипотез о происхождении гаметангиев в этой группе. Особенно важны два обстоятельства. Во-первых, у калобриевых печеночников (*Calobryopsida*) на начальных этапах формирования антеридиев и архегониев происходят одинаковые деления клеток. Во-вторых, у некоторых печеночников известны уродливые стерильные гаметангии, сочетающие признаки и антеридия, и архегония (рис. 4), поэтому некоторые ботаники предполагают, что исходно у высших растений гаметангии были однотипными и, возможно, даже производили мужские и женские гаметы в одном гаметангии. Это были многоклеточные образования, все клетки которых продуцировали гаметы, как это свойственно многокамерным гаметангиям ряда водорослей (рис. 5). В ходе освоения суши у высших растений произошла стерилизация наружного слоя клеток гаметангиев, давшая начало их стенке, защищающей формирующиеся гаметы от высыхания. У архегониев, кроме того, осуществилась олигомеризация фертильных

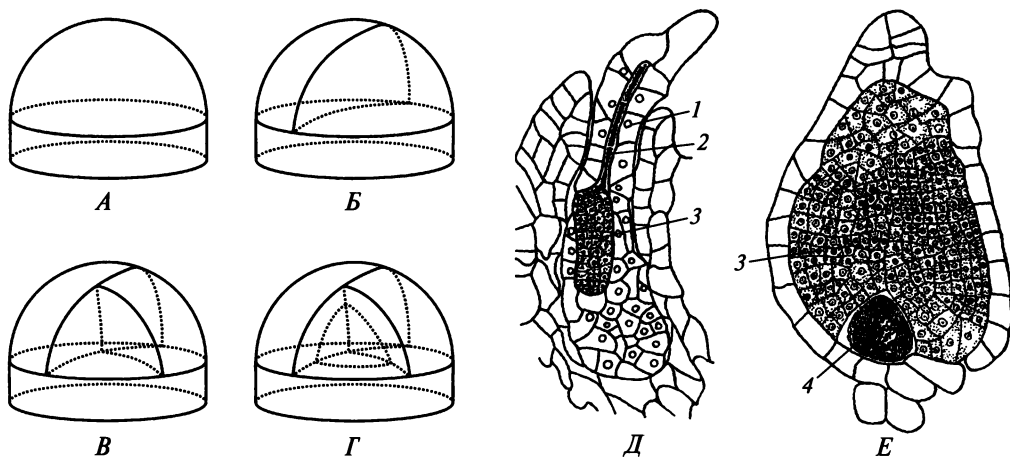


Рис. 4. Схема клеточных делений в начале развития антеридиев и архегониев у *Calobryopsida* и уродливые стерильные гаметангии *Corsinia marchantioides*, сочетающие признаки антеридия и архегония:

A—Г — последовательные стадии деления клеток; Д — архегоний со сперматоцитами на месте яйцеклетки; Е — антеридий с базальной яйцеклеткой; 1 — шейка; 2 — шейковые канальцевые клетки; 3 — сперматоциты; 4 — яйцеклетка

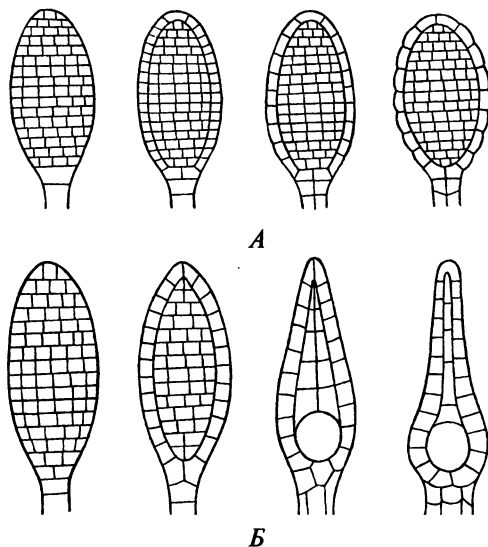


Рис. 5. Стадии происхождения антеридиев (А) и архегониев (Б) высших растений из многокамерных гаметангиев гипотетических водорослевых предков

внутренних клеток до одного их ряда, причем в гамету (яйцеклетку) стала превращаться только одна из них — базальная.

Можно найти веские аргументы против этой популярной гипотезы. Так, сходство архегониев и антеридиев на начальных этапах развития — это все же исключение, и у большинства таксонов высших растений гаметангии обоих типов сильно различаются на всех стадиях существования. Уроdlивые гаметангии «промежуточного» строения могут и не быть рекапитуляциями исходного состояния половых органов у высших растений, что особенно вероятно в связи с постоянной стерильностью таких гаметангиев. Родственные связи высших растений также не согласуются с предположением об изначальном сходстве их половых органов обоих типов, так как водорослевые Streptophyta имеют резко различающиеся антеридии и оогонии. Следует, однако, помнить, что гаметангии водорослевых Streptophyta, хотя и многоклеточные, но настолько резко отличаются от гаметангиев высших растений, что их едва ли возможно рассматривать как исходную структуру для возникновения антеридиев и архегониев высших растений. Приходится признать, что в настоящее время ботаники еще очень далеки от понимания происхождения гаметангиев высших растений.

Половой процесс и воспроизведение. Всем высшим растениям свойственны *оогамия* и *внутреннее оплодотворение*. У более примитивных высших растений, имеющих сперматозоиды, половой процесс возможен в присутствии жидкости. Так называемые споровые высшие растения используют обычную капельно-жидкую воду внешней среды, а имеющие сперматозоиды семенные растения сами продуцируют жидкость в репродуктивных органах (семяпочках). В обоих случаях сперматозоиды активно плывут, привлекаемые выделениями из архегония, вызывающими их положительную хемотаксическую реакцию. Эти вещества, состав которых изучен только у единичных видов¹, высвобождаются в

¹ Этим веществом нередко бывает яблочная кислота.

Рис. 6. Зоидогамный половой процесс у *Phaeóceros laevis*:

A—B — последовательные стадии зоидогамии; 1 — яйцеклетка; 2 — сперматозоид; 3 — ядро яйцеклетки; 4 — жгутики сперматозоида; 5 — ядро сперматозоида; 6 — пластида сперматозоида

канал шейки архегония при автолизе канальцевых клеток. После вскрывания архегония они диффундируют из заполняющей канал шейки слизи во внешнюю среду, в которой таким образом устанавливается градиент концентрации веществ, что и обуславливает направленное движение сперматозоидов. Оплодотворение сперматозоидами называют *зоидогамией* (рис. 6).

Не имеющие жгутиков спермии не способны передвигаться самостоятельно: к яйцеклетке их перемещает особая структура гаметофита — растущая *пыльцевая трубка* (рис. 7). Поэтому такой половой процесс называют *сифоногамией* (от греч. *siphon* — трубка). Сифоногамия представляет собой наиболее совершенный в наземных условиях тип полового процесса растений, так как полностью исключает потребности в жидкости как среде для передвижения мужских гамет. Кроме того, пыльцевые трубки способны расти сквозь ткани растения, что позволяет полностью изолировать яйцеклетку от внешней среды. Дорастая до яйцеклетки, пыльцевая трубка лопаётся на конце, изливая цитоплазму со спермиями на яйцеклетку. После этого один из двух спермиев, находившихся в пыльцевой трубке, сливается с яйцеклеткой (рис. 8).

Во всех случаях образовавшаяся зигота прорастает на месте в диплоидный зародыш, питаемый гаметофитом. У *Vruchtomorphae* вырастающее из него диплоидное растение продолжает в течение всей жизни существовать за счет гаметофита. В физиологическом отношении растение представляет собой не более чем придаток гаметофита, а не самостоятельный организм. У остальных высших растений диплоидное поколение представлено самостоятельно существующим организ-

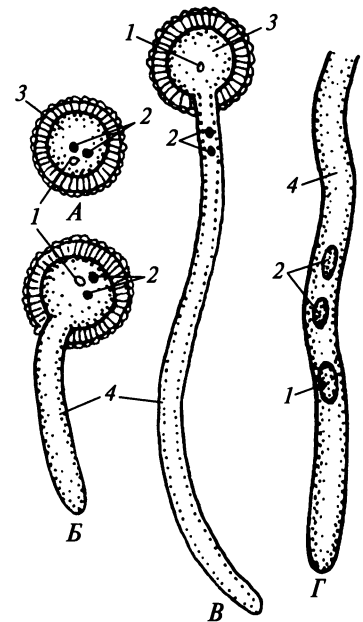
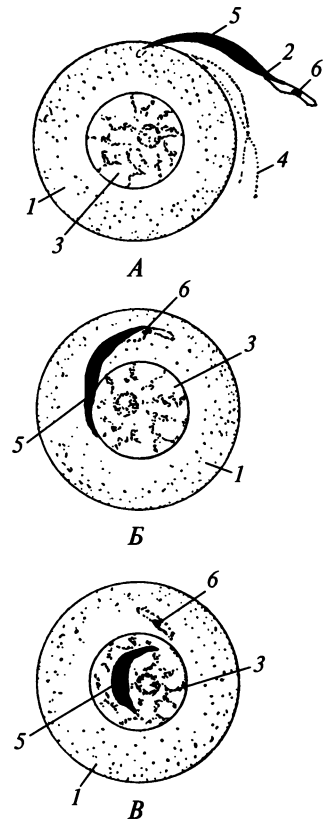


Рис. 7. Стадии прорастания пыльцевой трубки (*A—B*) и конец растущей пыльцевой трубки (*Г*)

Fagópyrum esculentum:

1 — ядро сифоногенной клетки (пыльцевой трубки); 2 — спермии; 3 — сифоногенная клетка; 4 — пыльцевая трубка

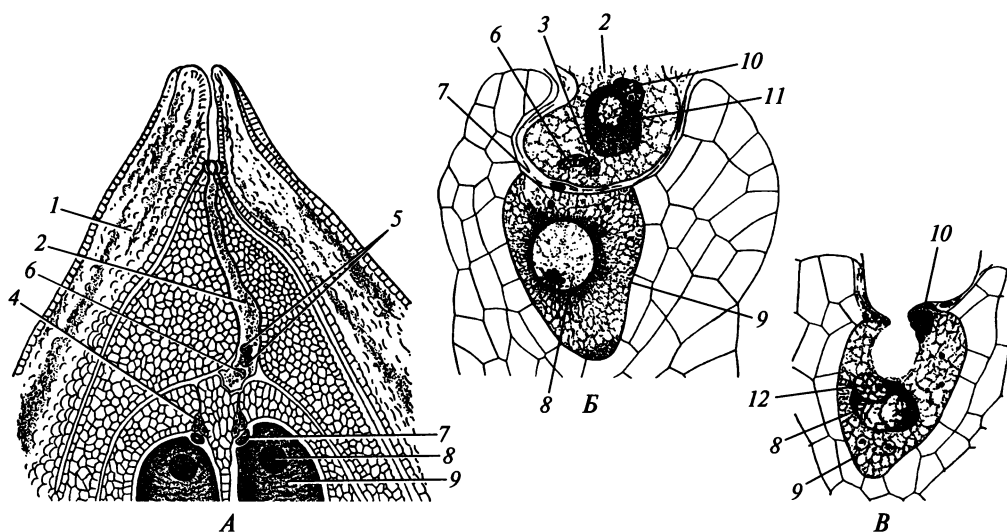


Рис. 8. Сифоногамный половой процесс у голосеменных:

A — перемещение спермиев растущей пыльцевой трубкой к архегонию у *Pinus sylvestris*; *Б* — конец пыльцевой трубки, проникший в брюшко архегония, у *Torreya taxifolia*, брюшная канальцевая клетка деградирует; *В* — оплодотворение у *T. taxifolia*; 1 — интегумент; 2 — пыльцевая трубка; 3 — ядро клетки-ножки; 4 — шейка архегония; 5 — спермий; 6 — ядро сифоногенной клетки; 7 — брюшная канальцевая клетка; 8 — ядро яйцеклетки; 9 — яйцеклетка; 10 — мелкий спермий, впоследствии деградирующий; 11 — крупный спермий, который оплодотворит яйцеклетку; 12 — ядро крупного спермия

мом, но он очень быстро полностью истощает материнский гаметофит, который поэтому способен произвести только одного диплоидного потомка. Таким образом, в результате полового процесса у высших растений увеличения числа особей не происходит. Поэтому применительно к высшим растениям правомерно понятие «половое воспроизведение», а не «половое размножение».

1.2.2. Диплофаза и бесполое размножение

Спорофит. Спорофит представляет собой диплофазу, или бесполое поколение. Он образует *мейоспоры* в особых органах — *спорангиях*. Спорангии обычно располагаются на строго определенных частях тела растения, отличающихся от остальных его частей. Во многих случаях это специальные листья — *спорофиллы*. Однако у довольно большого числа таксонов высших растений до сих пор не удается точно определить морфологическую природу таких частей тела. Поэтому их называют *спорангиофорами*. Для обозначения любых четко выделяющихся частей тела растения, несущих спорангии, независимо от их морфологической природы используют название «*фруктификация*»¹. Споран-

¹ Фруктификации не следует путать с плодами и соплодиями цветковых растений (лат. — *fructi, fructi compositi, infrutescentiae*). Плоды этой группы представляют собой только один из типов фруктификаций, известных у высших растений. Фруктификации бывают женскими, обоеполыми или мужскими, хотя применительно к последним использование термина «фруктификация» этимологически абсурдно.

гии могут располагаться поодиночке или группами. Группу сближенных спорангиев (рис. 9) называют *со́русом*. У многих высших растений спорангии не просто сближены, а срастаются друг с другом (рис. 10). Такие комплексы сросшихся спорангиев получили название *синангиев*. Следует иметь в виду, что о срастании спорангиев в синангий правомерно говорить только в эволюционном контексте. В ходе онтогенеза происходит не срастание первоначально отдельных спорангиев, а совместный рост зачатков спорангиев и стерильной ткани спорофита между ними (см. рис. 10).

Спорангии. В большинстве случаев спорангий у высших растений развивается из нескольких протодермальных клеток, но у высших папоротников — из единственной протодермальной клетки (рис. 11). Спорангий первого типа называют *эвспорангием*, спорангий второго типа — *лептоспорангием*. И эвспорангии, и лептоспорангии весьма разнообразны по форме, но всегда многоклеточные и имеют стерильную стенку из нескольких слоев клеток. Наличие такой стенки, защищающей формирующиеся споры от высыхания, — одна из важней-

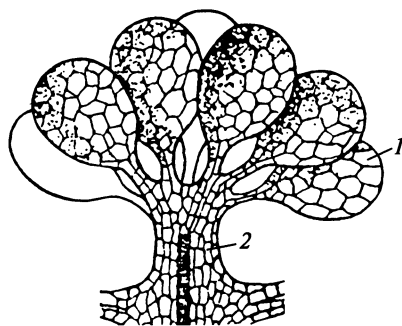


Рис. 9. Сорус спорангиев *Salvinia natans*:

1 — спорангий; 2 — плацента

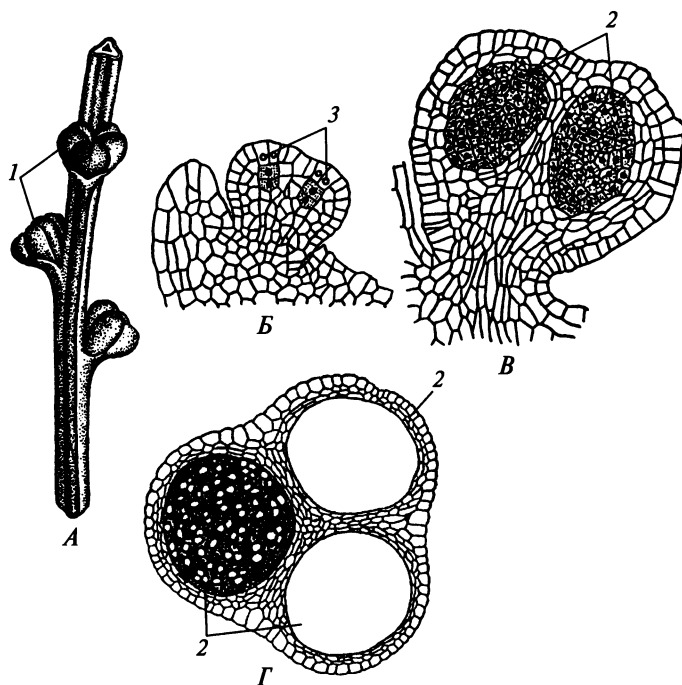


Рис. 10. Внешний вид (А), сагиттальные срезы развивающихся синангиев на разных стадиях (Б, В) и поперечный срез зрелого синангия (Г, в левом спорангии виды споры) у *Psilotum nudum*:

1 — синангии; 2 — спорангии; 3 — зачатки спорангиев

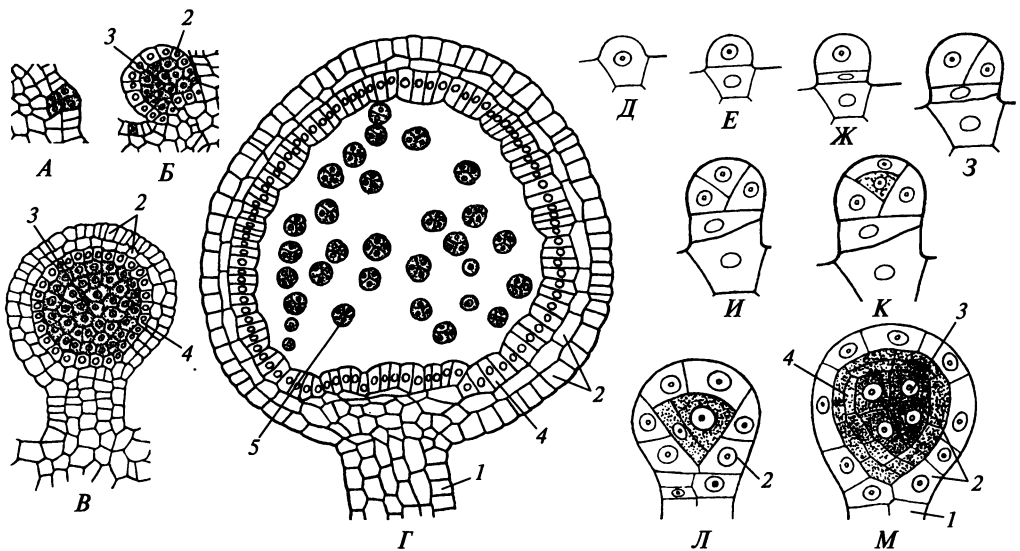


Рис. 11. Стадии развития эвспорангия (А—Г) у *Selaginella kraussiana* и лептоспорангия (Д—М) высших папоротников (Polypodiáles):

1 — ножка спорангия; 2 — стенка; 3 — археспорий; 4 — тапетум; 5 — тетрады спор

ших адаптаций высших растений к наземным условиям. Нередко ошибочно пишут, что стенка лептоспорангиев однослойная в отличие от стенки эвспорангиев. В действительности стенка лептоспорангиев тоньше, чем стенка эвспорангиев, но сложена *несколькими* слоями клеток. Однако ко времени созревания спор число слоев стенки уменьшается, причем у лептоспорангиев остается всего один слой клеток. У многих видов в стенке развивается особый участок из клеток специфического строения, гигроскопические деформации которых обеспечивают разрыв стенки и высвобождение спор.

У *гомоспоровых*, или *изоспоровых*, растений с обоеполюми гаметофитами или однополюми гаметофитами, пол которых определяется после прорастания, споры однотипные и развиваются в одинаковых спорангиях. *Гетероспоровые растения*, пол гаметофитов которых определяется еще до образования спор, продуцируют споры двух типов. Из мелких *микроспор* вырастают мужские гаметофиты, а из значительно более крупных *мегаспор*¹ — женские. Микро- и мегаспоры образуются в разных спорангиях, которые соответственно называют *микроспорангиями* и *мегаспорангиями*². Эти названия отражают тип спор, развивающихся в спорангиях, а не размеры самих спорангиев. Микроспорангии бывают мельче мегаспорангиев, одинакового размера с ними или даже крупнее, чем мегаспорангии.

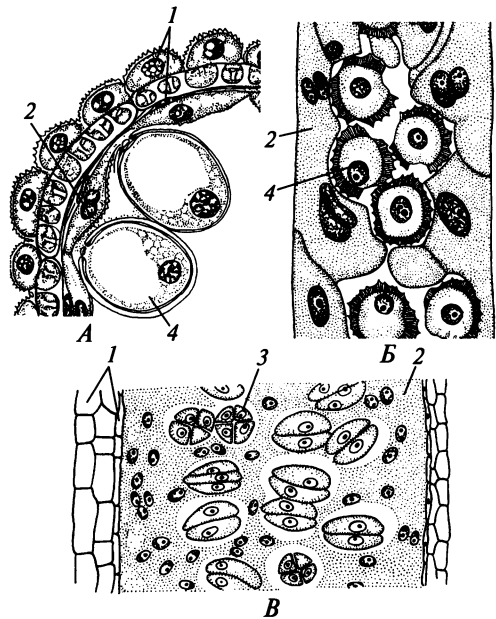
Внутри спорангия развивается многоклеточная археспориальная ткань, или *археспорий*, из которого развиваются спороциты и затем — мейоспоры. Наружный слой археспория у ряда Tracheophyta дифференцируется в особую стерильную питательную ткань — *тапетум* (см. рис. 11). У других Tracheophyta

¹ Прежде мегаспоры нередко называли макроспорами.

² Раньше их называли макроспорангиями.

Рис. 12. Типы тапетума:

A — секреторный тапетум у *Triticum aestivum*;
B — амебоидный тапетум у *Arctium tomentosum*;
B — периплазмодиальный тапетум у *Ruppia rostellata*;
 1 — стенка спорангия; 2 — тапетум;
 3 — тетрада спор; 4 — спора



тапетум возникает из внутреннего слоя стенки спорангия. Тапетум снабжает развивающиеся спорозиты и споры питательными и биологически активными веществами, а также участвует в формировании стенок спор. Клетки тапетума сначала секретируют вещества по эккриновому типу, а затем претерпевают автолиз и в зрелом спорангии не сохраняются. Различают три типа тапетума (рис. 12). *Секреторный* тапетум сохраняет клеточную структуру до стадии деградации. *Амебоидный* тапетум также сохраняет клеточную структуру, но его клетки приобретают неправильную форму ирастают между спорозитами. *Периплазмодиальный* тапетум вначале состоит из отдельных клеток, которые затем преобразуются в ценоцит (периплазмодий), заполняющий промежутки между развивающимися спорами.

Происхождение спорангия. Долгое время ботаники не сомневались в том, что спорангии высших растений в ходе эволюции возникли из многокамерных спорангиев водорослей путем стерилизации наружных слоев клеток, превратившихся в стенку, защищающую фертильные внутренние клетки, в совокупности ставшие археспорием. Однако таким образом легко объяснить особенности только спорангиев эволюционно достаточно высокопродвинутых высших растений. У очень примитивных раннедевонских растений известны спорангии иного строения: они располагались на концах теломов и внешне мало отличались от окончаний вегетативных теломов, а иногда подобно последним даже ветвились (см. с. 173—174). Вся центральную часть такого спорангия занимал тяж стерильных тканей, так называемая *колонка*, в которых возможно различить подобие недоразвитого проваскулярного тяжа, продолжающего гапlostелу теломы. Стенка у этих примитивных спорангиев состояла из большого числа слоев клеток и гистологически была дифференцирована так же, как наружный кортекс проксимальных вегетативных участков тех же теломов. В эпидерме спорангиев даже развивались устья. Очевидно, что такое строение примитивных спорангиев высших растений невозможно объяснить их происхождением из многокамерных спорангиев водорослей. К тому же водорослевым *Streptophyta* присуща зиготическая редукция, и никаких многокамерных спорангиев у них нет. Есть все основания полагать, что подобных спорангиев не было и у их предков.

Некоторые современные ботаники предполагают, что предки высших растений имели одноклеточные спорангии. Единственная клетка такого споран-

гия путем мейоза давала 4 споры. На каком-то этапе эволюции высших растений, следы которого не сохранились в ископаемом состоянии, многочисленные одноклеточные спорангии агрегировались на концах некоторых теломов, заместив внутреннюю паренхиму кортекса. Вслед за этим произошла частичная редукция стелы, ставшей колонкой спорангия. Последующая эволюция спорангия привела к полной редукции колонки, уменьшению числа слоев стенки спорангия и изменению ее гистологической структуры, которая уже ничем не напоминает периферийную часть кортекса. Так образовались эвспорангии. В ходе дальнейшей редукционной эволюции возникли лептоспорангии, развивающиеся всего из одной протодермальной клетки и имеющие минимально тонкую (до двух слоев клеток) стенку.

Спорогенез, споры и бесполое размножение. Клетки археспория после нескольких митотических делений превращаются в *спороциты*. Каждый спороцит в ходе мейоза образует четыре гаплоидные споры, или *тетраду спор*. У одних высших растений после каждого мейотического кариокинеза следует цитокинез и соответственно возникают сначала две, а затем уже четыре клетки. Такой тип спорогенеза называют *сукцессивным*. У других растений вначале проходят два кариокинеза и возникает четырехъядерная клетка, цитокинез которой сразу приводит к образованию четырех спор. Это *симульный* тип спорогенеза. Исходя из взаимного расположения спор в тетраде, различают тетраэдрические, изобилатеральные, крестообразные (рис. 13), ромбические, Т-образные и линейные тетрады. Тип тетрады бывает константным у какого-либо таксона или варьирует даже у одного растения. Тетраэдрические тетрады спор обычно возникают при симульном спорогенезе.

Споры всех высших растений лишены кинетосом (*апланоспоры*) и исходно приспособлены к пассивному распространению воздушными потоками. От

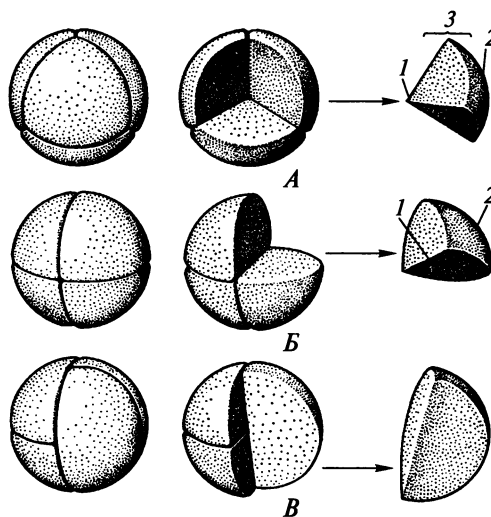


Рис. 13. Основные типы тетрад спор и формы спор высших растений:

А — тетраэдрическая; Б — изобилатеральная; В — крестообразная; 1 — проксимальный полюс; 2 — дистальный полюс; 3 — экваториальная зона

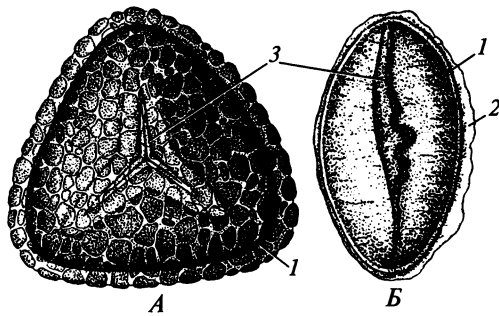


Рис. 14. Споры с проксимального полюса:

А — трилетная спора у *Cryptogramma crispera*; Б — монолетная (микро)спора у *Isoetes lacustris*; 1 — экзоспорий; 2 — периспорий; 3 — лета (апертура)

высыхания их защищает сложная система оболочек, которая формируется в ходе спорогенеза. Вступающий в мейоз спороцит поверх своей плазмалеммы откладывает толстый слой аморфного полисахарида *каллозы*, после чего начинается мейоз. Каждая из образовавшихся спор формирует собственную систему оболочек. Самая внутренняя оболочка споры гомологична клеточной стенке высших растений и носит название *эндоспорий*. Еще до ее образования спора окружается особо прочной оболочкой, состоящей из спорополленина — сложного биополимера из разветвленных молекул, состав которого еще недостаточно выяснен. Эту оболочку называют *экзоспорием*. Спорополленин для экзоспория частично секретируют сами споры, а частично — тапетум. В экзоспории, в свою очередь, можно различить два слоя — экзоспорий 1 и экзоспорий 2, различающиеся по тонкому строению и по-разному окрашивающиеся. Поверхность экзоспория у многих видов скульптурирована. Тапетум откладывает также вещества поверх экзоспория, причем у некоторых высших растений их так много, что они составляют особый слой оболочки — *периспорий* (рис. 14, 2). Все слои оболочки споры в совокупности называют *спородермой*.

Экзоспорий жесткий и благодаря этому фиксирует форму споры. Если он формируется до распада тетрады спор, то споры сохраняют ту форму, которую они имели в тетраде. У таких спор, называемых *полярными*, возможно различить две стороны: ту, которой они были обращены внутрь тетрады, и противоположную сторону, обращенную наружу. Середину наружной стороны обозначают как *дистальный полюс* споры, а противоположный ему — как *проксимальный*. Область споры между полюсами называют *экваториальной зоной*. Особенно легко заметны полюса у спор, сформировавшихся в тетраэдрической тетраде (см. рис. 13). Если тетрада спор распадается до образования прочного экзоспория, то споры принимают более или менее сферическую форму и распознать у них полюса не удастся. Это *аполярные* споры.

Протопласт споры слабо вакуолизирован, содержит оптически плотную цитоплазму с полным набором органелл, включая крупное ядро, и запасом питательных веществ, главным образом жиров.

Периспорий, как правило, разрушается и отпадает от споры еще до ее прорастания. При прорастании споры эндоспорий вначале растягивается, а

затем увеличивающаяся клетка формирует новые участки своей стенки. Прочный экзоспорий при прорастании разрывается. Обычно, хотя и не всегда, разрыв экзоспория приурочен к определенному месту, которое толщиной и тонкой структурой изначально отличается от остальной части оболочки. Такой участок представляет собой *апертуру*. Она располагается на проксимальной стороне споры и совпадает с местами перегиба поверхности между плоскими гранями, которыми споры в тетраде контактировали друг с другом. Эти участки перегиба поверхности носят название *тетрадного рубца*. Споры из тетраэдрических тетрад имеют тетрадный рубец в виде трехлучевой звезды, тетрадный рубец спор из билатеральных и крестообразных тетрад линейный. Соответственно апертура споры имеет вид трех линий, сходящихся на проксимальном полюсе, или одной линии, пересекающей проксимальную сторону споры (см. рис. 14). Споры первого типа классифицируют как *трилетные* (трехлучевые), а споры второго типа — как *монолетные* (однолучевые). Споры, у которых апертура незаметна, относят к так называемым *скрытоапертурным* или *безапертурным*.

Из спор вырастают гаплоидные гаметофиты, которые у низших представителей высших растений существуют самостоятельно, независимо от спорофита. Так как каждый спорофит образует множество спор, то при их прорастании появляется многочисленное потомство одного бесполого спорофита. Следовательно, правомерно говорить о *бесполом размножении* низших представителей высших растений. У высших представителей этой группы новым спорофитам дают начало только женские гаметофиты, которые в свою очередь всю жизнь существуют в теле своего материнского спорофита и за его счет. Физиологически они не представляют собой самостоятельных организмов. Поэтому у высших представителей высших растений, строго говоря, бесполого размножения нет. Они размножаются значительно более сложными образованиями — *семенами* (см. гл. 4, кн. 2).

1.2.3. Происхождение жизненного цикла высших растений

Жизненный цикл высших растений включает правильное чередование гаплофаз (гаметофитов) и диплофаз (спорофитов) в двух вариантах (рис. 15). У части высших растений преобладает гаплофаза, а спорофит не способен к автономному существованию. В жизненном цикле большинства высших растений преобладает спорофаза, представленная значительно более долговечными и сложно устроенными организмами, чем гаплофаза. Поскольку жизненные циклы наиболее примитивных высших растений и их предков неизвестны, для объяснения происхождения и различий их циклов прибегают к косвенным признакам. На основании таких признаков разработаны две наиболее известные гипотезы (рис. 16).

Согласно *модификационной*, или *гомологической*, гипотезе, высшие растения произошли от водорослей, обладавших изоморфным жизненным циклом, и их спорофиты и гаметофиты исходно были устроены одинаково (имели гомологичные структуры). Впоследствии у одних высших растений усложнился спорофит и редуцировался гаметофит, а у других, наоборот, гаметофит прогрессировал, а спорофит упрощался.

Наиболее древние известные в ископаемом состоянии высшие растения представлены теломными спорофитами и гаметофитами (см. с. 168 — 181). Следовательно, в соответствии с рассматриваемой гипотезой логично считать, что и спорофиты, и гаметофиты были изначально теломными организмами. В пользу этого свидетельствуют также радиальная симметрия гаметофитов некоторых современных видов, наличие на нижней стороне таллома у отдельных видов устьиц, что можно рассматривать как наследие радиально-симметричных предковых форм. К проявлениям бывшего сходства обоих поколений можно отнести и то, что у гаметофитов нескольких видов развивается гапlostела, а у ряда ископаемых теломных спорофитов, возможно, был гидром, подобный гидрому в гаметофитах высокоорганизованных мхов. Развитие гаметаангиев иногда поразительно напоминает развитие спорангиев. Это наводит на мысль о большом сходстве всех репродуктивных органов у предков высших растений. Кроме того, при культивировании *in vitro* из кусочков спорофитов некоторых мохообразных удается вырастить гаметофиты с диплоидным набором хромосом, а из незрелых спор цветковых растений — гаплоидные спорофиты.

Модификационная гипотеза позволяет легко согласовать глубокое различие жизненных циклов высших растений с многочисленными сходными чертами, указывающими на происхождение всех высших растений от довольно высокоорганизованного единого предка. Однако против данной гипотезы существуют и веские доводы. Прежде всего, выращенные из кусочков спорофитов диплоидные гаметофиты сходны с нормальными гаметофитами данного вида, а не со спорофитами. Искусственно полученные гаплоидные спорофи-

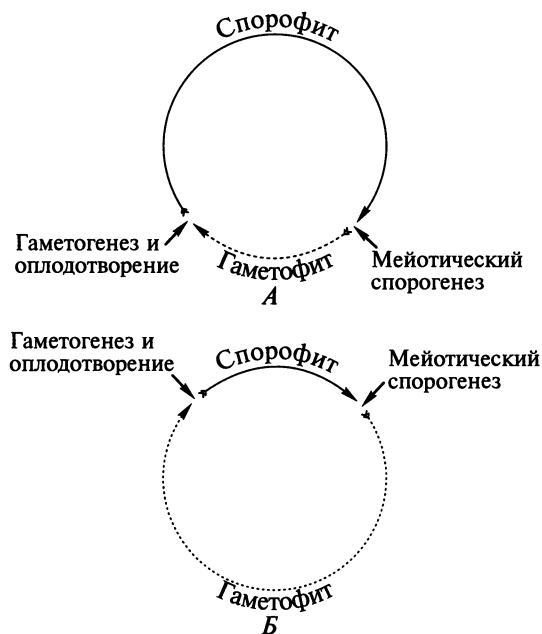


Рис. 15. Два варианта жизненного цикла высших растений:
 А — с преобладанием спорофита; Б — с преобладанием гаметофита

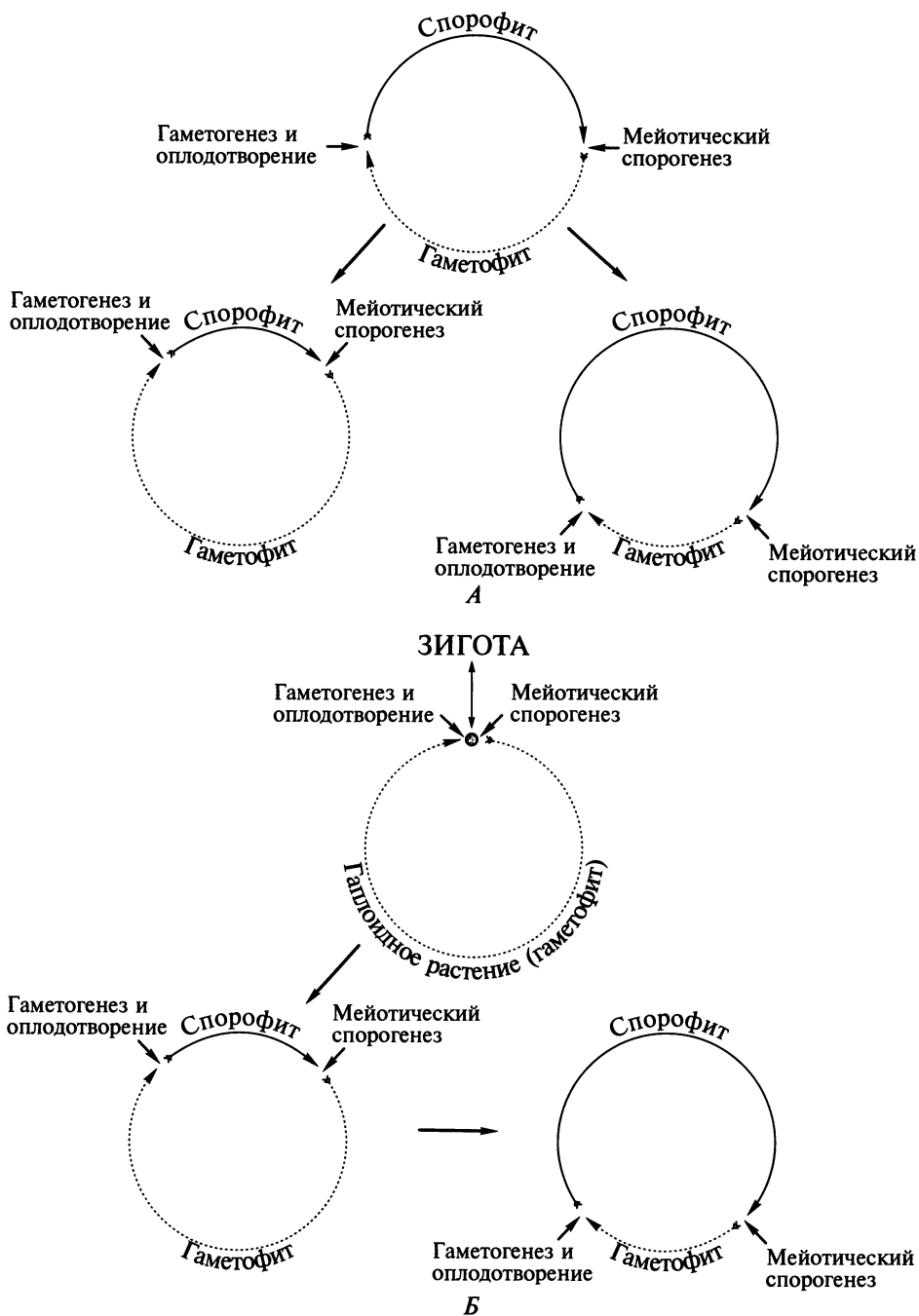


Рис. 16. Возникновение вариантов жизненного цикла высших растений:
 А — согласно модификационной гипотезе; Б — согласно интеркаляционной гипотезе

ты также устроены подобно нормальным спорофитам, а не гаметофитам. Эксперименты с выращиванием *in vitro* целых растений из экплантов показывают возможность искусственно активировать разные части генома, а не одинаковое строение спорофитов и гаметофитов у предков высших растений.

Сходство в развитии между спорангиями и гаметангиями проявляется у весьма далеких друг от друга видов и никогда не проявляется у одного и того же или у близкородственных видов, поэтому эти сходства разумнее считать независимо возникшими в связи с ограниченным числом возможных преобразований простых структур.

Будь модификационная гипотеза верна, предки известных высших растений были бы теломными формами¹ на обеих фазах жизненного цикла. Однако у зеленых водорослей (*Chlorophyta*), среди которых следует искать предков высших растений, нет форм с изоморфной сменой поколений и радиально-симметричными талломами. Более того, водорослевые *Streptophyta* вообще не имели спорофитов, а их спорофаза ограничивается (и, вероятно, всегда ограничивалась) только зиготой, при прорастании которой происходит мейоз (см. т. 2).

Наконец, одинаково устроенные гаметофиты и спорофиты должны были бы населять одинаковые биотопы, и потому совершенно непонятна редукция гаметофита у одних высших растений и спорофита — у других.

Интеркаляционная, или антитетическая, гипотеза (см. рис. 16, Б) позволяет избежать этих затруднений, так как постулирует, что предки высших растений, подобно водорослевым *Streptophyta*, имели пластинчатую талломную организацию и зиготическую редукцию. Они населяли часто пересыхающие мелководья и влажную почву. В таких нестабильных изолированных местообитаниях виды реализовывали г-стратегию эксплерентов (см. т. 3) и выживали благодаря интенсивному размножению апланоспорами, покрытыми плотной оболочкой и легко разносимыми ветром. Однако половой процесс, не осуществимый без водной среды, был не всегда успешным в условиях нестабильного водного режима биотопа. В ходе эволюции высших растений преимущество получали те формы, у которых зигота перед спорообразованием несколько раз делилась митотически, в результате чего после каждого успешного полового акта развивались не 4, а много спор. Так в жизненный цикл «вставилась» стадия многоклеточного диплоидного спорофита, существовавшего целиком за счет пластинчатого гаметофита.

Следующая стадия эволюции спорофита была связана со стерилизацией наружных клеток и появлением стенки, защищающей археспорий. Подобное строение имеют спорофиты некоторых мохообразных. В ходе дальнейшей эволюции спорофиты приобрели гаусторию и стерильную ножку, которые обеспечили соответственно более надежное снабжение его питательными веществами от гаметофита и вынос спороносной части над телом гаметофита, что увеличивало эффективность разноса спор. Так у спорофита высших растений тело дифференцировалось на вегетативную часть и спорангий. Эволюция спорофита у многих мохообразных завершилась на этой стадии, а гаметофит остался пластинчатым или позднее приобрел побеговую организацию.

¹ Дорсовентральная талломная организация предков высших растений на обеих фазах жизненного цикла маловероятна, так как возникновение радиально-симметричного теломы из дорсовентрального таллома едва ли осуществимо по конструктивным причинам и не согласуется с данными по организации древнейших известных споро- и гаметофитов.

Для дополнительного питания массивного спорофита в его ножке возникла хлоренхима, вследствие чего он приобрел некоторую автономию от гаметофита (гипотетическая форма). Приобретенная спорофитом способность фотосинтезировать позволила резко увеличить размеры спорофитов, которые к тому же стали ветвиться и благодаря этому образовывать не один, а множество спорангиев, что еще более повысило надежность размножения (чисто гипотетическая форма). Дальнейшее увеличение размера спорофита было ограничено снабжением его водой и минеральными веществами от небольшого гаметофита. Это ограничение было преодолено после приобретения спорофитом в процессе эволюции ризомида с ризоидами, а впоследствии — корневой системы. Так появился теломный автотрофный спорофит. Хотя такие формы среди высших растений неизвестны, следует отметить, что у некоторых мохообразных спорофит на поздней стадии развития прободает таллом гаметофита, внедряется в субстрат и некоторое время существует автономно. Дальнейшая эволюция спорофита соответствовала положениям теломной теории (см. т. 3), а гаметофит остался на талломном уровне организации.

Согласно интеркаляционной гипотезе, спорофит и гаметофит с самого начала выполняли неодинаковые функции в обеспечении существования вида и потому не удивительно, что они эволюционировали по-разному. Против этой логически стройной гипотезы также можно привести веские аргументы. У гаметофитов побеговых мохообразных нет устьиц, что можно было бы объяснить их общей примитивностью и сохранением черт водорослевых предков. Однако талломные гаметофиты немногих мохообразных устьица имеют, причем на нижней стороне таллома, где они не обеспечивают газообмен и, следовательно, не могут считаться эволюционным приобретением этих видов. Такие же устьица развиты на спорангиях этих видов, где нет хлоренхимы и газообмен минимален. Наличие устьиц, не участвующих в интенсивном газообмене, связанном с фотосинтезом, позволяет предположить, что просто устроенные мохообразные возникли от форм с более сложно устроенными споро- и гаметофитами, обладавшими радиальной симметрией. Поэтому они плохо подходят на роль связующего звена между пластинчатыми зелеными водорослями с зиготической редукцией и высшими растениями, у которых в жизненном цикле преобладает спорофаза.

У большинства мохообразных способные фотосинтезировать спорофиты никогда не переходят к автономному существованию. Спорофиты немногих видов в конце своей жизни иногда кратковременно существуют автономно от гаметофита, но тем не менее развиваются за счет полученных от него ресурсов. К тому же в биологии хорошо известно многократное возникновение паразитов из автономно существующих форм (см. т. 1, 2), но не известно ни одного достоверного случая превращения паразита в свободноживущий организм. Все это совершенно не согласуется с интеркаляционной гипотезой.

Гаметофиты очень многих высших растений пойкилогидричны, тогда как пойкилогидричные спорофиты известны у нескольких и при том явно не самых примитивных видов. Следовательно, в рамках интеркаляционной гипотезы требуется найти объяснение кардинальному изменению водного метаболизма при возникновении в жизненном цикле спорофита. Наконец, с этой гипотезой не согласуется теломная организация древнейших известных гаметофитов.

Поскольку обе гипотезы приводят к непреодолимым противоречиям с рядом твердо установленных фактов, американский ботаник Дж.Л.Стеббинс поддался искушению «выводить» разные группы высших растений независимыми линиями от одноклеточных зеленых водорослей. Эта гипотеза позволяет объяснить любые различия между высшими растениями, но все многочисленные сходства в организации их тканей и органов, очевидно, пришлось бы считать результатом простого совпадения. Однако число таких совпадений так велико, что его само по себе надо считать одним из величайших чудес в мире.

1.3. ОСНОВНЫЕ ГРУППЫ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Высшим растениям в целом свойствен комплекс признаков, часть из которых они разделяют с зелеными водорослями, а часть — характерна не для всех высших растений. Единственный универсальный признак всех высших растений, не встречающийся у водорослей, — наличие **зародыша** (рис. 17). Их спорофит в начале онтогенеза состоит в основном из меристем и полумеристем, располагается в теле гаметофита и питается за его счет. Даже в том случае, если гаметофит редуцирован до нескольких клеток, начальные этапы своего существования спорофит проходит в нем в виде зародыша. Поэтому высшие растения можно противопоставить водорослевым *Streptophyta* (*Algiformes*) как зародышевые растения — *Embryophyta*. Разнообразие высших растений по многим важным особенностям организации позволяет подразделить их на ряд групп (рис. 18).

Соответственно двум вариантам жизненного цикла все высшие растения давно подразделили на две неравные группы. Меньшая группа характеризует-

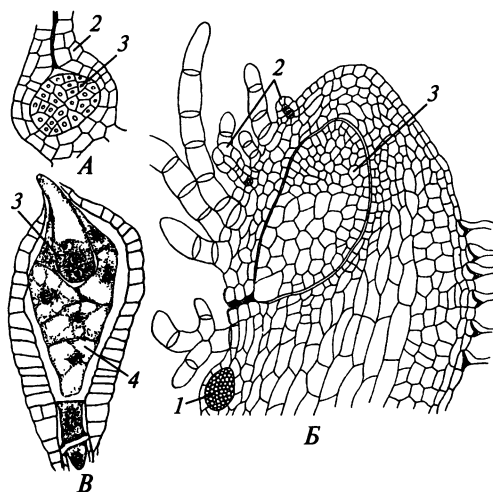
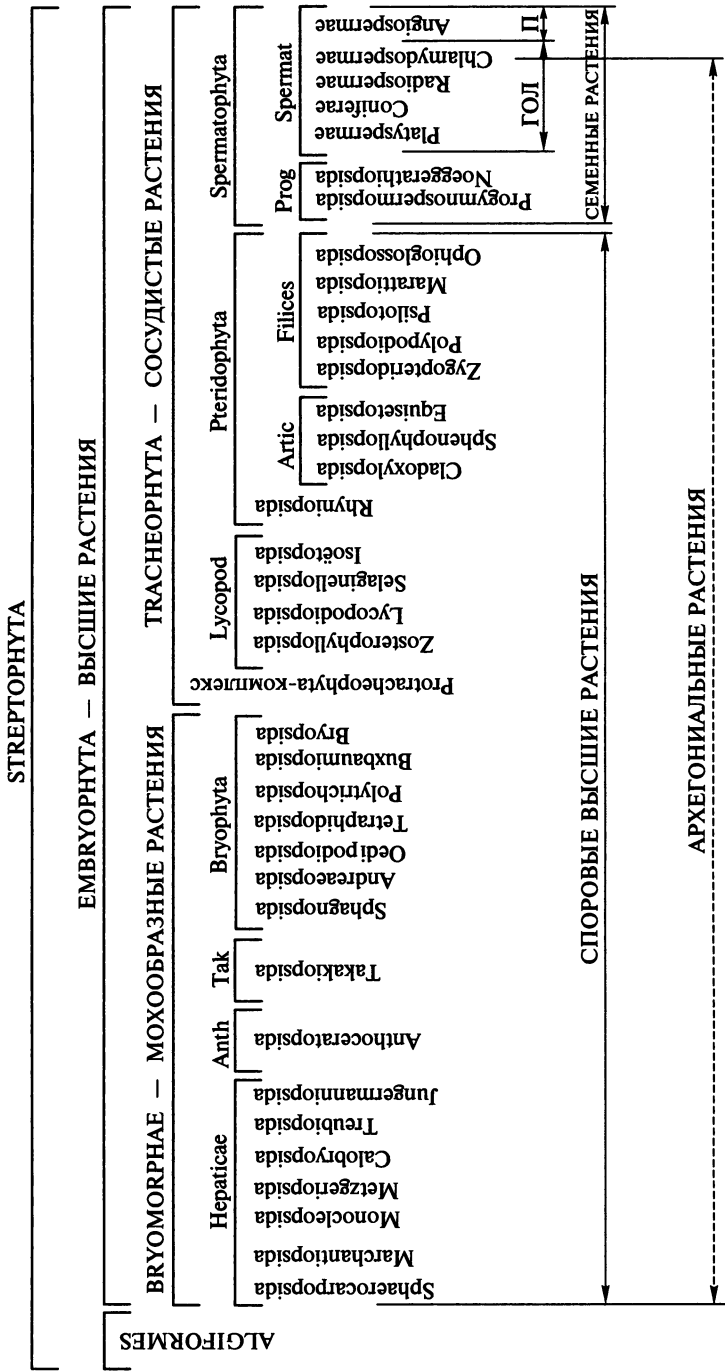


Рис. 17. Зародыши высших растений:

A — в архегонии у *Riccia bischoffii* из Bryomorphae; *B* — в ткани гаметофита у *Huperzia selago* из низших Tracheophyta; *B* — в эндосперме у *Ageratum mexicanum* из Angiospermae; 1 — антеридий; 2 — архегоний; 3 — зародыш спорофита; 4 — эндосперм



Artic — Articulatae Lycopod — Lycopodiophyta Spermat — Spermatophytina ГОЛ — голосеменные
 Anth — Anthocerotophyta Prog — Progymnospermae Tak — Takakiophyta П — покрытосеменные

Рис. 18. Основные группы высших растений

ся преобладанием гаметофита. Она включает ряд отделов, в совокупности составляющих моховидные растения — Bryophytae. Большую группу принято называть сосудистыми растениями — Tracheophyta. Низшие представители этой группы размножаются спорами, как и моховидные, вместе с которыми их обозначают как *споровые высшие растения*. Споровые высшие растения противопоставляют *семенным растениям* — Spermophyta, которые обладают семенами и рядом других особенностей, отличающих их от остальных высших растений. Среди низших сосудистых растений различают два отдела: Lycopodiophyta (плауновидные) и Pteridophyta (папоротниковидные). Семенные растения рассматривают как один отдел с тем же названием или разделяют на два отдела: Pinophyta (голосеменные и оболочкосеменные) и Magnoliophyta (покрытосеменные).

Ряд высших растений не удается расклассифицировать по трем причинам. Во-первых, у сохранившихся остатков многих ископаемых растений *не известны существенные признаки* и органы, по которым можно было бы определить их точную принадлежность к определенным таксонам. Вторая причина таксономической неопределенности — дивергентный характер эволюции, в силу которого чем древнее и примитивнее предковые формы сильно различающихся современных растений, тем более они сходны между собой. Например, форма, характер вскрывания и расположение спорангиев характеризуют современные отделы Lycopodiophyta и Pteridophyta, по-видимому, с конца силура развивающиеся независимо друг от друга. Однако у некоторых верхнесилурийских и нижнедевонских растений положение спорангиев и характер их вскрывания варьировали, вероятно, даже в пределах одного растения. Эти растения представляют собой так называемые синтетические типы и по существу *с равной степенью обоснованности могут быть включены в разные таксоны* одного ранга, что запрещено существующими правилами научной систематики растений. Если же эти растения и всех их вероятных потомков объединить в один таксон, то получится абсурдная система, в которой в одном роде (если не в виде!) будут находиться совершенно непохожие растения, которые уже многие десятилетия относили к разным таксонам высокого ранга. Наконец, третья причина неопределенного положения в системе некоторых ископаемых растений состоит в том, что *по сохранившимся структурным признакам нельзя установить их принадлежность к каким-либо таксонам* высших растений, а провести молекулярно-генетический анализ этих растений невозможно из-за полного разложения нуклеиновых кислот. Во всех трех случаях приходится признавать таксоны неопределенного положения в системе высших растений, так называемые *taxa incertae sedes* (i. s.).

SUPERDIVISIO BRYOMORPHAE — НАДОТДЕЛ МОХООБРАЗНЫЕ

2.1. ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ

К мохообразным относят растения, спорофит которых на всех этапах своего развития — от стадии зиготы до спорогенеза — живет, получая воду и растворенные в ней питательные вещества от гаметофита. Внешне он выглядит как образующий споры орган гаметофита, и его чаще называют не спорофитом, а *спорогонием*. Исходя из этого, говорят о том, что в жизненном цикле мохообразных гаметофит доминирует над спорофитом. Трофическая зависимость спорофита от гаметофита не представляет собой пример паразитизма или полупаразитизма. Отношения между половым и бесполом поколениями у мохообразных скорее напоминают отношения между материнским организмом и плодом у плацентарных млекопитающих. Симпласты спорофита и гаметофита между собой непосредственно не связаны, но разделены узкой полостью. Гаметофит обычно с помощью передаточных клеток поставляет в эту полость воду, минеральные соли и органические соединения, а спорогоний, поглощая из этой полости необходимые ему вещества, одновременно поставляет в нее и продукты своей жизнедеятельности, под воздействием которых разрастаются близлежащие к спорогонию ткани и органы гаметофита.

Развитие и строение гаметофита. Гаметофиты мохообразных бывают обоеполыми или раздельнополыми. Поскольку гетероспоровыми принято называть растения, чьи однополые гаметофиты возникают из образующихся в разных спорангиях мега- и микроспор, то мохообразные с их одинаковыми у каждого конкретного вида спорангиями относят к изоспоровым растениям. У некоторых мохообразных однополые гаметофиты вырастают из одинаковых или различных по величине спор, содержащих разные половые хромосомы. Но когда крупные и мелкие жизнеспособные споры возникают в спорангии в соотношении 1:1, говорят не о гетероспории, а об *анизоспории*. Иногда в коробочке наряду с крупными жизнеспособными спорами образуются мелкие нежизнеспособные споры; в таком случае говорят о *псевдоанизоспории*.

Споры мохообразных формируются чаще всего в тетраэдрических тетрадах, но лишь у немногих видов споры в зрелом состоянии сохраняют ту форму, которую они приобретают, находясь под специальной оболочкой спороциста в тесном контакте между собой. Гораздо чаще споры после распада тетрады округляются. Мохообразным свойственны *полярные* и *аполярные* споры. Полярные споры на проксимальной стороне могут обладать хорошо выраженной, обычно трехлучевой апертурой, и тогда их называют трилетными. В других случаях более тонкий экзоспорий проксимальной стороны по своей скульптуре слабо отличается от более толстого экзоспория дистальной

стороны, и тогда споры называют *каталептными*, или скрытополярными. При подсыхании каталептной споры спородерма на ее проксимальной стороне прогибается и шаровидная до этого спора становится шапочко- или лодочковидной, что ведет к уменьшению потери воды через испарение. У аполярных спор спородерма дистальной и проксимальной сторон устроена одинаково.

У большинства мохообразных споры мелкие, диаметром 5—50 мкм, но у некоторых видов они очень крупные, до 300 мкм в диаметре. Крупные споры могут продолжительное время пребывать в сухой почве в состоянии криптобиоза. По своей природе большинство мохообразных анемохоры, но их споры при случае могут переноситься также водой и животными. Лишь некоторые мхи, чьи споры приклеиваются к насекомым, являются облигатными энтомохорами.

Попав в благоприятные эдафические условия, споры на свету прорастают. Различают *экзо-* и *эндоспорическое прорастание*. В первом случае спора набухает, прикрытый эндоспорием протопласт через разрыв в экзоспории выпячивается наружу, делится, и далее гаметофит растет вне экзоспория, потребляя ресурсы внешней среды. Во втором случае спора, находясь еще в коробочке или уже попав во внешнюю среду, набухает, и гаметофит, используя находившиеся в споре питательные вещества, становится многоклеточным, не выходя на первых этапах своего развития за пределы экзоспория. Эндоспорическое прорастание часто присуще видам, обитающим на скалах или коре деревьев, т.е. на субстратах, не содержащих свободной воды.

Проросток гаметофита мохообразных называют *протонемой*, хотя он и не всегда имеет вид однорядной простой или ветвящейся нити. Нередко он представлен однослойным пластинчатым, многослойным пластинчатым, цилиндрическим или клубневидным талломом. Развивающийся на смену проростку с талломной организацией побег мхов, на котором в конце концов образуются гаметангии, называют *гаметофором*, но при характеристике побегов или зрелых талломов с гаметангиями других мохообразных данный термин обычно не используется.

Если учитывать расположение клеток, то гаметофит, представленный однорядной нитью, можно охарактеризовать как одномерный, представленный однослойной пластинкой — как двухмерный, а представленный многослойным талломом или побегом — как трехмерный. У растущего гаметофита мохообразных (за исключением некоторых побегов такакии) крайнее дистальное положение занимает одна меристематическая клетка. Эта самая молодая клетка может иметь разную форму. Располагающуюся на дистальном конце однорядной нити апикальную клетку обычно называют цилиндрической, хотя она может иметь форму не только кругового цилиндра с полусферической вершиной (рис. 19, А), но и полусферы. Эта клетка делится асимметрично. Из двух образовавшихся клеток дистальная, достигнув определенных размеров, делится, а проксимальная удлиняется. Позже у некоторых из «отделенных» апикальной клеткой производных, вышедших из зоны апикального доминирования, на свободной поверхности образуется вздутие, которое растет и, «отделившись» перегородкой от материнской клетки, становится апикальной цилиндрической клеткой боковой ветви. Таким образом, наиболее простому и, очевидно, примитивному по своей организации многоклеточному таллomu выс-

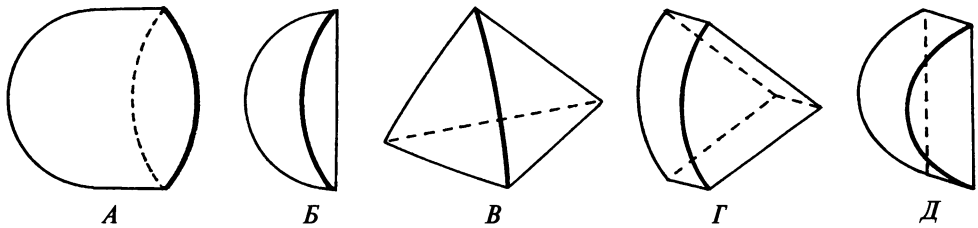


Рис. 19. Апикальные клетки мохообразных:

A — цилиндрическая; *B* — линзовидная; *B* — тетраэдрическая; *Г* — клиновидная; *Д* — призматическая (полудисковидная)

ших растений свойственны *латеральное ветвление* и *моноподальное нарастание* главной оси.

Самую молодую меристематическую клетку, располагающуюся на верхушке одно- или многослойного таллома или на верхушке побега, называют линзовидной, тетраэдрической, клиновидной или призматической (полудисковидной), хотя большинство этих терминов и не соответствует действительной стереометрии данной клетки (см. рис. 19, *B—Д*). Эту клетку традиционно рассматривают в качестве инициальной, или материнской, по отношению к соседним, которые называют *мерофитами* и считают производными инициальной клетки, будто бы отделяемыми ею при асимметричном делении по ее обращенным внутрь тела граням. В действительности граничащий с апикальной клеткой мерофит старше апикальной клетки или по меньшей мере ее ровесник. Мерофиты делятся, а спустя несколько делений большинство их «производных» дифференцируются в клетки постоянных тканей. У некоторых побегов *Takakia* апикальная меристема содержит несколько инициальных клеток.

Если у одномерного гаметофита с цилиндрической апикальной клеткой мерофиты разделятся продольно в одной или в двух взаимно-перпендикулярных плоскостях, то одномерный гаметофит станет двух- или трехмерным. Поскольку отделяемые линзовидной клеткой мерофиты могут делиться и в иной плоскости, чем апикальная клетка, гаметофит с линзовидной клеткой бывает не только двухмерным, но и трехмерным. Гаметофит с тетраэдрической или призматической апикальной клеткой всегда трехмерный.

Так как первое деление сфероидальной споры ведет к появлению у гаметофита цилиндрической клетки, этот тип апикальной клетки следует считать исходным, а все остальные — производными от него, возникающими либо непосредственно из цилиндрической клетки, либо из отделенных ею мерофитов, либо один от другого. Например, призматическая, или полудисковидная, клетка обычно возникает из клиновидной, когда при делении последней одна из перегородок начинает проходить не параллельно, а под углом к той грани, которая имеет очертания параллелограмма, в результате чего противоположная грань постепенно сходит на нет. Как и в случае с клиновидной апикальной клеткой, при наличии призматической апикальной клетки образуется трехмерное тело. При схождении на нет одной из граней тетраэдрической клетки из нее возникнет линзовидная клетка. У некоторых мохообразных талломы молодых гаметофитов обладают интеркалярной или краевой многокле-

точной меристемой. Вероятно, гаметофиту древнейших мохообразных на ранних этапах его онтогенеза была свойственна *поливариантность развития*, и лишь впоследствии произошла определенная *канализация онтогенеза*, в результате чего зрелые гаметофиты представителей большинства классов характеризуются обычно одним типом апикальной организации.

Морфология тетраэдрической клетки исключает ее деление пополам в продольном направлении и соответственно апикальное, или дихотомическое, ветвление растения, обладающего такой клеткой. У растений с апикальной клеткой остальных типов такая возможность не исключена. Тем не менее дихотомического ветвления одномерного таллома еще никто не наблюдал, а при изучении печеночников с линзовидной клеткой установлено, что присущие им вильчатые слоевища представляют собой результат псевдодихотомии и моноподиального нарастания. В этих случаях апикальная клетка боковой оси возникает из клеток, расположенных поблизости от продолжающей функционировать линзовидной клетки главной оси. В результате псевдодихотомии возникают и вильчатые слоевища печеночников, обладающих клиновидной клеткой. Клиновидная клетка главной оси просто перестает функционировать, а два практически супротивных друг другу мерофита дают начало двум апикальным клеткам боковых осей. При этом ось нарастает не моноподиально, а симподиально (ложнодихотомическое ветвление — см. т. 3, с. 13).

От формы апикальной клетки зависят не только тип ветвления и способ нарастания оси, но и форма отделяемых этой клеткой мерофитов. От особенностей же деления мерофитов и их производных в конечном счете зависит строение тела растения, в том числе и латеральных органов трехмерного гаметофита. Эти органы возникают как выросты, или *энации*, из образовавшихся при делении мерофитов поверхностных клеток и могут быть представлены булавовидными слизевыми волосками, фотосинтезирующими листьями или однослойными брюшными чешуйками, или *амфигастриями*. Волоски и листья нередко связаны между собой переходными по своей морфологии структурами, а у некоторых листостебельных печеночников листья бывают редуцированы до двухклеточных волосков. Это позволяет предположить, что листья мохообразных возникли в результате эволюционного преобразования присущих древнейшим мохообразным слизевых волосков. Такие листья называют *энационными*. Строго упорядоченное расположение брюшных чешуй у маршанциевых и присутствие у этих растений структур, переходных по своей морфологии между чешуями и слизевыми волосками, позволяет некоторым исследователям считать амфигастрии маршанциевых листьями, образовавшимися в процессе эволюции из слизевых волосков, защищающих апикальную клетку. Соответственно то, что у маршанциевых традиционно называют талломом, эти исследователи считают уплощенным побегом.

Гаметофиты мохообразных невелики по размерам, варьируя по длине от миллиметра до десяти сантиметров, реже более. У большинства мохообразных гаметофит прикрепляется к субстрату с помощью возникающих на эпидерме одно- или многоклеточных волосков — ризоидов. Талломы и побеги мохообразных, постепенно разрастаясь, образуют более или менее рыхлые подушки, коврики и иные формы роста, играющие важную роль в регуляции водного режима. Количество воды, испаряемой, например, с поверхности небольшой подушки, состоящей из плотно сомкнутых между собой побегов

мха, примерно равно количеству воды, испаряемой со свободной водной поверхности, равной по площади подушке, поверхность которой в сотни и тысячи раз меньше суммарной площади слагающих подушку многочисленных побегов. Уменьшению испарения способствуют и возвышающиеся над плотной поверхностью подушки волосовидные кончики листьев, благодаря которым увеличивается путь диффузии молекул водяного пара. В то же время, когда подушка насыщена водой, приподнятые над поверхностью водяной пленки волосовидные кончики позволяют растению получать диоксид углерода из атмосферы.

Слагающие гаметофит клетки обычно слабо специализированы. Для мохообразных в целом указывают около 20 морфофункциональных типов клеток, но у каждого отдельного вида узкоспециализированных клеток и тканей обычно немного. При небольших размерах тела механические нагрузки, которые оно испытывает, невелики, а для обводнения этого тела обычно достаточно движения воды по оболочкам, и лишь у немногих мохообразных имеются специализированные водопроводящие элементы, представленные у мхов *гидроидами*, в совокупности составляющими *гидром*. Для проведения ассимилятов большинству мохообразных хватает симпластических связей между слабоспециализированными живыми клетками, и лишь немногим мхам свойственны специализированные для транспорта органических веществ элементы — *лептоиды*, в совокупности составляющие *лептом*.

Кроме внутренней, или *интраорганный*, системы проведения воды по апопласту различают систему *эпиорганную*, т. е. располагающуюся на поверхности тела, и *интерорганную*, т. е. возникающую между органами растения.

Эпиорганная система чаще всего образуется из простых или разветвленных, сближенных своими основаниями сосочкообразных утолщений или выпячиваний клеточной стенки, называемых соответственно *папиллами* или *мапиллами*. Распространяющаяся по углублениям между папиллами и мамиллами вода быстро смачивает орган, а через возвышающиеся над поверхностью водяной пленки и покрытые воском (а потому не смачиваемые) верхушки папилл и мамилл диоксид углерода проникает в фотосинтезирующие клетки.

Интерорганная система проведения воды складывается из тесно прилегающих друг к другу, а также к таллому или стеблю ризоидов, амфигастрий, листьев и располагающихся между листьями зеленых однослойных и разветвленных выростов, или *парафиллов*. По мере насыщения водой положение частей этой системы относительно друг друга меняется таким образом, что фотосинтезирующие клетки сохраняют возможность получать из атмосферы CO_2 , а по мере подсыхания система заполняется воздухом, что препятствует быстрому обезвоживанию растения. Резкой границы между интра- и эпиорганной, а также между эпи- и интерорганной системами не существует.

Большинство мохообразных не способно получать воду из глубоких горизонтов почвы, а отсутствие у гаметофита совершенного устьичного аппарата из двух замыкающих клеток не позволяет растению поддерживать стабильный уровень обводненности, или гидратуры тела. В зависимости от способа поглощения и проведения воды и возможности поддерживать гидратуру тела различают *экто-, эндо- и миксогидридные* растения, но многие мохообразные обладают таким сочетанием признаков, что отнести их однозначно к той или иной группе невозможно.

У типичных *эктогидридных* растений, преобладающих среди мохообразных, вода быстро адсорбируется всей поверхностью тела, а в ее проведении и удержании активную роль играют все три системы капилляров — интра-, эпи- и интерорганная. Благодаря этому растения могут удержать относительно большое количество воды. Почти полностью утерев воду, они впадают в криптобиоз, а при обводнении быстро начинают фотосинтезировать. У *эндогидридных* растений значительная часть поверхности тела покрыта кутикулой. Они поглощают воду из субстрата ризоидами или получают ее из атмосферы, когда капельно-жидкая вода попадает в пазуху листа, где кутикулы практически нет. Поступившая в организм вода далее движется по апопласту. Эндогидридные растения удерживают относительно небольшое количество воды. Они медленнее, чем эктогидридные растения, высыхают и при наличии воды в субстрате способны в сухой атмосфере поддерживать положительный водный баланс, приближаясь в этом отношении к растениям с корнями. Но они более чувствительны к высушиванию, чем эктогидридные растения, и при значительной потере воды в их протопласте наступают необратимые изменения. К *миксогидридным* обычно относят растения, которые быстро впитывают воду всей поверхностью тела, но она передвигается не столько по эпи- и интерорганной системам капилляров, сколько по интраорганной системе.

Для мохообразных характерно невысокое содержание хлорофилла *a* по сравнению с количеством хлорофилла *b*, что свойственно и другим теневыносливым растениям с низкой продуктивностью. Большую роль в жизни мохообразных играют каротиноиды. Благодаря высокому содержанию этих пигментов мхи могут расти в пещерах, под пологом дождевого тропического леса и даже в озерах с кристально чистой водой на глубине до 120 м, куда попадает менее 1 % достигающего водной поверхности света.

Вегетативное размножение у мохообразных осуществляется при партикуляции талломов и побегов и с помощью разнообразных специализированных органов, которые в состоянии криптобиоза могут сохранять жизнеспособность в сухой почве в течение нескольких десятков лет, а в многолетнемерзлых грунтах — в течение нескольких тысяч лет. У мохообразных сильнее, чем у других высших растений, выражена способность к дедифференциации клеток и к регенерации организма из отдельной клетки. Образующиеся при регенерации гаметофита или спорогония нитевидные талломы обычно называют вторичной протонемой, что с учетом этимологии слова «протонема» (*protos* — первый, *nema* — нить) нельзя не признать лексическим нонсенсом.

У большинства мохообразных гаметангии возвышаются над близлежащими клетками эпидермы и обычно прикрыты выростами таллома или листьями, которые, как и располагающиеся рядом с гаметангиями многоклеточные трихомы, или *парафизы*, не только защищают гаметангии от неблагоприятных воздействий внешней среды, но и образуют способствующую оплодотворению систему капилляров. У антоцеротовых гаметангии погружены в ткань таллома. По давней традиции собрания гаметангиев бриологи называют соцветиями, цветками, андроцеями либо гинецеями. Около половины видов мохообразных — растения раздельнополые. Заложение половых органов, как и у других высших растений, зависит от многих факторов, в том числе и от длины светового дня. По отношению к свету среди мохообразных есть растения как

короткого, так и длинного дня или индифферентные к продолжительности светового периода суток.

Сидящие на ножке шаровидные или эллипсоидальные антеридии имеют однослойную стенку и содержат многочисленные сперматоциты, или сперматидии, из протопласта которых в конечном счете формируется двужгутиковый сперматозоид. К спинной стороне сперматозоида прилегает многослойная структура — своеобразный «становой хребет» гаметы (рис. 20). Базальные тела жгутиков располагаются на переднем конце этой структуры, вместе с которой они составляют *блефаропласт*. В систематике мохообразных используют различные ультраструктурные особенности строения блефаропласта, в том числе такие признаки, как расположение базальных тел, число слоев в многослойной структуре и очертание ее переднего конца, число микротрубочек в основной пластинке этой структуры, наличие или отсутствие на переднем конце пластинки апертуры того или иного типа; адаптивная роль этих признаков еще не установлена. Архегоний мохообразных, за исключением архегония антоцеротовых, имеет вид сидящей на ножке колбочки. Для систематики мохообразных важные признаки — характер ножки, толщина стенки брюшка, число рядов клеток, слагающих стенку шейки, и число шейковых канальцевых клеток. У антоцеротовых обычно все клетки яйцевого ряда, т. е. яйцеклетка, брюшная и шейковые канальцевые клетки погружены в ткань слоевища.

При попадании воды на созревший антеридий клетки его стенки, содержащие слизь, набухают, антеридий вскрывается и его содержимое поступает в воду. У некоторых мхов отмечена пульсация антеридия после его вскрывания. Когда падающие на чашевидное собрание антеридиев капли дождя разбрызгиваются, вместе с брызгами разлетается в стороны и содержимое вскрывшихся антеридиев. Это явление получило название «*эффект чаши*». Попавшие на границу раздела двух сред — воды и воздуха — сперматоциты либо высвобож-

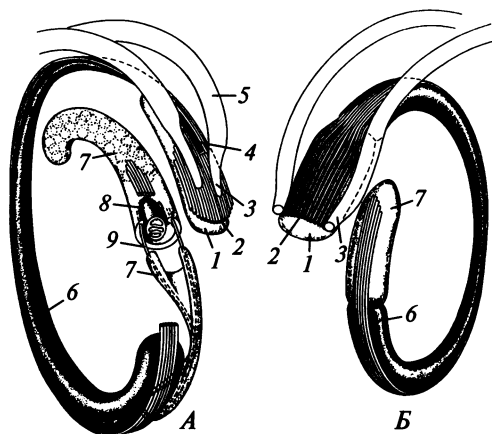


Рис. 20. Сперматозоиды мохообразных:

А — *Marchantia polymorpha*; *Б* — *Phaëoceros laevis*; 1 — передняя митохондрия; 2 — микротрубочки основной пластинки; 3 — базальное тело; 4 — апертура; 5 — жгутик; 6 — ядро; 7 — пластида; 8 — задняя митохондрия; 9 — фибриллярный чехол. Сперматозоиды изображены без плазмалеммы на стадии, предшествующей их выходу из материнской клетки

дившиеся из них сперматозоиды из-за особых физико-химических свойств образующихся в антеридии веществ быстро «растаскиваются» по поверхности воды силами поверхностного натяжения. Сперматозоид, обладая хемотаксисом, за несколько часов может самостоятельно проплыть расстояние не более 1 см, но благодаря «эффекту чаши» и «растаскиванию» по поверхности воды он может оплодотворить яйцеклетку в архегонии, находящемся на расстоянии нескольких сантиметров и даже до 1,5 м от антеридия.

При созревании архегония его канальцевые клетки ослизняются, шейка на верхушке раскрывается и содержащиеся в слизи вещества поступают в воду, окружающую архегонии и заполняющую во время дождя или обильной росы капиллярные промежутки между разнообразными прикрывающими архегонии защитными структурами. Оказавшиеся поблизости и обладающие хемотаксисом сперматозоиды проникают в архегоний, и один из них оплодотворяет яйцеклетку. Зависимость процесса оплодотворения от капельно-жидкой воды, по-видимому, явилась основной причиной того, что мохообразные, возникшие на Земле миллионы лет назад, так и не смогли высоко «поднять голову» над ее поверхностью и остались растениями низкорослыми.

Развитие и строение спорофита. По мере роста спорогония клетки его базальной части у большинства мохообразных дифференцируются в стопу, или *гаусторию*, из клеток апикальной части формируется *спорангий*, традиционно называемый *коробочкой*, а из клеток, расположенных между стопой и коробочкой, — *ножка*. Таким образом, коробочка на ножке — не что иное, как *телом*. У некоторых мохообразных спорогоний состоит только из стопы и коробочки или из одной лишь коробочки. С помощью стопы, обычно благодаря располагающимся по ее периферии передаточным клеткам или ризоидоподобным выростам, спорогоний не только прикрепляется к гаметофиту, но и получает от него необходимые для своего роста и развития вещества. Содержащиеся в коробочке, а нередко и в ножке хлоропласты позволяют спорогонии и самому вырабатывать некоторое количество углеводов. На поперечном срезе молодой коробочки различают располагающиеся в центре клетки *эндотеция*, окруженные клетками *амфитеция*. Для понимания эволюции спорогония и родственных связей мохообразных важно знать, какая из этих двух зон впоследствии даст начало археспорию, а какая — стерильным частям коробочки. В коробочке образуются мейоспоры, а у большинства печеночников и антоцеротовых — и особые стерильные клетки, способствующие питанию и рассеиванию спор.

В защите развивающегося из зиготы спорогония большую роль играют разрастающиеся после возникновения зародыша части гаметофита, прежде всего архегоний, брюшко которого разрастается в структуру, называемую *эпигонием*. Оказывая давление на развивающийся спорогоний, эпигоний влияет и на морфогенез последнего. Эпигоний может оставаться целым вплоть до момента созревания коробочки спорогония, как, например у печеночников, либо он рвется поперек на ранних этапах развития спорогония, и в таком случае верхушку спорогония прикрывает лишь верхняя часть эпигония, а нижняя его часть остается в виде *влагалища* при основании спорогония, как, например, у бриевых мхов. В отечественной литературе и целый эпигоний, и его оторвавшуюся верхнюю часть обычно называют колпачком, хотя в первом случае следует говорить не о колпачке, а о чехлике.

Наибольшее разнообразие мохообразных наблюдается в дождевых тропических лесах, где многие виды являются эпифитами, в том числе эпифиллами, но доминирующее положение в растительном покрове мохообразные, как правило, занимают в тех районах, где при высокой влажности внешней среды продолжительность вегетационного периода и температурный режим неблагоприятны для гомойогидридных сосудистых растений. Такими районами являются, например, лежащие «на пределе жизни» полярные области и высокогорья. На болотах атмосферного питания умеренной зоны Северного полушария доминанты растительного покрова — сфагновые мхи. Малые размеры позволяют мохообразным и в сложных растительных сообществах находить благоприятные для себя экологические ниши. Поэтому в распределении мохообразных на суше бóльшую роль, чем для других высших растений, играют условия микроклимата конкретного местообитания, а не те показатели климата, которыми обычно характеризуют ту или иную область и которые получают стандартными для метеонаблюдений методами.

Подобно многим сосудистым растениям, мохообразные вступают в *симбиотические отношения* с другими организмами. Симбиоз с цианеями свойствен некоторым антоцеротовым и печеночникам, при этом цианеи поселяются в особых вместилищах тела гаметофита. Симбиоз с грибами присущ некоторым печеночникам, один из видов которых полностью перешел к микотрофии. Невысокое содержание в клетках мохообразных сахаров, белков и жиров, очевидно, служит причиной того, что животные редко целенаправленно поедают эти растения, и в пищевые цепи высокого уровня мохообразные обычно включаются опосредованно, после разрушения их тел грибами.

Мохообразные — наиболее примитивная группа высших растений. Полагают, что они существовали на Земле уже в среднем ордовике, поскольку найденные в отложениях этого времени тетрады спор *Tetrahedralétes* имеют признаки спор современных печеночников. В эволюции мохообразных, обладающих довольно простой организацией, ярче, чем в эволюции более сложно организованных групп, проявляются последствия прогенеза — созревания организма, а чаще его отдельных частей на все более ранних, чем у предковой формы, стадиях развития. Это обусловлено тем, что мохообразные изначально формировались как г-стратеги.

Около 16—20 тыс. видов современных мохообразных объединяют в несколько крупных групп, численность, таксономический ранг и положение которых в современных системах высших растений варьируют.

2.2. DIVISIO HEPÁTICAE, MARCHANTIOPHYTA — ОТДЕЛ ПЕЧЕНОЧНИКИ

Отдел насчитывает от 6 до 8 тыс. видов и примерно 350 родов и 70 семейств современных печеночников. Свое название группа получила из-за сходства очертаний гаметофита одного из ее представителей (*Conocéphalum cónicum*) с печенью, в связи с чем в средние века это растение использовали при заболеваниях этого органа.

Развитие и строение гаметофита. Развивающийся при экзоспорическом прорастании гаметофит печеночников первоначально может быть представлен более или менее длинной нитью, которая постепенно переходит в однослойный, а затем в многослойный таллом. Но проросток, или протонема, при экзоспорическом прорастании может приобретать двухмерное, а затем трехмерное строение гораздо быстрее — спустя всего несколько делений после начала прорастания, как это обычно наблюдается при эндоспорическом прорастании. Зрелый гаметофит представлен талломом или побегом.

Печеночникам свойственны все типы организации апикальной клетки, отмеченные у мохообразных, при этом зрелые гаметофиты представителей того или иного класса, за исключением мецгериевых, обычно обладают клеткой одного типа. С одной стороны, это свидетельствует об определенной канализации онтогенеза в ходе эволюции печеночников, а с другой — может указывать либо на примитивность мецгериевых, либо, скорее всего, на немонофилетичность данной группы.

Таллом зрелого гаметофита имеет вид простой или вильчато разветвленной пластинки; у некоторых мецгериевых он дифференцирован на стеблевидную и листовидные части. Спинная сторона таллома гладкая или на ней располагаются волоски и чешуйки, от брюшной стороны отходят ризоиды. У многих маршанциевых имеются также однослойные брюшные чешуйки, или *амфигастрии*. Ризоиды бывают двух типов — гладкостенные и язычковые, или бугорчатые. Гладкостенный ризоид чаще всего представляет собой живую длинную, иногда разветвленную на конце клетку. С помощью этих ризоидов растение прикрепляется к субстрату и получает из него воду с минеральными солями. Гладкостенные ризоиды часто называют также простыми. Язычковый ризоид — мертвая, обычно узкопросветная клетка, на внутренней поверхности стенки которой есть выросты, часто похожие на язычки или образующие ребра, идущие по спирали. Язычковые ризоиды собраны в прижатые амфигастриями к поверхности таллома тяжи и формируют систему капилляров. Изредка у маршанциевых встречаются живые широкопросветные ризоиды с локальными утолщениями на внутренней поверхности стенки и мертвые узкопросветные ризоиды с равномерно утолщенной стенкой. Таллом зрелого гаметофита может состоять из более или менее однородной основной паренхимы или он дифференцирован на хлорофиллоносную и основную ткани. У некоторых печеночников есть специализированные водопроводящие элементы.

Побеги печеночников прикрепляются к субстрату с помощью гладкостенных ризоидов. У некоторых юнгерманниевых эти ризоиды многоклеточные, однорядные или многорядные и иногда ветвящиеся на верхушке, с косыми или поперечными перегородками между клетками. Побеги обычно обладают тонкими (менее 1 мм в диаметре) стеблями и сидячими, располагающимися в три, реже в два ряда листьями. Если побег плагиотропный, то у него различают спинные и брюшные листья. Когда более или менее плоские листья прикреплены к стеблю наискось, то различают *сбегающие* и *набегающие* листья. У первых передний край листа находится ниже, а если листья сближены, то заходит под задний край листа, расположенного выше по стеблю. У набегающих листьев передний край нависает над задним краем сидящего выше по стеблю листа.

Стебель чаще всего состоит из более или менее однородных клеток, реже в нем дифференцируется гиалодермис либо тяж из гидроидов. Развивающиеся

из одной или двух поверхностных клеток разнообразны по очертаниям простые или в разной степени расчлененные однослойные или частично многослойные мелкие листья у большинства видов не имеют жилки и состоят обычно из изодиаметрических клеток. При рассмотрении с поверхности клеточная сеть листа на поперечном срезе часто выглядит как уголкообразная колленхима.

Большинству печеночников свойственны *масляные тела*, представляющие собой ограниченные мембраной вместилища терпеноидов, включенных в углеводный матрикс. Морфология, число, цвет и характер расположения тел — важные систематические признаки. В обычной хлорофиллоносной клетке может содержаться от одного до сотни масляных тел либо одно или несколько тел возникают лишь в специализированных идиобластах. Предполагают, что образующиеся в масляных телах терпеноиды защищают печеночники от поедания беспозвоночными животными.

Специализированные органы вегетативного размножения представлены у печеночников столонами, выводковыми веточками и листьями, клубеньками, эндогенными и экзогенными выводковыми телами, которые обычно называют выводковыми почками, если они состоят из 1 — 4 клеток.

Гаметангии печеночников экзогенные, возникающие из одной поверхностной клетки таллома или стебля. В зависимости от ориентации перегородок в ходе морфогенеза различают три типа развития гаметангиев (рис. 21, 22).

При формировании *антеридия по типу Marchantia* несколько верхних клеток однорядной нити, возникшей из инициальной клетки гаметангия, делятся продольно. Каждая из образовавшихся пар клеток также делится продольно, но в плоскости, перпендикулярной к плоскости предыдущего деления. Затем в срединных ярусах из четырех клеток в результате деления каждой из них периклиналильными, или тангенциальными, перегородками возникают располагающиеся в центре четыре первичные сперматогенные, или андрогинные, клетки. При развитии *ан-*

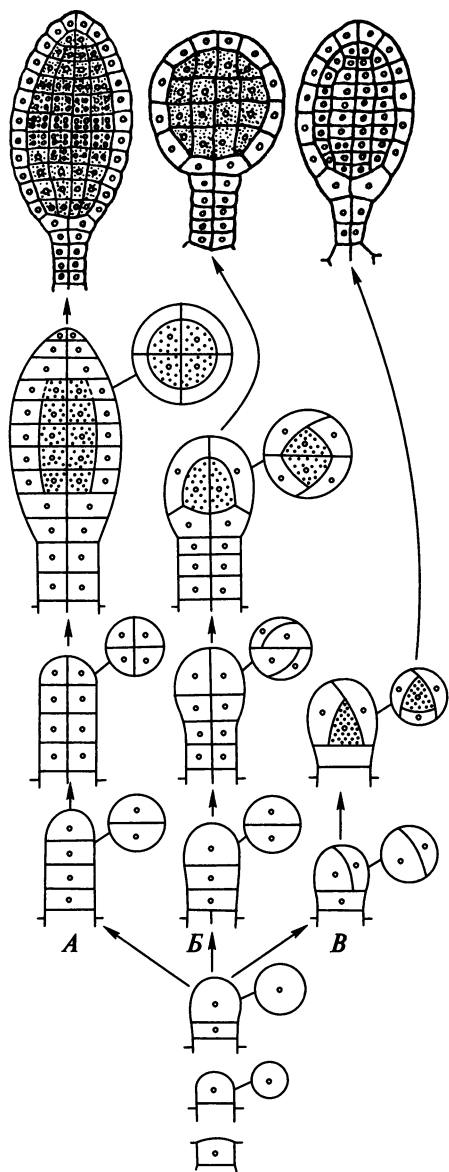


Рис. 21. Развитие антеридия печеночников, схема:

A — по типу *Marchantia*; *B* — по типу *Jungermannia*; *B* — по типу *Nuplomitrium*

теридия по типу Jungertmannia первичные сперматогенные клетки появляются в результате образования в каждой из двух верхних клеток нити трех эксцентричных перегородок. При формировании *антеридия по типу Nuplomitrium* первичная сперматогенная клетка возникает из верхушечной клетки нити в результате образования трех эксцентричных перегородок. Зрелые антеридии у разных родов могут различаться величиной и формой тела, а также длиной и диаметром ножки.

При развитии *археогония по типу Marchantia* или *Jungertmannia* инициальная клетка гаметангия (поверхностная клетка гаметофита) делится периклинально. Из внешней выступающей над поверхностью гаметофита клетки после образования трех продольных эксцентричных перегородок возникает осевая клетка, которая, поделившись периклинально, дает начало первичной клетке яйцевого ряда, из которой затем появятся яйцеклетка, брюшная и шейковые канальцевые клетки. При формировании *археогония по типу Nuplomitrium* первичная клетка яйцевого ряда, как и сперматогенная клетка в антеридии, появляется после образования трех эксцентричных перегородок в клетке, выступающей над поверхностью гаметофита. Зрелые археогонии разных родов могут различаться числом шейковых канальцевых клеток, числом вертикальных рядов клеток стенки шейки и толщиной стенки брюшка.

Идентичность начальных этапов морфогенеза антеридия и археогония, развивающихся по типу *Nuplomitrium*, наряду с существованием уродливых обоеполых гаметангиев у печеночников свидетельствует о гомологии мужских и женских гаметангиев, но вряд ли бесспорно доказывает примитивность развития гаметангиев по типу *Nuplomitrium*. Не исключено, что уменьшение числа клеточных делений, приводящих к возникновению первичной сперматогенной клетки или клетки яйцевого ряда, в ряду *Marchantia* → *Jungertmannia* → *Nuplomitrium* — следствие прогенеза.

В сперматозоиде печеночников одно из базальных тел располагается впереди другого, основная пластинка многослойной структуры у изученных к настоящему времени видов насчитывает в ширину 14—104 микротрубочки и имеет на переднем конце открытую или закрытую апертуру.

Число шейковых канальцевых клеток в археогонии печеночников варьирует от 2 до 40. Эволюция этого тесно связанного с экологией растения признака вероятно шла параллельно эволюции блефаропласта сперматозоида.

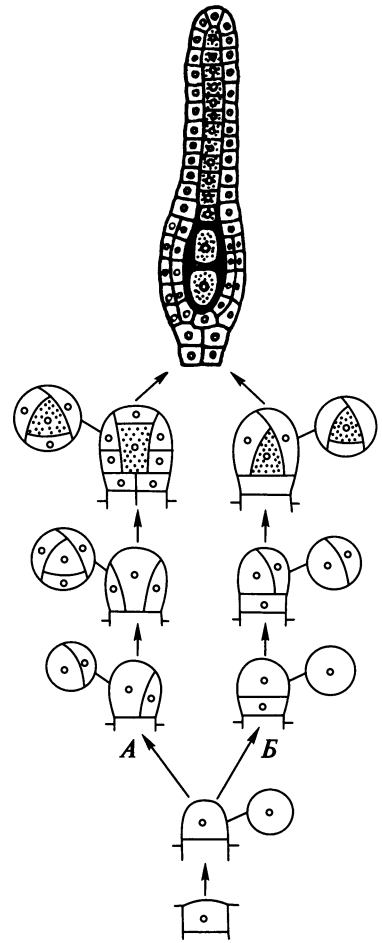


Рис. 22. Развитие археогония печеночников, схема:

А — по типу *Marchantia* и *Jungertmannia*; Б — по типу *Nuplomitrium*

У талломных печеночников одиночные гаметангии или группы гаметангиев располагаются более или менее открыто на поверхности тела под прикрытием различных структур или они погружены в сообщающиеся с внешней средой вместилища. У побеговых печеночников антеридии находятся в пазухах листьев, а архегонии — на верхушке стебля в окружении листьев либо сбоку на стебле вне связи с листьями.

Развитие и строение спорофита. Печеночникам свойственны два основных типа развития зародыша: *клеточный* (целлюлярный) и *ядерный* (нуклеарный). В первом случае зародыш изначально состоит из клеток, так как зигота делится поперек оси архегония на две клетки — гипо- и эпибазальную. Во втором случае цитокинезы начинаются после того, как из диплоидного ядра зиготы после нескольких митозов образуется многоядерный ценоцит. Зародыш большинства печеночников развивается по первому типу, в пределах которого можно выделить несколько модификаций (рис. 23).

При *ярусном* типе развития гипо- и эпибазальная клетки делятся поперек оси архегония и самого зародыша и образуется четырехклеточная нить, каждый из ярусов которой делится затем поперечными и продольными перегородками. У большинства печеночников из верхней части возникшего при этом цилиндрического зародыша впоследствии развивается коробочка, а из нижней — стопа и ножка спорогония.

При *квадрантном* типе развития гипо- и эпибазальная клетки делятся вдоль оси зародыша, образуя квадрант, состоящий из двух двухклеточных ярусов клеток. Два последующих продольных деления разбивают каждый из ярусов на четыре клетки. У большинства печеночников из нижней половины возникшего при этом шаровидного зародыша впоследствии развивается стопа и ножка спорогония, а из верхней — коробочка. Как и при ярусном типе развития, на поперечном срезе молодой коробочки можно выделить клетки эндо- и амфитеция, и в обоих случаях из производных эндотеция и частично из производных амфитеция впоследствии возникают клетки спорогонного комплекса, а из наружного слоя производных амфитеция — однослойная стенка коробочки.

У Ricciaceae и Ochromitaceae (порядок Ricciales — риччиевые) зародыш первоначально развивается по ярусному или по квадрантному типу, а затем все производные не только эпи-, но и гипобазальной клеток идут на образование

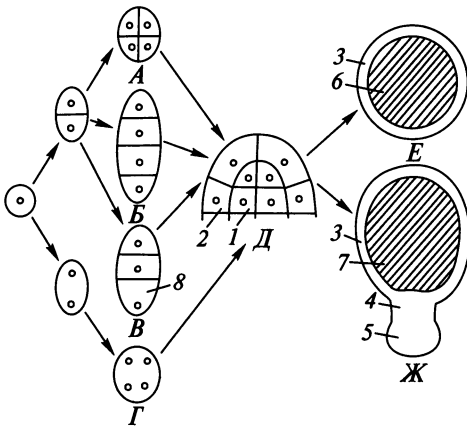


Рис. 23. Развитие зародыша печеночников, схема:

А — квадрантный тип; Б — ярусный тип; В — ярусный тип с клеткой-гаусторией; Г — ядерный тип; Д — верхушка зародыша на стадии формирования эндотеция и амфитеция; Е — незрелый спорогоний риччиевых; Ж — незрелый спорогоний остальных печеночников; 1 — эндотеций; 2 — амфитеций; 3 — стенка коробочки; 4 — ножка; 5 — стопа; 6 — археспорий; 7 — спорогонный комплекс; 8 — клетка-гаустория

спорогония, состоящего из одной лишь коробочки, археспорий которой возникает из эндотеция.

У некоторых печеночников из гипобазальной клетки ярусного зародыша развивается внедряющаяся в гаметофит клетка-гаустория, которая иногда делится поперек и у зрелого спорогония обычно неразличима. Из эпибазальной клетки возникают стопа, ножка и коробочка, спорогенная ткань в которой образуется только из производных клеток эндотеция.

Ядерный тип развития зародыша отмечен пока лишь у *Monocléa*. Зародыш *M. forstéri* представлен ценоцитом с многочисленными (до 26) ядрами, а затем становится многоклеточным. Из верхней части многоклеточного зародыша впоследствии формируется коробочка, а из нижней — стопа и ножка спорогония.

Когда начинает развиваться зародыш, разрастается не только брюшко архегония, но и находящиеся поблизости ткани таллома или побега, в результате чего возникают дополнительные к уже имевшимся при архегониях защитные структуры, особенности строения которых играют в систематике печеночников не меньшую роль, чем особенности строения фруктификаций у семенных растений.

На ранних стадиях развития спорогоний питается исключительно гетеротрофно, но позже клетки коробочки, а иногда и ножки (если она есть) зеленеют, однако образующихся при их фотосинтезе углеводов недостаточно для нормального роста и развития спорогония.

У большинства печеночников в коробочке дифференцируются не только археспориальные клетки, но и комплекс клеток, называемый спорогенным. Из клеток этого комплекса одновременно образуются и спорозиты, и материнские клетки стерильных клеток, обычно представленных *элатерами*. При этом число спор, приходящихся на одну элатеру или стерильную клетку, у разных печеночников варьирует. У риччиевых спорогенного комплекса нет и в коробочке дифференцируются только археспориальные клетки.

У одних печеночников спорозиты перед мейозом становятся сфероидальными, у других — четырехлопастными. Число образующихся в коробочке спор зависит не только от величины коробочки, но и от величины спор. При диаметре спор 100—150 мкм в коробочке их может быть всего несколько десятков, а при диаметре 10—15 мкм — до 5 млн.

Участвуя в проведении питательных веществ, элатероциты, созревая, у большинства печеночников постепенно удлиняются, и на внутренней стороне их оболочки возникают спиральные утолщения, содержащие лигнаны — устойчивые к ацетолу полифенолы, которые у мохообразных, как и лигнин в клетках сосудистых растений, играют роль антиоксидантов, фунгицидов и бактерицидов. После формирования утолщений протопласт отмирает, и клетка, которую теперь уже называют *элатерой*, заполняется водой. У печеночников встречаются относительно широкие и короткие и длинные и узкие, или бичевидные, элатеры, достигающие 800 мкм в длину при диаметре 10—30 мкм. При испарении воды элатера, скручиваясь вокруг своей оси, укорачивается до тех пор, пока водяной столб в ней в результате кавитации не разорвется, после чего элатера, раскручиваясь, быстро восстанавливает прежнюю форму. Движения многих свободных или прикрепленных одним из своих концов к стенке коробочки элатер приводят к разрыхлению споровой массы и к разбрасыванию спор.

Рассеиванию спор способствует и образование на дне или у верхушки коробочки некоторых печеночников *элатерофора* — участка стерильной ткани, с которым одним из своих концов соединены элатеры. У некоторых печеночников элатер нет, но в коробочке образуются слегка вытянутые стерильные клетки, а у риччиевых, как отмечено ранее, в коробочке возникают одни лишь споры.

Согласно антитетической, или интеркаляционной, теории происхождения высших растений, предки мохообразных обладали скорее всего спорофитом, все клетки археспория которого по мере развития спорогония делились, росли, проводили питательные вещества и переходили к спорообразованию. Представляется вероятным, что по мере совершенствования обмена веществ, роста продуктивности гаметофита и совершенствования механизмов питания спорогония у некоторых изначально мультифункциональных клеток археспория функция спорообразования стала затухать, и они «переключились» на питание потенциальных спорозитов, будущих спор и на разрыхление возросшей в объеме массы спор. Таким образом, «чистый» археспорий преобразовался в спорогенный комплекс. Дальнейшая интенсификация транспорта питательных веществ от гаметофита к спорогонии и увеличение фотосинтезирующей поверхности спорогония повлекли за собой удлинение соединенных с источниками питания стерильных клеток по градиенту концентрации питательных веществ, а образование устойчивого к ацетолу внутреннего слоя оболочки этих клеток привело к тому, что они приобрели возможность после отмирания протопласта разрыхлять и рассеивать споровую массу.

Присутствие слегка удлиненных стерильных клеток без устойчивого к ацетолу слоя оболочки или полное их отсутствие в коробочке некоторых современных печеночников нередко приводят как *пример атавизма*, сохранения признака предковых форм у потомков. Но более вероятно, что в этих случаях произошла редукция или абортирование существовавших у предков элатер. Редукция скорее всего была сопряжена с переходом растений от активного разбрасывания многочисленных мелких спор к пассивному высвобождению из коробочки все более и более крупных спор при разрушении ее стенки. Полное же исчезновение у риччиевых стерильных клеток стало следствием того, что погруженный в гаметофит шаровидный спорогоний стал адсорбировать питательные вещества всей поверхностью.

Спорогоний печеночников созревает защищенным от непосредственного воздействия внешней среды тканями гаметофита. В одно-десятислойной стенке коробочки спорогония устьиц нет. Оболочка большинства клеток стенки утолщается неравномерно. Утолщенные и содержащие лигнаны участки имеют вид колец, полуколец, стержней и пр. После отмирания протопласта полость клеток заполняется водой. Ножка созревшего спорогония по толщине варьирует от четырех до большего числа клеток. Она сравнительно короткая, но в последний момент у большинства печеночников быстро удлиняется, в результате чего эпигоний, или чехлик, разрывается, а коробочка выносятся за пределы прикрывавших спорогоний различных структур. Таким образом, спорогоний печеночников практически все время пребывает под защитой гаметофита, не испытывая прямого воздействия факторов внешней среды.

Когда коробочка оказывается на воздухе, теряющие воду мертвые клетки сжимаются и ее стенка в определенных местах разрывается. У большинства печеночников коробочка вскрывается четырьмя створками, но щелей вскры-

вания может быть и меньше (до одной), и больше (до 13). У коробочки некоторых видов отделяется крышечкоподобная часть. Стенка коробочки также может распадаться на кусочки неправильных очертаний. У погруженного в таллом спорогония риччиевых, состоящего из одной лишь коробочки, ее стенка резорбируется, созревшие споры оказываются внутри эпигония, который при отмирании гаметофита гнивает.

Древнейшие печеночники, по-видимому, не были приспособлены к распространению спор с помощью лишь одного агента. У них были средние по размеру споры, которые, сохраняя жизнеспособность в течение длительного времени, могли распространяться вместе с частицами грунта как с помощью ветра, сила которого у поверхности еще не покрытой густой растительностью земли была достаточно велика, так и потоками воды, размывающими не закрепленную еще корнями сосудистых растений почву. К распространению сильным ветром и потоками воды приспособлены и крупные споры некоторых современных печеночников. Мелкие споры большинства современных видов рассеиваются воздушными потоками, попав в которые, они могут быть занесены даже в стратосферу и унесены за тысячи километров от спороносящего растения, но дальний занос одиночных спор, как правило, не приводит к расселению вида. При случае и крупные, и мелкие споры могут распространяться и с помощью животных, прилипая к их телу или попадая в пищеварительный тракт.

Печеночники встречаются от тропиков до арктических пустынь. Во влажных лесах, особенно в дождевых и горных тропических, многие виды являются эпифитами, в том числе и эпифиллами. В высоких безлесных широтах печеночники часто «прячутся» в дерновинки мхов, а в местах с поздно стаивающим снегом и на мелкоземке среди камней эти пойкилогидридные организмы — нередко единственные представители высших растений.

За миллионы лет с момента их появления на Земле в раннем палеозое печеночники диверсифицировались и до настоящего времени дошли в виде нескольких основных ветвей, рассматриваемых в данной книге в качестве классов. Об их древности свидетельствуют не только ископаемые находки и морфологические признаки, но и ареалы, а также олиготипность и даже монотипность многих составляющих эти классы семейств и родов.

2.2.1. Classis Sphaerocarposida — класс сферокарповые

Класс составляют семейство Sphaerocarpaceae с двумя родами (*Sphaerocarpos* примерно с 10 видами и *Geothallus* с одним видом) и монотипное семейство Riellaceae примерно с 20 видами. Представители первого семейства — наземные, второго — водные растения.

Развитие и строение гаметофита у Sphaerocarpaceae. У *Sphaerocarpos* (рис. 24) при прорастании споры образуется короткая однорядная нить, на верхушке которой возникают ярусы из четырех клеток. Спустя некоторое время клетки верхнего яруса образуют вогнутый диск (см. рис. 24, Г), по краю которого появляется клиновидная апикальная клетка, дающая начало короткому (менее 1 см) плагиотропному простому или ветвистому побегу (см. рис. 24, А, Б, В). На нижней стороне стебля располагаются одноклеточные гладкостенные ризоиды и однорядные двухклеточные слизевые волоски, более многочислен-

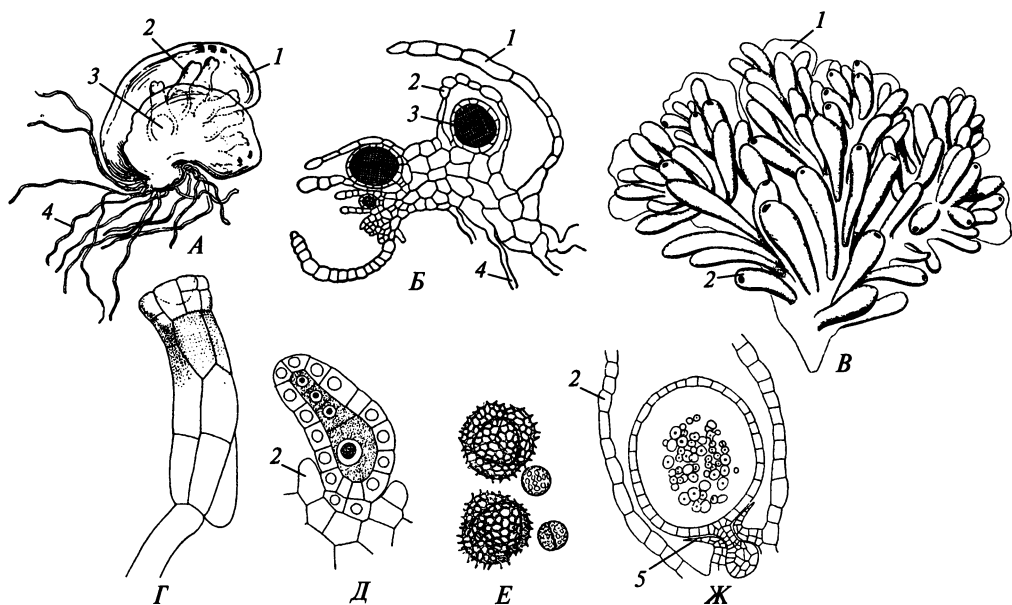


Рис. 24. *Sphaerocarpos*:

A, Б — внешний вид (*A*) и продольный медианный срез (*Б*) мужского растения *S. texanus*; *В—Ж* — внешний вид женского растения (*В*), проросток (*Г*), архегоний (*Д*), тетрады спор и питающие клетки (*Е*) и продольный срез спорогония (*Ж*) *S. michelii*; 1 — лист; 2 — перихеций; 3 — антеридий; 4 — ризоид; 5 — основание чехлика

ные близ апекса. Немногочисленные располагающиеся двухрядно сбегаящие листья сближены друг с другом. Они многослойны в основании и однослойны на остальном протяжении.

У *Geothallus* (рис. 25) на верхушке проростка образуется не диск, а одна или несколько однослойных прямостоячих лопастей (рис. 25, *Д*). При основании одной из них появляется клиновидная апикальная клетка, дающая начало побегу (см. рис. 25, *A, Б*) со сбегаящими, обычно сливающимися своими основаниями листьями, верхушка которых при образовании на листе пластинчатого выроста приобретает вид кармашка (см. рис. 25, *В*). Такие же пластинчатые выросты развиваются и на верхней стороне стебля. Некоторые исследователи рассматривают побег сферокарповых как таллом с листовидными выростами. Составляющие стебель и листья *Sphaerocarpaceae* хлорофиллоносные паренхимные клетки тонкостенны; клеток с масляными телами нет.

Специализированных органов вегетативного размножения у собранных в природе растений *Sphaerocarpos* не находили, но у растений, выращенных в лаборатории, по краю листьев обнаружены выводковые почки. У *Geothallus tuberosus* к концу сезона роста верхушка стебля преобразуется в клубенок (см. рис. 25, *Г*), поверхностные клетки которого имеют суберинизированные стенки, а внутренние заполнены зернами крахмала и каплями масла.

Сферокарповые — растения двудомные. У видов *Sphaerocarpos* мужские особи часто не превышают 1 мм в длину. Гаметангии закладываются в акропетальной последовательности на верхней стороне стебля. Инициаль гаметангия у *Sphaerocarpos* располагается рядом с апикальной клеткой, что указывает на

ускоренный ход онтогенеза. Из располагающегося в основании гаметангия или группы гаметангиев кольца клеток быстро развивается однослойная обертка, или перихеций, колбчочковидный у мужского и грушевидный у женского растения (см. рис. 24, А—В; 25, А, Г). Гаметангии развиваются по типу *Marchantia*. Зрелый антеридий шаровидный, с короткой ножкой, однорядной у *Sphaerocarpos* и четырехрядной у *Geothallus*. Сидячий архегоний обладает короткой, изогнутой по направлению к верхушке стебля шейкой с двумя-четырьмя шейковыми канальцевыми клетками (см. рис. 24, Д).

Развитие и строение спорофита у *Sphaerocarpaceae*. В двух-, трехслойном при основании эпигонии по ярусному типу развивается зародыш. Зрелый спорогоний состоит из луковичеобразной стопы, очень короткой шейки и шаровидной около 1 мм в диаметре коробочки с однослойной стенкой, клетки которой не имеют каких-либо утолщений (см. рис. 24, Ж). Кроме крупных шаровидных перед мейозом спорозитов в коробочке образуются более мелкие эллипсоидальные питающие клетки с хлоропластами и зернами крахмала (рис. 24, Е). Споры диаметром 60—150 мкм либо одиночные и, по-видимому, каталептные, либо остаются соединенными в тетрады и в таком случае прорастают с дистальной стороны, где апертур нет. После сгнивания перихеция, эпигония, стенки коробочки и стебля споры или тетрады спор оказываются на поверхности или в верхнем горизонте почвы.

Виды *Sphaerocarpos*, как и калифорнийский *Geothallus*, приурочены к районам со средиземноморским типом климата: с сухим жарким летом и теплой

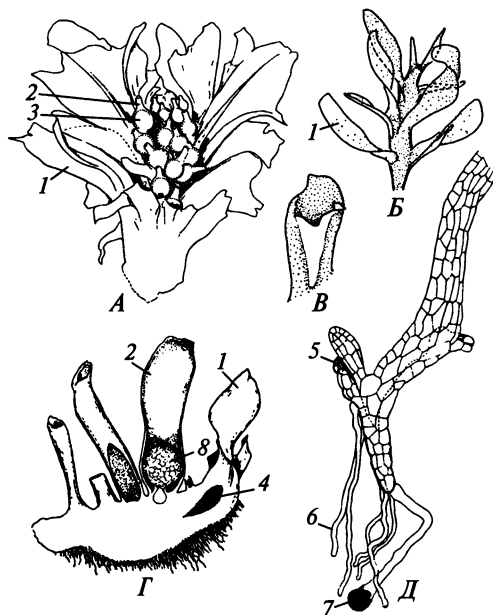


Рис. 25. *Geothallus tuberosus*:

А — внешний вид мужского растения; Б — этиолированный побег; В — лист с карманом; Г — продольный медианный срез женского растения со спорогонием; Д — проросток; 1 — лист; 2 — перихеций; 3 — антеридий; 4 — клубень; 5 — апекс побега; 6 — ризоид; 7 — спородерма; 8 — спорогоний

влажной зимой, в течение которой растения успевают пройти свой жизненный цикл.

Строение *Riella*. Проросток *Riella* первоначально нитчатый. Вскоре на его верхушке образуется пластинка с интеркалярной меристемой в основании (рис. 26, *И*), где позже появляется клиновидная апикальная клетка побега. Зрелый побег, прикрепляющийся ко дну водоема, у некоторых видов достигает 3 см в длину и обладает тонким округлым или эллиптическим в поперечном сечении стеблем, от которого отходят гладкостенные ризоиды и на спинной стороне которого обычно развивается крыловидный вырост высотой 1—4 мм (см. рис. 26, *А*, *Б*, *В*, *Е*). У *R. bialáta* стебель с двумя крыловидными выроста-

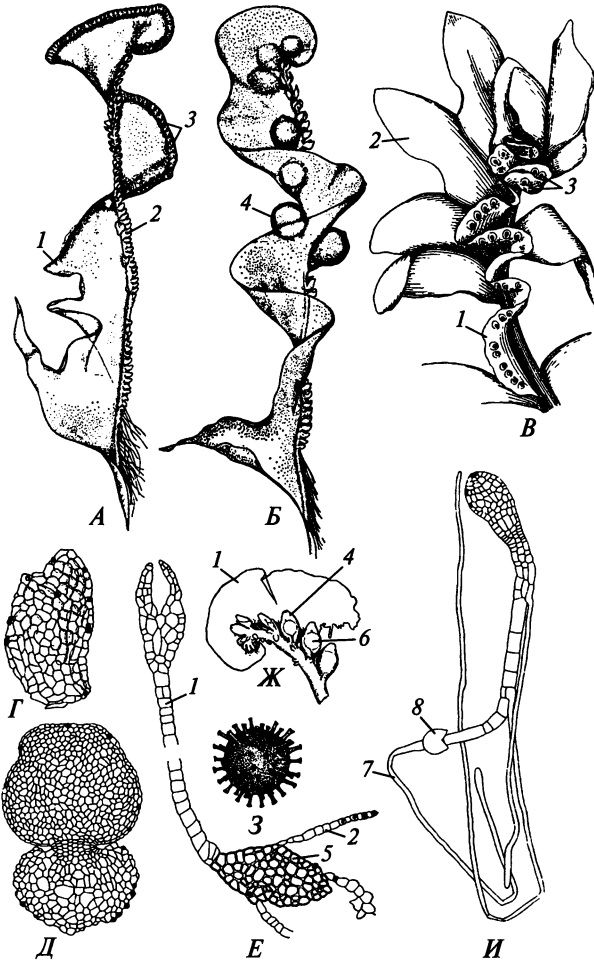


Рис. 26. *Riella*:

А, *Б* — мужское (*А*) и женское (*Б*) растения *R. rampae*; *В* — мужское растение *R. parisi*; *Г*—*Е* — лист (*Г*), выводковое тело (*Д*) и поперечный срез мужского побега (*Е*) *R. rampae*; *Ж* — верхушка женского побега *R. americana* со спорогониями; *З*, *И* — спора в дистально-полярном положении (*З*) и проросток (*И*) *R. helicophylla*; 1 — крыло; 2 — лист; 3 — антеридиальные камеры; 4 — перихетий; 5 — стебель; 6 — спорогоний; 7 — ризоид; 8 — спородерма

ми, у некоторых видов рода стебель без крыла. Из-за ротации апикальной клетки крыло может быть закручено по спирали вокруг стебля. У основания крыла по обеим сторонам стебля располагаются сбегаящие однослойные листья, обычно имеющие вид небольших чешуй (см. рис. 26, А, Б, Г), но у некоторых видов листья крупные и по длине превышают высоту крыла (см. рис. 26, В). У ряда видов на брюшной стороне стебля образуются небольшие выводковые тела (см. рис. 26, Д). Среди хлорофиллоносных паренхимных клеток побега рассеяны идиобласты с масляным телом.

Среди видов *Riella* есть двудомные и однодомные растения. Антеридии закладываются в акропетальной последовательности по краю крыла, но из-за разрастания тканей крыла в зрелом состоянии оказываются погруженными в кармашковидные вместилища (см. рис. 26, А, В). Архегонии во фляжковидных перихециях (реснитчатый по краю покров) располагаются на стебле при основании крыла по обе его стороны (см. рис. 26, Б). В развитии и строении гаметангиев, сперматозоидов и спорогония (см. рис. 26, Ж) существенных различий между *Riella* и представителями *Sphaerocarpaceae* нет. Основная пластинка блефаропласта сперматозоида у *Riella* и у *Sphaerocarpos* обладает закрытой апертурой и состоит из 24 микротрубочек у первого и 20 микротрубочек у второго рода.

Виды *Riella* приурочены к засушливым районам тропического и субтропического поясов, где они обитают в исчезающих при наступлении сухого сезона водоемах, вода в которых по мере их высыхания становится солоноватой. Находясь в этой воде, а затем и в сухом грунте, споры (см. рис. 26, З) остаются жизнеспособными и с началом сезона дождей прорастают.

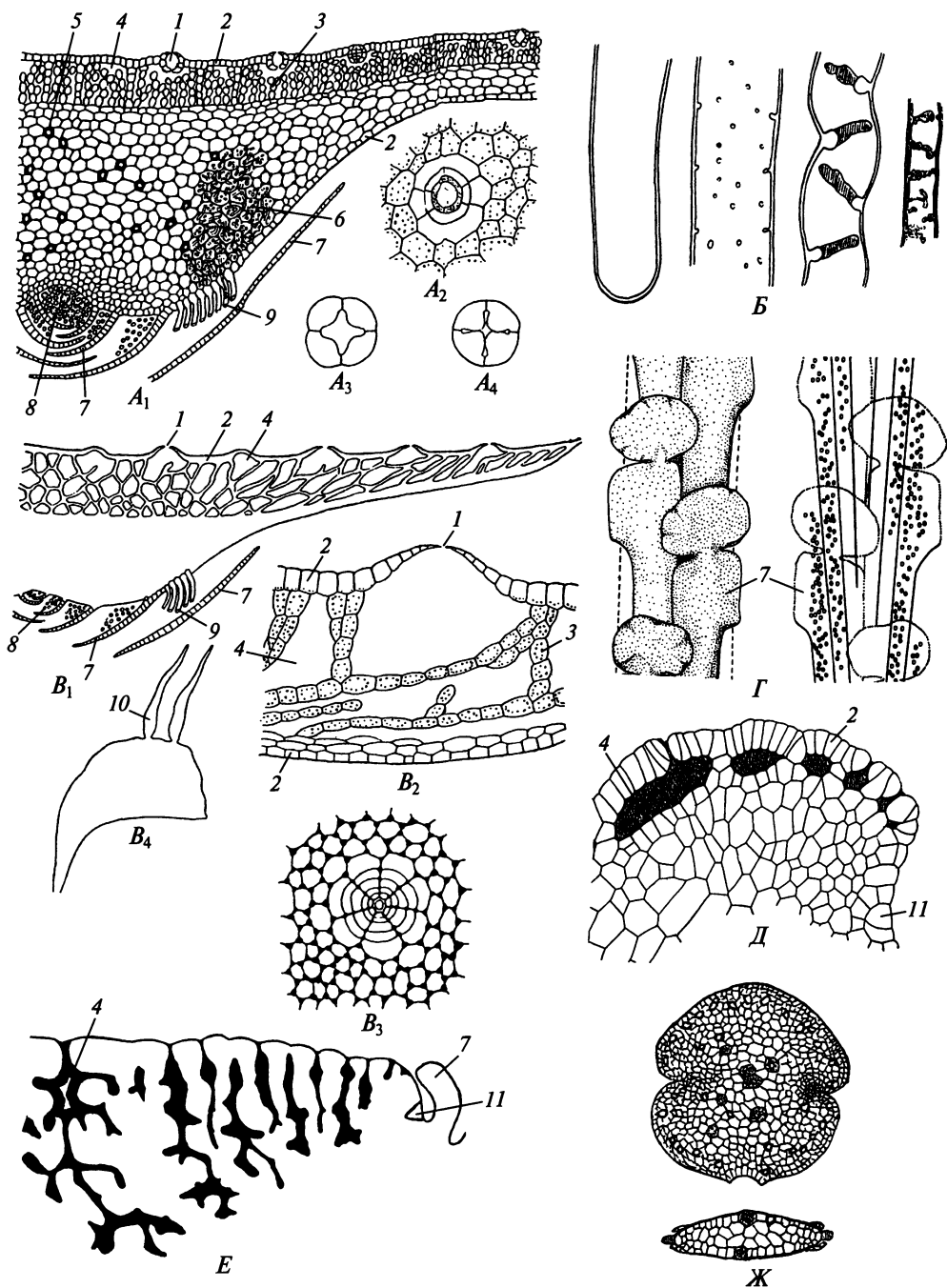
Особенности морфологии, экологии и биологии сферокарповых позволяют считать их прогенетическими карликами, ведущими свое начало от древнейшей группы мохообразных.

2.2.2. Classis Marchantiópsida — класс маршанциевые

К классу относят 13 олиготипных и монотипных семейств примерно с 400 видами и 30 родами, большинство которых олиготипны или монотипны и лишь немногие насчитывают несколько десятков видов.

Развитие и строение гаметофита. Маршанциевым свойственно как экзо-, так и эндоспорическое прорастание спор. У проростка на определенной стадии развития появляется клиновидная апикальная клетка, в результате деятельности которой образуется тело взрослого растения, рассматриваемое традиционно как таллом с брюшными чешуйками, или амфигастриями. Однако принимая во внимание упорядоченное расположение чешуй, его можно считать и побегом, стебель которого в отличие от стебля *Riella* из *Sphaerocarposida* уплощен не в вертикальной, а в горизонтальной плоскости. В зависимости от интенсивности ветвления и роста таллом имеет вид простой или изредка ветвящейся ленты шириной от 1 мм до 2 см и длиной от 2 мм до 10 см либо вид полурозетки или розетки диаметром 0,5—4 см.

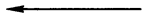
У большинства маршанциевых с нижней стороны таллома отходят одноклеточные гладкостенные и язычковые ризоиды, а также бесцветные или окрашенные антоцианом, а в молодом состоянии нередко хлорофиллоносные



однослойные амфигастрии, обычно со слизевыми волосками по краю (рис. 27, А—Г). Амфигастрии располагаются в двух продольных рядах, по одному с каждой стороны таллома, но иногда из-за разрастания таллома чешуйки рвутся, и число рядов возрастает до шести. У *Riccia* близ верхушки таллома две чешуи соседних рядов сомкнуты между собой и выглядят как одна чешуя и

Рис. 27. Гаметофиты маршанциевых:

A_{1-4} — поперечный срез (A_1) и верхняя эпидерма таллома (A_2), нижний ярус клеток открытого (A_3) и закрытого (A_4) устьица *Preissia quadrata*; B — ризоиды *Marchantia polymorpha*: гладкостенный (слева), два язычковых (справа) и ризоид переходного типа; B_{1-4} — поперечные срезы (B_1, B_2), верхняя эпидерма (B_3) таллома и брюшная чешуйка (B_4) *Reboulia hemisphaerica*; Γ — амфигастрии (слева) и расположение гладкостенных (окружности) и язычковых (черные кружки) ризоидов на брюшной стороне таллома *Conocephalum conicum* (справа); D — продольный дорсовентральный срез таллома *C. conicum*; E — продольный дорсовентральный срез таллома *Plagiochasma elongatum*; $Ж$ — выводковое тело *M. polymorpha* сбоку (вверху) и в разрезе (внизу); I — устьице; 2 — эпидерма; 3 — хлоренхима; 4 — воздухоносная полость; 5 — волокно; 6 — паренхимные клетки с гифами; 7 — амфигастрии; 8 — язычковый ризоид; 9 — гладкостенный ризоид; 10 — придаток; 11 — апикальная клетка



лишь позже обособляются. Сближенные у верхушки таллома амфигастрии защищают меристематические клетки от высыхания. Позже, по мере роста таллома, чешуи отходят одна от другой и начинают играть роль своеобразных клапанов, прижимающих тяжи язычковых ризоидов к поверхности таллома. У многих маршанциевых чешуи также защищают таллом от инсоляции, когда при подсыхании он сворачивается в трубочку, а плавающему на поверхности воды *Riccio carpos natans* свисающие длинные амфигастрии (рис. 28, A) не позволяют переворачиваться.

Большинство маршанциевых — одно- или многолетние растения хорошо освещаемых мест, и таллом у них дифференцирован на два слоя: ограниченный верхней эпидермой слой хлорофиллоносной и воздухоносной ткани и располагающийся под этим слоем и ограниченный нижней эпидермой обычно гиалиновый слой, состоящий преимущественно из запасающей паренхимы. В верхней эпидерме имеются простые и составные, или бочонковидные, устьица (см. рис. 27, A, B). Первые представляют собой отверстия, ограниченные располагающимися в один слой клетками эпидермы, которые по своей морфологии не отличаются от соседних клеток либо отличаются от них и тогда располагаются вокруг отверстия кольцами, при этом полость клеток внутреннего кольца иногда спадается. У бочонковидных устьиц отверстие ограничено 2—10 четырехклеточными ярусами клеток, при этом клетки нижнего яруса разрастаются так, что канал устьица на парадермальном срезе на этом уровне имеет вид крестообразной щели, ширина лучей которой меняется при изменении тургора клеток. Кутикулярный карниз по внешнему краю отверстия простых и бочонковидных устьиц не позволяет капельно-жидкой воде проникать в канал и располагающуюся под устьищем воздухоносную камеру. Бочонковидные устьица первоначально развиваются как простые, но затем клетки, обычно третьего или четвертого (считая от отверстия) кольца делятся периклинально, образуя «бочонок». У некоторых видов вегетативные участки таллома имеют простые, а участки с гаметангиями — бочонковидные устьица. Изредка попадаются и «гибридные» по своему строению устьица.

У большинства маршанциевых под верхней эпидермой располагаются воздухоносные камеры. Различают простые и сложные камеры. Разделенные однослойными перегородками с хлоропластами простые камеры (см. рис. 27, A) располагаются в один слой, и каждая камера сообщается с внешней средой через устьице, а со дна камеры поднимаются короткие нити-ассимиляторы из

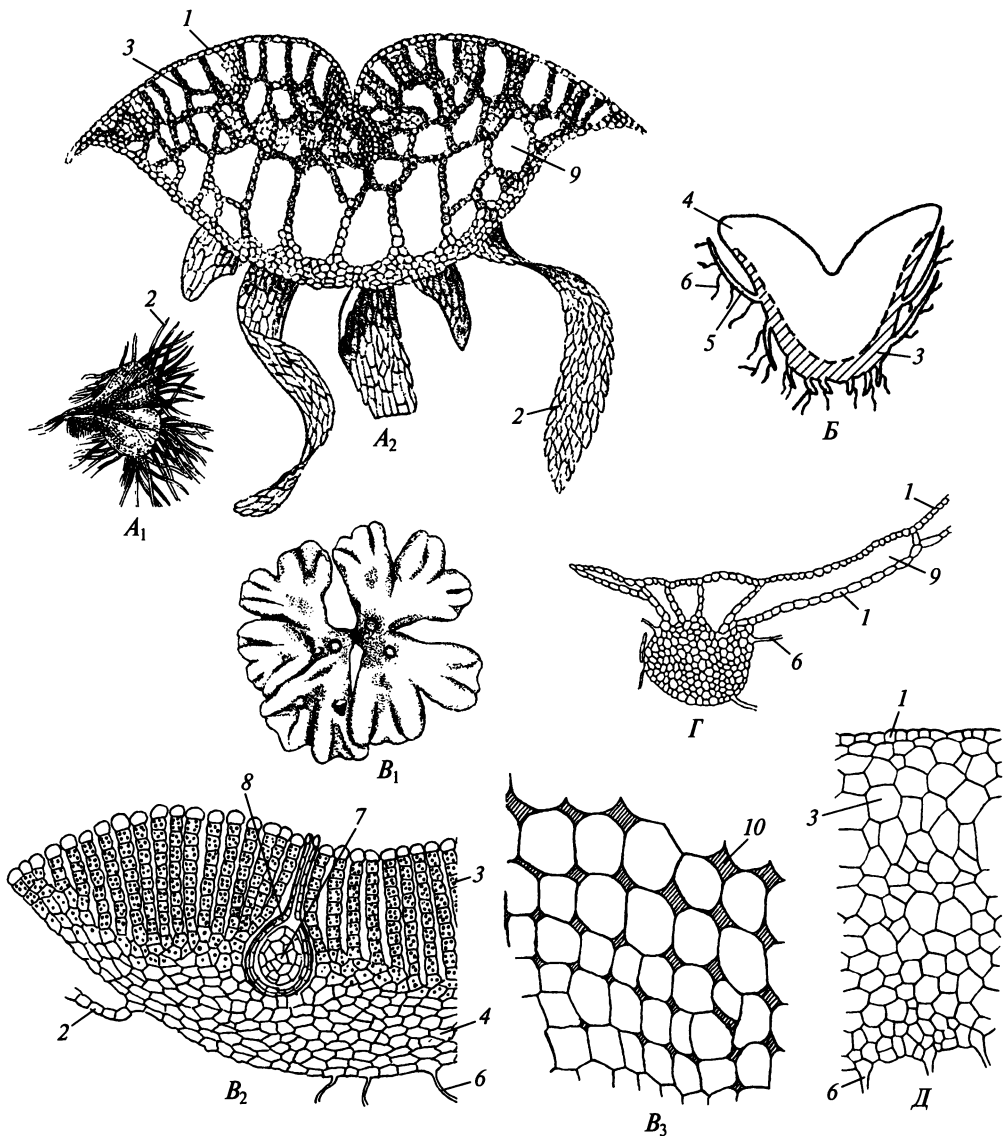


Рис. 28. Гаметофиты маршанциевых:

$A_{1,2}$ — таллом (A_1) и поперечный срез (A_2) таллома *Ricciocarpus natans*; B — поперечный срез таллома *Riccia caroliniana* (схема); B_{1-3} — таллом (B_1), поперечный срез таллома (B_2) и парадермальный срез хлоренхимы близ верхушки таллома (B_3) *R. glauca*; Γ — поперечный срез таллома *Monoselenium tenerum*; D — поперечный срез таллома *Monoselenium tenerum*; 1 — эпидерма; 2 — амфигастрия; 3 — хлоренхима; 4 — гиалиновая ткань; 5 — ламелла; 6 — ризоид; 7 — спорогоний; 8 — эпигоний; 9 — воздухоносная полость; 10 — межклетник

хлорофиллоносных клеток. Сложная камера представляет собой многоэтажный лабиринт (см. рис. 27, B ; 28, A), состоящий из многочисленных сообщающихся между собой отсеков, однослойные стенки которых образованы хлорофиллоносными клетками. При рассматривании с поверхности таллом с простыми камерами имеет вид сети, в каждой ячейке которой есть устьице. При

рассматривании с поверхности таллома со сложными камерами также видна сеть, но лишь в некоторых из ее ячеек находятся устьица. Как простые, так и сложные камеры возникают в результате расхождения и деления эпидермальных и субэпидермальных клеток, что на вертикальных продольных срезах таллома создает картину последовательного разрастания в глубину и в стороны межклетника, появившегося в эпидерме близ апекса таллома (см. рис. 27, Д, Е).

У некоторых видов *Riccia* спинная сторона таллома сложена однорядными многоклеточными нитями-ассимиляторами (см. рис. 28, В). Верхняя клетка нити гиалиновая, остальные — хлорофиллоносные. При изучении развития таллома выясняется, что нити образуются в результате остановки процесса формирования воздухоносных камер на стадии антиклинального «разрастания» межклетника, появившегося между клетками эпидермы, и таким образом верхушечная клетка каждой нити по своему происхождению эпидермальная. Появление хлоренхимы такого типа — следствие свойственного этим видам *Riccia* прогенеза.

Лежащий под воздухоносными камерами слой гиалиновой ткани по большей части состоит из паренхимных мультифункциональных клеток с вакуолями и зернами крахмала. В состав этого слоя могут входить также клетки, содержащие слизь, клетки с неравномерно утолщенной стенкой, на поперечном срезе похожие на клетки уголковой колленхимы, волокна, а также клетки, приспособленные к абсорбции и транспорту воды. Поглощающие и проводящие воду клетки по форме сходны с крахмалоносными клетками, среди которых они разбросаны, но их протопласт частично лизирован, а на слегка утолщенных боковых стенках располагаются многочисленные поровые поля. Клетки, специализированные к проведению ассимилятов, найдены пока лишь у *Asterella*. Эти удлиненные клетки с частично лизированной цитоплазмой располагаются в области срединного ребра таллома. Для вакуоли этих клеток характерен лабиринтообразный тонопласт. В торцевых стенках клеток имеются микроперфорации, подобные таковым в конечных элементах флоэмы семенных растений. Предполагают, что транспорт ассимилятов осуществляется этими клетками благодаря сокращению вакуоли.

Большинству маршанциевых свойственны не содержащие хлоропластов клетки с масляным телом. Такие идиобласты можно обнаружить в разных участках таллома, в том числе в эпидерме и в амфигастриях.

Относительная мощность хлорофиллоносного и лежащего под ним гиалинового слоев варьирует. У выросшей под водой *Marchantia polymorpha* хлорофиллоносные нити в воздухоносных камерах не развиваются, сами камеры очень низкие, а устьица в эпидерме простые. У растущего в воде *Ricciocarpos natans*, как и у некоторых наземных видов *Riccia*, хлорофиллоносная ткань со сложными воздухоносными камерами занимает большую часть поперечного среза таллома (см. рис. 28, А). У растущей близ водопадов *Dumortiera hirsuta* верхнюю эпидерму можно обнаружить лишь у верхушки таллома, а на остальной его части состоящие из одной-двух клеток ассимиляторы лежат открыто. У обитающего в глубокой тени *Monoselenium tenerum* камеры вовсе отсутствуют (см. рис. 28, Д), а у растущего в сходных условиях *Cyathodium cavernarum*, напротив, крылья таллома состоят из одних лишь камер (см. рис. 28, Г). У обитающей в пустынях Австралии *Riccia caroliniana* таллом по сравнению с другими видами рода как бы перевернут: под верхней эпидермой располагает-

ся мощный слой гиалиновой ткани, состоящей из водоносных и крахмалоносных клеток, а под этим слоем лежит слой из плотно сомкнутых хлорофиллоносных клеток, ограниченный снизу эпидермой с амфигастриями, ризоидами и зелеными пластиночками-ламеллами (см. рис. 28, Б).

Большинство маршанциевых размножается вегетативно, при этом происходит партикуляция при отмирании старых участков таллома, но у *Ricciocarpos natans* растущий таллом, достигнув определенного размера, распадается вдоль по борозде, благодаря чему этот печеночник быстро, подобно ряске, покрывает поверхность водоема. У некоторых маршанциевых на нижней стороне таллома в области срединного ребра развиваются укороченные, легко обламывающиеся веточки или клубеньки. У *Lunularia* и *Marchantia* на верхней стороне таллома образуются вместилища с многоклеточными выводковыми телами (см. рис. 27, Ж; 29, Б).

Среди маршанциевых есть как однодомные, так и двудомные растения. Развивающиеся по типу *Marchantia* гаметангии закладываются в акропетальной последовательности на спинной стороне таллома. Возникающие на открытой поверхности антеридии из-за неравномерного роста окружающей их ткани оказываются в конце концов на дне полости, сообщающейся с внешней средой посредством узкого канала (рис. 29, В, Д). В этой же полости рядом с сидящим на короткой ножке эллипсоидальным антеридием образуются и слизевые волоски-парафизы. У большинства же маршанциевых архегонии, имеющие при основании брюшка кольцевидный вырост — зачаток псевдоперигония, приподняты над уровнем близлежащей ткани таллома (рис. 30, Б, Г); реже они погружены в хлорофиллоносную ткань (см. рис. 28, В).

Гаметангии располагаются на талломе диффузно (см. рис. 29, Ж) или собраны обычно в однополюе группы, приуроченные к утолщенным участкам таллома. Такие участки, или *рецептакулы*, в зависимости от типа гаметангиев, называют *антеридиофорами* или *архегониофорами*. У одних маршанциевых рецептакулы располагаются у верхушки плагиотропной ветви таллома на ее спинной стороне (см. рис. 29, Д, З), у других разветвленная верхушка таллома модифицируется таким образом, что из проксимального участка, т.е. ветви первого порядка, образуется торчащая вверх ножка. Она может заканчиваться укороченными свободными веточками с рецептакулами (см. рис. 29, А) либо веточками, конгениально сросшимися так, что границы между соседними рецептакулами практически сливаются и возникает составной рецептакул, имеющий вид многолопастного диска или многолучевой звезды (см. рис. 29, Б; 30, А). Разрастание поверхностной ткани в центре сидящего на ножке составного архегониофора ведет к тому, что заложившиеся на обращенной кверху стороне рецептакула архегонии перемещаются на его нижнюю сторону, где при основании каждой группы архегониев обычно развивается реснитчатый по краю покров, или *перихеций*, образующий вместе с амфигастриями систему капилляров, облегчающую процесс оплодотворения (см. рис. 30, Б, В, Г). При формировании составного архегониофора вильчатое ветвление таллома не прекращается после заложения архегониев на верхушках входящих в рецептакул ветвей, и возникают стерильные ветви следующего порядка. Располагающиеся по соседству стерильные ветви срастаются между собой и, как правило, при четном числе групп гаметангиев число лучей у составного архегониофора обычно нечетное в отличие от четного числа долек у составного антеридиофо-

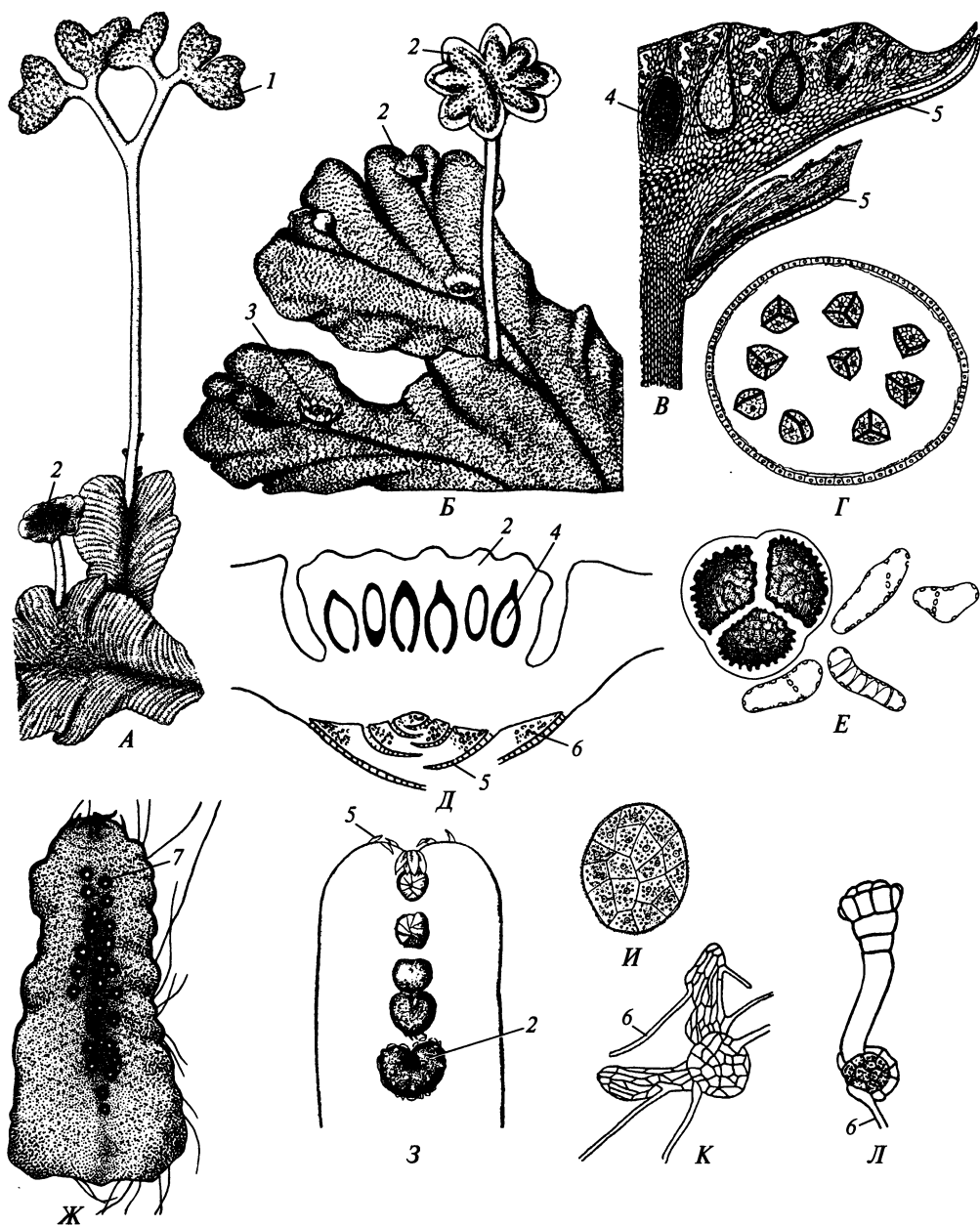


Рис. 29. Генеративные органы, споры и проростки маршанциевых:

A — мужской (внизу) и женский (вверху) талломы *Neohodsonia mirabilis*; *B* — мужской таллом *Marchantia polymorpha*; *B* — продольный радиальный срез мужского рецептакула *M. polymorpha*; *Г* — срез зрелого спорогония *Riccia glauca*; *Д* — поперечный срез мужского таллома *Reboulia hemisphaerica*; *Е* — тетрада молодых спор, стерильные клетки и элатера *Monoselenium tenerum*; *Ж* — таллом *Mannia androgyna*; *3* — мужской таллом *Plagiochasma rupestre*; *И*, *К* — диаспора по выпсыпанию из коробочки (*И*) и проросшая диаспора (*К*) *Conocephalum conicum*; *Л* — проросток *Reboulia hemisphaerica*; *1* — женский рецептакул; *2* — мужской рецептакул; *3* — вместилище выводковых тел; *4* — антеридий; *5* — амфигастрия; *6* — ризоиды; *7* — антеридиальная камера

ра (см. рис. 29, Б; 30, А). Среди маршанциевых есть растения с диффузно расположенными антеридиями, но с архегониофорами на ножках и растения с сидящими на ножках как антеридиофорами, так и архегониофорами.

При попадании воды в антеридиальную полость созревший антеридий вскрывается, а его содержимое выступает на поверхность таллома. Если антеридиофор сидит на ножке, то содержимое антеридия во время дождя вместе с брызгами от падающих на рецептакул капель разлетается на несколько сантиметров в стороны.

Развитие и строение спорофита. У большинства маршанциевых зародыш развивается по ярусному или квадрантному типу. С началом развития спорогония брюшко архегония, разрастаясь, превращается в эпигоний, или чехлик, а из кольцевидного валика при основании брюшка образуется окружающий их *псевдопериантий*. Созревший спорогоний состоит из стопы, короткой и толстой ножки и эллипсоидальной коробочки с однослойной или у верхушки двух-, многослойной стенкой (см. рис. 30, Е). Спорозиты маршанциевых перед мейозом шаровидные, а короткие или длинные элатеры (см. рис. 30, И) или гомологичные им стерильные клетки рассеяны среди спор, которые иногда остаются соединенными в тетрады (см. рис. 29, Е). По созревании спор ножка спорогония удлиняется, эпигоний рвется, и коробочка оказывается за пределами перихеция и псевдопериантия (см. рис. 30, Д, З). Подсыхая на воздухе, она вскрывается, разрываясь на верхушке на несколько неравных лопастей, либо у коробочки отделяется крышечкоподобная часть (см. рис. 30, К). У *Lunularia cruciata* коробочка вскрывается четырьмя равными створками. Если архегониофор был с ножкой, то ко времени спороношения эта ножка заметно удлиняется, что облегчает разнос спор ветром.

У представителей Ricciales погруженный в хлоренхиму спорогоний состоит из одной лишь коробочки, в которой образуются только споры (см. рис. 28, В₂; 29, Г). Ко времени созревания спор стенка коробочки разрушается. У *Oxymitra* споры высыпаются над землей, когда при подсыхании ветвь таллома со спорогонием приподнимается, а двустворчатое покрывало вокруг спорогония раскрывается (эпигоний к этому времени уже разрушается). У наземных видов Ricciaceae споры после того, как таллом сгниет, оказываются на поверхности или в верхнем горизонте почвы.

По мнению некоторых исследователей, спорогоний Ricciales представляет собой наиболее примитивный тип спорогония среди мохообразных. Однако учитывая приуроченность большинства риччиевых к обнаженным, периодически высыхающим субстратам и свойственную этим растениям краткость жизненного цикла, по-видимому, правильнее рассматривать их спорогоний как результат созревания спорофита на ранней стадии онтогенеза. В таком

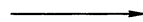
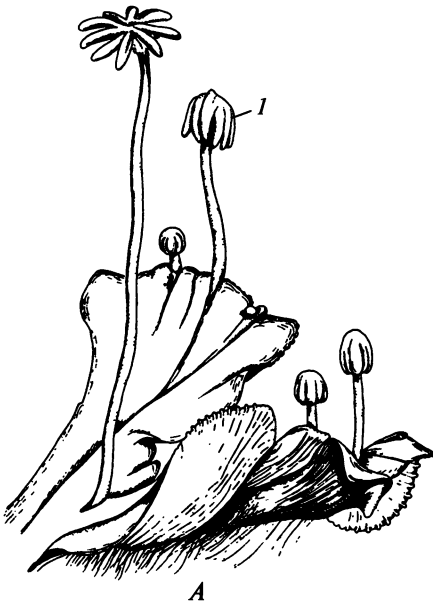
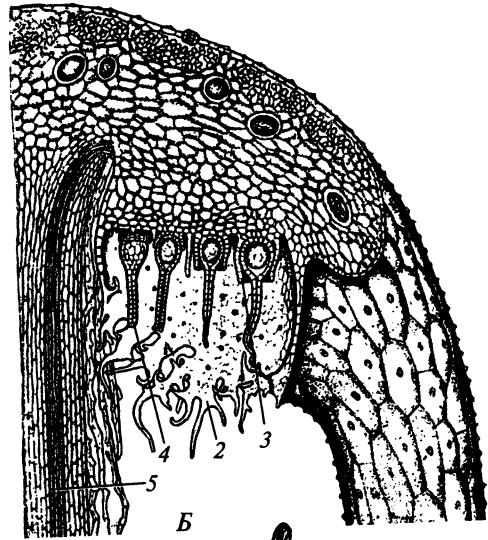


Рис. 30. Генеративные органы *Marchantia polymorpha* (А—И) и *Mannia fragrans* (К):

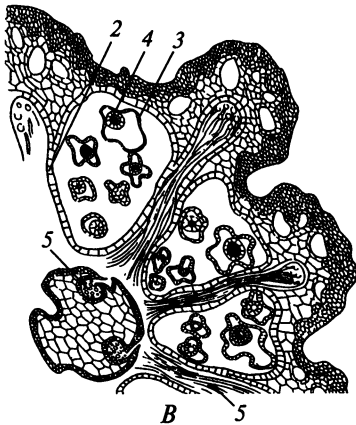
А — женский таллом; Б, В, Г — продольный радиальный срез межлучевого участка (Б), поперечный (В) и продольный тангенциальный (Г) срезы женского рецептакула; Д — рецептакул со спорогониями; Е — продольный срез псевдопериантия, чехлика и молодого спорогония; Ж — женский рецептакул (вид сверху и в разрезе) на последовательных (слева направо) стадиях своего развития (схема); З — зрелый спорогоний со вскрывшейся коробочкой; И — споры и элатера; К — зрелый спорогоний; 1 — рецептакул; 2 — перихеций; 3 — псевдопериантий; 4 — архегоний; 5 — ризоиды; 6 — чехлик; 7 — стопа; 8 — коробочка; 9 — ножка спорогония



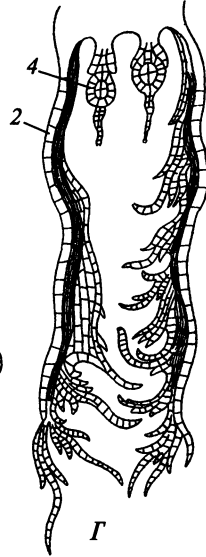
A



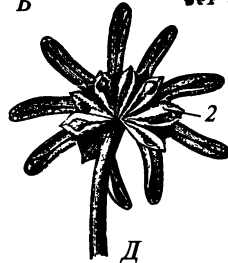
Б



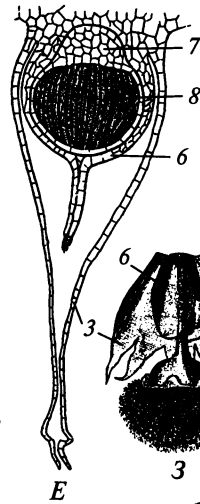
В



Г



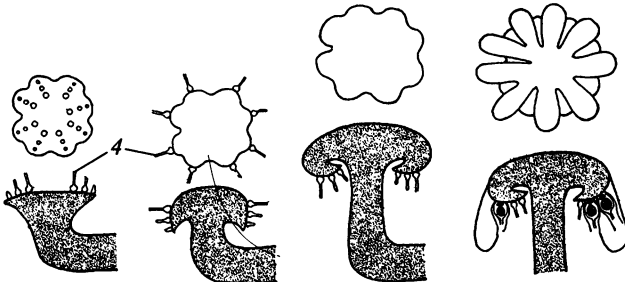
Д



Е



И



Ж



К

случае сходство спорогония Ricciales с гипотетическим спорогонием древнейших мохообразных, каким его рисует антитетическая, или интеркаляционная, теория, вторично и представляет собой *пример псевдоциклической эволюции*, когда эволюционно продвинутые структуры уподобляются примитивным (или исходным).

У большинства маршанциевых споры безапертурные. Хотя иногда такие споры и обладают трехлучевым гребнем на проксимальной стороне, оболочка в этом месте не отличается по строению от оболочки дистальной стороны, где нередко и образуется проростковая трубка. У некоторых видов споры с трехлучевой проксимальной апертурой. Размеры спор варьируют от 10 до 200 мкм. При экзоспорическом прорастании спор таллом быстро становится трехмерным (см. рис. 29, Л). У *Conocephalum* споры прорастают внутри коробочки без разрыва спородермы, и из коробочки высыпаются уже многоклеточные гаметофиты (см. рис. 29, И, К).

Среди маршанциевых есть растения (*Asterella*, *Preissia*) с эндофитным грибом в талломе. Маршанциевые широко распространены в природе, их можно встретить от экваториального до арктического и антарктического поясов. Среди них есть виды, постоянно живущие в воде или в глубокой тени во влажных тропиках, но большинство представителей этого класса, являясь умеренными гигрофитами, приурочены все же к теплым районам с более или менее продолжительным сухим сезоном, при наступлении которого растения впадают в криптобиоз или отмирают, сохраняя в почве споры. Около 85% видов печеночников, обитающих в Средиземноморье, — это маршанциевые. Вырастающие из спор в сезон дождей в пустынях эти растения выдерживают в течение суток колебания температуры от 0 до 50 °С, а загербаризированные растения могут тронуться в рост спустя несколько лет после сбора.

Морфолого-экологические и биологические особенности и ареалы маршанциевых позволяют предполагать, что современные представители этого класса являются потомками группы, обитавшей на грубых скелетных почвах в районах с жарким, достаточно влажным климатом. Многие современные олиготипные и монотипные семейства и роды представлены небольшими, далеко отстоящими одна от другой популяциями, что, как предполагают, способствовало морфологическому стазису — сохранению у растений признаков их отдаленных предков.

2.2.3. Classis Monocleópsida — класс моноклеевые

Класс представлен одним родом *Monocléa* (моноклея), в пределах которого различают один или два вида.

Развитие и строение гаметофита. При прорастании спора моноклеи набухает раз в десять. Затем клетка делится несколько раз, так что возникает клубенок с клиновидной апикальной клеткой (рис. 31, А), в результате деятельности которой образуется уплощенный, постепенно утончающийся от середины к краям темно-зеленый вильчато ветвящийся таллом от 1 до 20 см длиной, от 0,5 до 3 см шириной и от 10 до 20 клеток толщиной (см. рис. 31, В, К). На брюшной стороне таллома, близ его верхушки, располагаются слизевые волоски (см. рис. 31, Б), а несколько отступя от верхушки — ризоиды двух

типов. Одни из них — широкие и ровные — приурочены к срединному ребру таллома и прорастают прямо в субстрат, другие — более узкие, обычно гладкостенные, но скрученные и извилистые — рассеяны по остальной поверхности таллома, прилегая к нему и нередко образуя тяжи, направленные от верхушки к основанию таллома (см. рис. 31, Ж). На внутренней поверхности стенки некоторых ризоидов второго типа близ их проксимального конца имеются немногочисленные бугорки (см. рис. 31, Е).

Таллом состоит из более или менее сходных между собой по форме тонкостенных плотно сомкнутых паренхимных клеток. Большая часть клеток содержит многочисленные хлоропласты, но некоторые наряду с немногочисленными хлоропластами содержат и крупное масляное тело. В срединной зоне ребра располагаются крахмалоносные клетки и клетки с многочисленными первичными поровыми полями, приспособленные к абсорбции и транспорту воды и сходные с водопроводящими клетками маршанциевых. В некоторых клетках таллома имеются друзы оксалата кальция. Специализированных органов вегетативного размножения у моноклеи нет.

Моноклея — растение двудомное. Гаметангии закладываются в акропетальной последовательности на спинной стороне таллома близ его верхушки (см. рис. 31, Б, З). Крупный яйцевидный антеридий, развивающийся по типу *Marchantia*, сидит на короткой ножке. Ткань таллома под группой из 15—50 антеридиев разрастается так, что образуется округлый до продолговатого, слегка приподнятый над остальной поверхностью таллома рецептакул (см. рис. 31, В), а каждый антеридий оказывается на дне полости, сообщающейся с внешней средой посредством узкого канала и содержащей также многоклеточные слизевые волоски (см. рис. 31, Д, Ж).

Архегоний развивается по типу *Narplomitrium* и обладает длинной, с 10—16 канальцевыми клетками шейкой, стенка которой состоит из 5—8 продольных рядов клеток (см. рис. 31, Л). Ткань таллома, разрастаясь по бокам и позади группы из 5—10 архегониев и располагающимися между ними слизевыми волосками, образует кармашковидный перихеций (см. рис. 31, З), вход в который почти полностью закрывается после того, как произойдет оплодотворение (см. рис. 31, Г).

Развитие и строение спорофита. Зародыш у *M. forstéri* первоначально представлен ценоцитом с многочисленными (до 26) ядрами, а затем становится многоклеточным (см. рис. 31, Н). С началом развития зародыша двухслойная стенка брюшка архегония, разрастаясь, образует крупный, достигающий 1 см в длину эпигоний, или чехлик, со стенкой в 10—20 клеток в толщину (см. рис. 31, Г). Созревший спорогоний имеет сравнительно небольшую стопу, массивную, состоящую из 20—40 рядов клеток ножку из хлорофиллоносных клеток и цилиндрическую до 6—8 мм длиной и до 1,5 мм диаметром коробочку с однослойной стенкой — экзотецием с полосовидными утолщениями оболочки (см. рис. 31, М). Сестринские элатероцитам клетки археспория митотически делятся несколько раз, образуя цепочку из 8—10 содержащих одну пластиду спороцитов, которые затем расходятся и округляются. Споры у моноклеи мелкие, около 20 мкм в диаметре, а разбросанные среди спор свободные бичевидные элатеры достигают 700 мкм в длину (см. рис. 31, И).

Когда споры созреют, обладающая фототропизмом ножка спорогония удлиняется до 3—5 см и выносит коробочку за пределы перихеция (см. рис. 31,

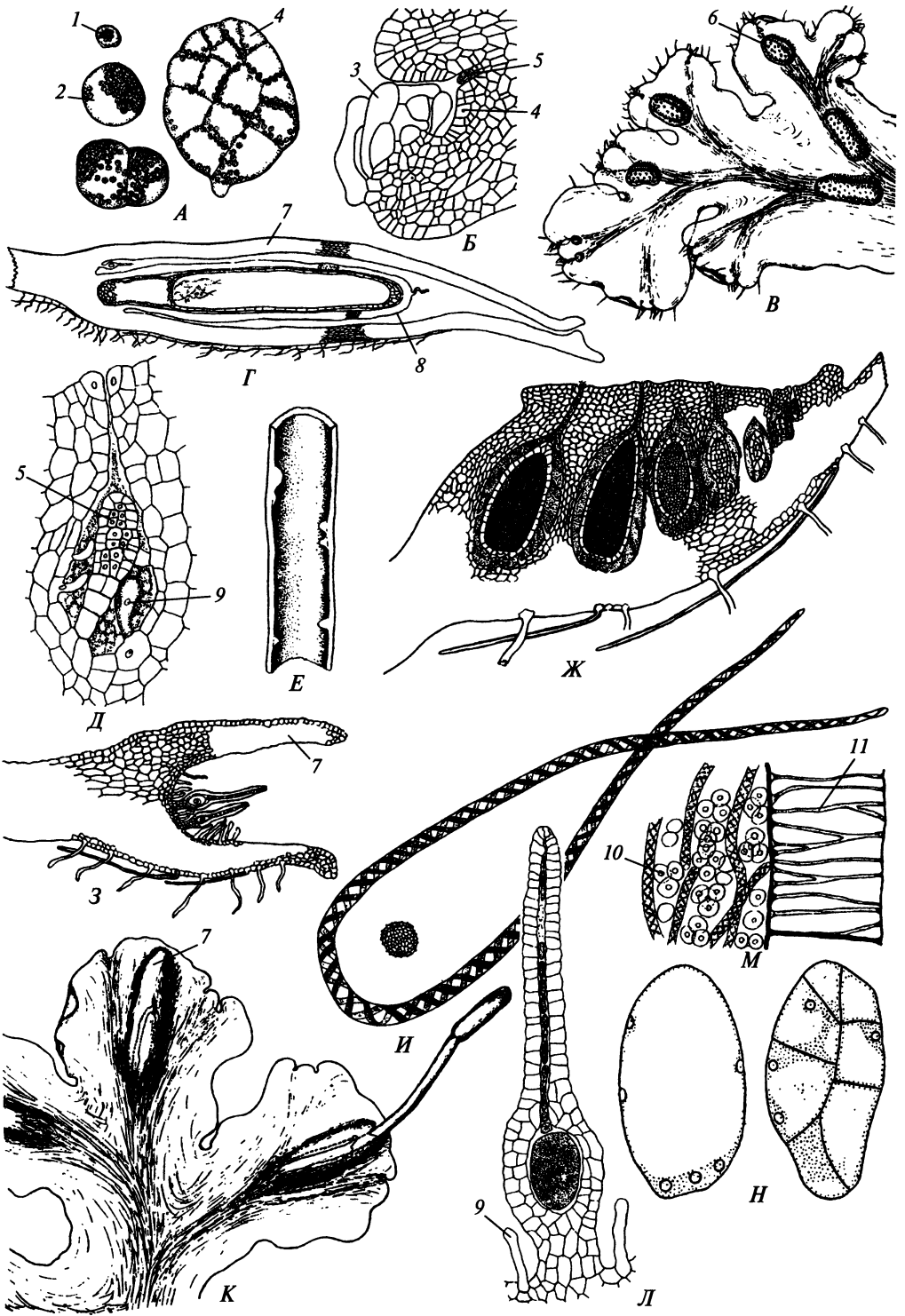


Рис. 31. *Monoclea forsteri*:

A — гаметофит на последовательных стадиях развития; *B* — продольный срез верхушки мужского таллома; *B* — мужской таллом; *Г* — продольный срез верхушки таллома с молодым спорогонием; *Д* — продольный срез антеридиальной полости; *Е* — бугорчатый ризоид; *Ж* — продольный срез рецептакула с антеридиями; *З* — продольный срез верхушки женского таллома; *И* — спора и элатера; *К* — таллом со спорогониями; *Л* — архегоний; *М* — участок среза коробочки; *Н* — многоядерный (слева) и многоклеточный (справа) зародыши; *1* — покоящаяся спора; *2* — набухшая спора; *3* — слизевой волосок; *4* — апикальная клетка; *5* — зачаток антеридия; *6* — рецептакул; *7* — перихеций; *8* — чехлик; *9* — парафиза; *10* — тетрада спор; *11* — утолщение боковой стенки клетки экзотеция

К), в котором иногда вырастает до четырех спорогониев. Коробочка вскрывается щелью на две соединенные вместе ложковидные створки.

Растения *Monoclea* обитают на влажном мелкоземе или на гниющих растительных остатках по берегам ручьев и в мелких лужах, нередко в глубокой тени в лесах Новой Зеландии и лесах экваториальной, субтропической и умеренной зон Центральной и Южной Америки. Растения Нового Света некоторые исследователи рассматривают в качестве *M. gottschei* — вида, отличного от типовой *M. forsteri*, описанной по образцам из Новой Зеландии. Роду *Monoclea* наряду с уникальными, свойственными только ему особенностями присущи признаки, которые по отдельности свойственны нескольким классам печеночников. Происходящая по мере роста таллома редукция воздухоносных камер у *Dumortiera* из класса маршанциевые позволяет некоторым исследователям предполагать, что и таллом *Monoclea* представляет собой результат упрощения более сложно устроенного таллома предковой формы, родственной маршанциевым. У моноклеи обнаружены флавоноидные глюкуроны, найденные еще только у сферокарповых и маршанциевых. В то же время присутствие идиобластов, содержащих масляное тело наряду с хлоропластами, сближает *Monoclea* с *Treubia*, а строение спорогония — с мецгериевыми. Наличие одной пластиды у вступающего в мейоз спорозита характерно, кроме *Monoclea*, для некоторых харовых водорослей, а из печеночников — для *Blasia pusilla* и *Haplomitrium blumei*. Все это в целом указывает на большую древность рода *Monoclea*, который, судя по его ареалу, уже существовал в Гондване.

2.2.4. Classis Metzgeriopsida — класс мецгериевые

К классу относят около 650 видов, 30 родов и 10 семейств, при этом все семейства и большая часть родов олиготипные или монотипные, но два рода — *Metzgeria* из семейства Metzgeriaceae и *Riccardia* из семейства Aneuraceae — содержат каждый около 200 видов.

Развитие и строение гаметофита. Большинству мецгериевых свойственно экзоспорическое прорастание спор, вследствие чего образуется одно-, двух- или трехмерный проросток. У зрелого гаметофита клиновидная, призматическая, линзовидная или тетраэдрическая апикальная клетка, но жесткой корреляции типа апикальной клетки с организацией тела не наблюдается. У *Fossombronina* молодое растение с тетраэдрической апикальной клеткой представлено побегом с редуцированными, располагающимися в трех рядах листьями (рис. 32, А), но затем тетраэдрическую клетку сменяет линзовидная. Возника-

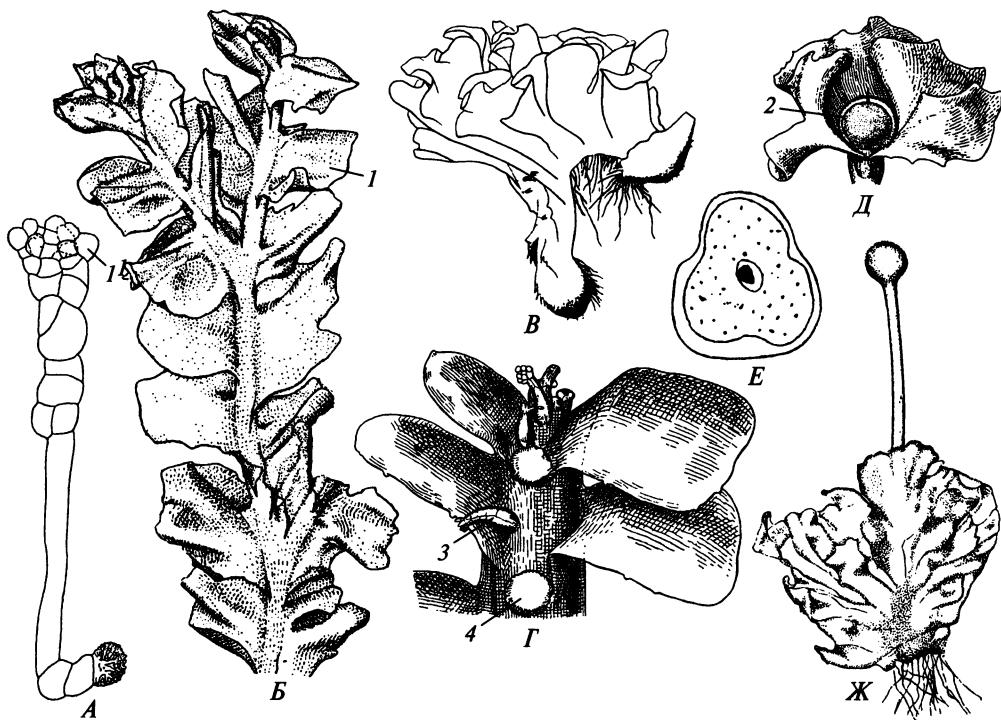


Рис. 32. *Fossombronia*:

A — проросток *F. longiseta*; *Б* — побег *F. herzogii*; *В* — побег *F. lamellata* с клубнем; *Г*, *Д* — побег (*Г*) и побег с почти зрелым спорогонием (*Д*) *Fossombronia* sp.; *Е*, *Ж* — спорангий (*Е*) и побег с созревшим спорогонием (*Ж*) *F. longiseta*; 1 — лист; 2 — чехлик; 3 — архегоний; 4 — антеридий

ющее при этом растение (см. рис. 32, *Б*, *Г*, *Ж*) длиной в несколько миллиметров и шириной до миллиметра одни исследователи характеризуют как побег со сближенными двурядными в основании многослойными листьями, а другие — как таллом с листовидными выростами по краю. У гаметофита *Noterochlada* из семейства *Pelliaceae* тетраэдрическая апикальная клетка, но одни исследователи трактуют его как побег с двурядными листьями, а другие — как таллом. Типичная талломная организация тела — у видов *Pellia* (рис. 33, *А*, *Е*), которым свойственна клиновидная, призматическая или линзовидная апикальная клетка, но гаметофит *Phyllohallia* с клиновидной апикальной клеткой, по видимому, целесообразнее называть не талломом, а побегом (рис. 34, *А*) с многослойными до 8 мм длиной листьями. Клиновидной же апикальной клеткой обладает и гаметофит *Blasia pusilla* (рис. 35, *А*, *В*), который большинство исследователей традиционно характеризует как таллом с листовидными, многослойными в основании, выростами по краю. Но в отличие от всех остальных мейснериевых он, как и гаметофит маршанциевых, имеет амфигастрии, расположенные в двух рядах (см. рис. 35, *Б*). Линзовидная, как у некоторых видов *Pellia*, апикальная клетка есть у талломов видов *Aneuraceae* (см. рис. 37), *Pallavicinia* (см. рис. 34, *В*), *Symphyogyna* (см. рис. 38), *Metzgeria* (рис. 36, *Б*).

Такая же апикальная клетка свойственна и *Pleurozia* (см. рис. 34, *Г—Ж*). Этот род примерно с 10 видами, большая часть которых распространена в

горах тропического пояса, бриологи традиционно относят к юнгерманиевым, сближая его с порядком Porellales, к которому принадлежит, например, род *Frullania* (см. рис. 46, O). Высокие, до 5 см длиной, побеги *Pleurozia* обладают двумя рядами двураздельных листьев, одна из долей которых у ряда видов преобразована, как и у *Frullania*, в кувшинчик. Исходя из локализации ризоидов, было установлено, что в кувшинчик превращена не брюшная, как у *Frullania* и как полагали ранее, а спинная доля листа. На кладограммах, построенных по результатам молекулярно-филогенетического анализа, *Pleurozia* попадает в одну группу с такими совершенно отличными от нее по своей морфологии растениями, как *Aneura*, *Metzgeria* и *Riccardia*, и далеко отстоит от юнгерманиевых.

Таллом мезгериевых может быть представлен плагитропной дорсовентрально уплощенной простой или разветвленной пластинкой до 1 см шириной с ровным или волнистым краем. На поперечном срезе пластинки различают

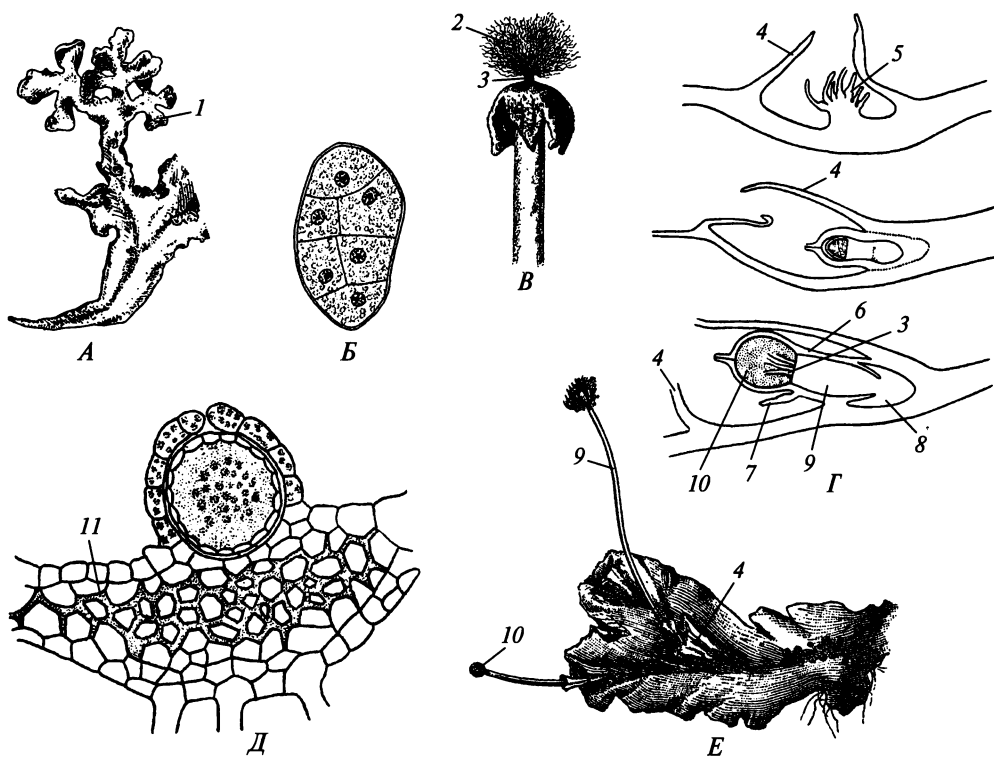


Рис. 33. *Pellia*:

A, B — таллом с выводковыми веточками (A) и диаспора (B) *P. endiviifolia*, представленная эндоспорически развившимся гаметофитом; B, Г — вскрывшаяся коробочка (B) и схемы продольных срезов женского таллома (Г) *P. endiviifolia* со спорогонием на последовательных (сверху вниз) стадиях развития; Д, Е — поперечный срез таллома с антеридием в антеридиальной камере (Д) и таллом со спорогониями (Е) *P. epiphylla*; 1 — выводковая веточка; 2 — элатеры; 3 — элатерофор; 4 — перихетий; 5 — архегоний; 6 — побеговый чехлик; 7 — неплодотворенный архегоний; 8 — стопа; 9 — ножка; 10 — коробочка; 11 — кольцевые и полукольцевые утолщения оболочки паренхимных клеток

многослойное ребро, постепенно утончающееся к краям (рис. 37, В) или резко переходящее в однослойные крылья (см. рис. 36, В). На брюшной и спинной сторонах таллома могут развиваться однослойные, располагающиеся без определенного порядка зеленые пластиночки. На ребре, а также по краю крыльев могут находиться короткие слизевые волоски. Волоски нередко прикрывают апекс, а впоследствии исчезают. У эпифитной *Apometzgeria saccata* крылья по краю образуют запаасающие воду мешковидные вздутия (см. рис. 36, Д). Эллипсоидальный на поперечном срезе таллом может быть дифференцирован на прикрепляющуюся к субстрату корневищеподобную плагиотропную часть и на восходящую часть, похожую на стебель с перисто- или пальчато-раздельными листьями (рис. 37, 38).

Таллом и побег прикрепляются к субстрату гладкостенными одноклеточными ризоидами. У *Fossombronia* обнаружены также ризоиды, сходные с редуцированными язычковыми ризоидами маршанциевых.

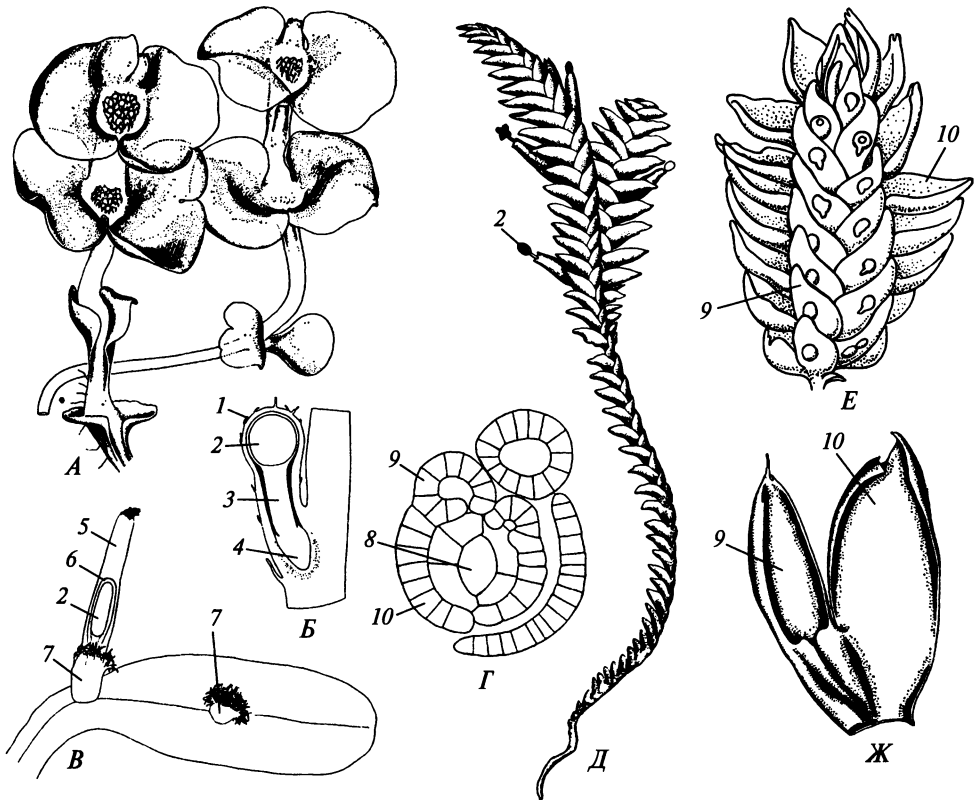


Рис. 34. *Phyllothallia nivicola* (А, Б), *Pallavicinia* sp. (В), *Pleurozia* spp. (Г—Ж):

А, Б — мужские побеги (А) и продольный срез побегового чехлика и молодого спорогония (Б); В — таллом со спорогонием; Г — поперечный срез верхушечной почки *P. purpurea*; Д, Е — побеги *P. gigantea*; Ж — лист *P. caledonica*; 1 — побеговый чехлик; 2 — коробочка; 3 — ножка; 4 — стопа; 5 — псевдоперигоний; 6 — чехлик; 7 — перихеций; 8 — апикальная клетка; 9 — спинная доля листа; 10 — брюшная доля листа

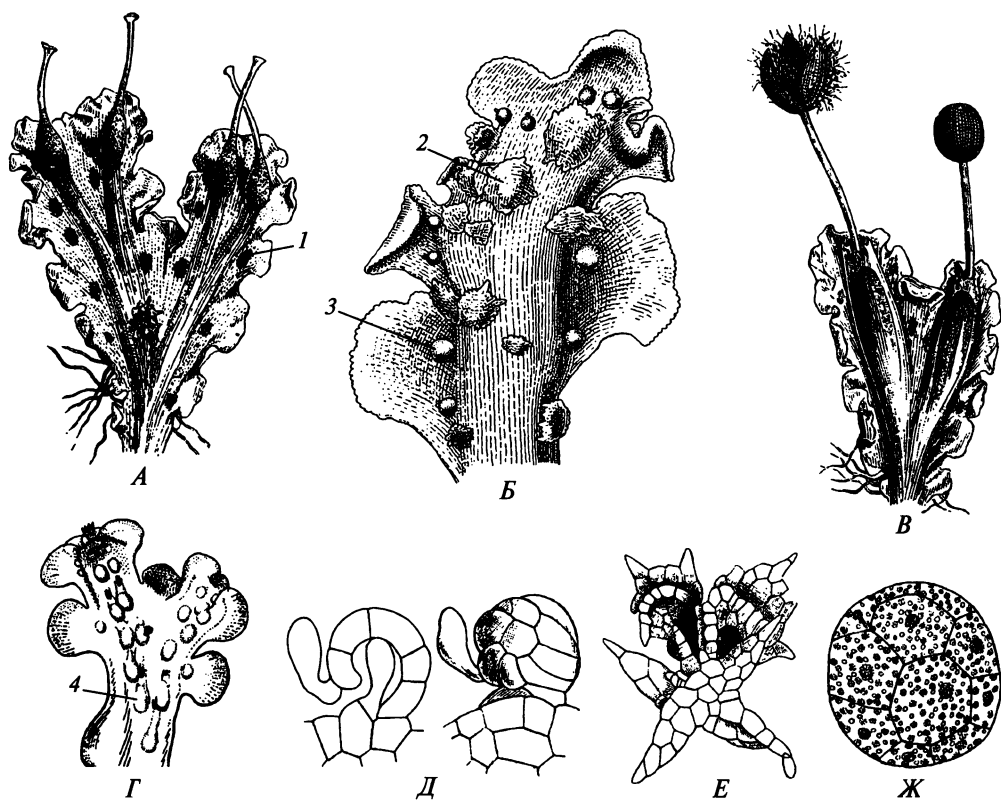


Рис. 35. *Blasia pusilla*:

A — таллом с вместилищами выводковых тел; *Б* — брюшная сторона таллома; *В* — таллом со спорогониями; *Г* — таллом с антеридиями; *Д* — домации (слева — в разрезе, справа — с поверхности); *Е* — прорастающее звездчатое выводковое тело; *Ж* — шаровидное выводковое тело; *1* — колония *Nostoc* sp.; *2* — амфигастрия; *3* — домаций; *4* — антеридиальная камера

Таллом и побег мещериевых состоят из тонкостенных паренхимных клеток с хлоропластами и, как правило, с многочисленными масляными телами. Масляных тел нет у *Metzgeria*, некоторых видов *Riccardia* и у *Blasiaceae*. В талломе некоторых мещериевых имеются один или несколько (до 8) тяжей (см. рис. 38, *Б*, *В*, *Г*) прозенхимных водопроводящих мертвых клеток с утолщенными стенками и с многочисленными щелевидными поперечными простыми порами на продольных стенках. При автолизе протопласта в поровой мембране развиваются микроперфорации, как это происходит при развитии ситовидных элементов у покрытосеменных. Внешне эти водопроводящие клетки похожи на лестничные трахеиды сосудистых растений.

Из специализированных органов вегетативного размножения у мещериевых имеются выводковые веточки (см. рис. 33, *А*), клубеньки (см. рис. 32, *В*), столоны, выводковые тела (рис. 35, *Е*, *Ж*) и эндогенные двухклеточные апланоспоры (у *Metzgeria*). У *Blasia pusilla* есть два типа выводковых тел. В колбачкообразных вместилищах (рис. 35, *А*) образуются многоклеточные, почти шаровидные тела с каплями жира в клетках. Покидая вместилища вместе с раз-

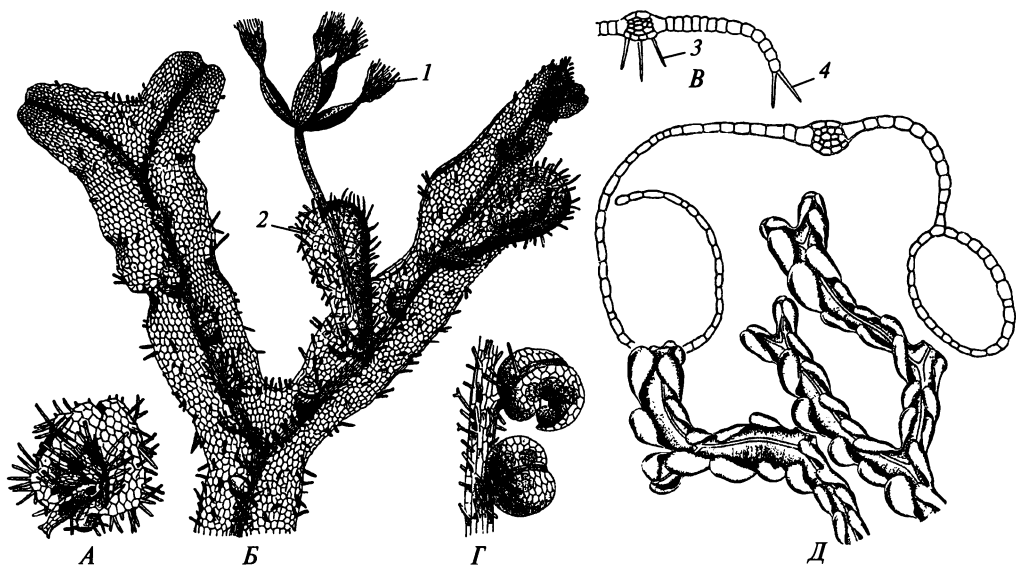


Рис. 36. Metzgeriaceae:

A—Г — архегониальная веточка со спинной стороны (*A*), таллом с брюшной стороны со споронгиями и архегониальными веточками (*Б*), поперечный срез таллома (*В*) и антеридиальные веточки на брюшной стороне таллома (*Г*) *Metzgeria conjugata*; *Д* — поперечный срез таллома (вверху) и таллом с брюшной стороны (внизу) *Apometzgeria saccata*; 1 — элатеры; 2 — побеговый чехлик; 3 — ризоид; 4 — волосок

бухающей слизи, эти тела разносятся водой либо животными. На спинной стороне растения образуются звездчатые тела (см. рис. 35, *E*), клетки которых содержат крахмал. Быстро высыхая, эти тела могут быть унесены ветром на большие расстояния.

Среди мезгериевых выделяют однодомные и двудомные растения. Гаметангии закладываются в акропетальной последовательности обычно на спинной стороне таллома или стебля и развиваются по типу *Jungermannia*. Мезгериевые — растения *анакрогинные*, т.е. у них после заложения архегониев таллом или стебель продолжают расти в длину, так как апикальная клетка не становится инициальной архегония. У талломных форм по мере развития гаметангиев ткань таллома растет таким образом, что антеридий оказывается или под прикрытием небольшой чешуйки (см. рис. 38, *A*), или на дне сообщающейся со внешней средой полости (см. рис. 33, *Д*; 35, *Г*; 37, *З*), а вокруг группы архегониев образуется кольцо из чешуек или невысокое, реснитчатое по краю, трубчатое либо кармашковидное покрывало, или перихетий (см. рис. 33, *Г*; 34, *В*). Гаметангии у талломных форм могут также располагаться на укороченных боковых или брюшных веточках (см. рис. 36, *A, Б, Г*; 37, *Ж, З*), которые иногда разрастаются так, что группа гаметангиев оказывается внутри полости, сообщающейся с внешней средой небольшим отверстием (см. рис. 37, *Ж*). У побеговых форм гаметангии располагаются на стебле близ оснований листьев (см. рис. 32, *Г*), которые, заворачиваясь при подсыхании, защищают гаметангии. У *Blasia pusilla* архегонии образуются в колбочкообразных вместилищах иногда совместно с выводковыми телами.

У изученных к настоящему времени мейгериевых основная пластинка блефаропласта сперматозоида сравнительно узкая, в 15—20 микротрубочек шириной и с закрытой апертурой.

Развитие и строение спорофита. Из гипобазальной клетки двухклеточного зародыша образуется одноклеточная гаустория, а из эпибазальной — несколько четырехклеточных ярусов, или квадрантов. Из самого верхнего квадранта возникает коробочка, а из нижележащих — ножка и стопа спорогония, который развивается под защитой различных структур. У одних мейгериевых брюшко архегония, разрастаясь, образует эпигоний, или чехлик (см. рис. 32,



Рис. 37. Aneuraceae:

A—B — таллом со спорогонием (*A*), таллом с архегониальными веточками (*B*) и поперечный срез главной оси таллома (*B*) *Riccardia crassa*; *Г—Е* — поперечный срез конечной веточки (*Г*) и главной оси (*Д*) таллома и мужской таллом (*Е*) *R. prehensilis*; *Ж* — веточка *Aneurura* sp. с архегониями со спинной стороны; *З* — веточка с антеридиями *R. pallidevirens* со спинной стороны; *И* — женский таллом *R. thaxteri*; *К* — продольный срез коробочки *A. pinguis*; *Л* — вскрывшаяся коробочка с удаленной створкой (вверху), элатера (в середине) и таллом *Cryptothallus mirabilis* (внизу) со спорогонием; *1* — побеговый чехлик; *2* — веточка с архегониями; *3* — шейка архегония; *4* — антеридиальная камера; *5* — элатерофор

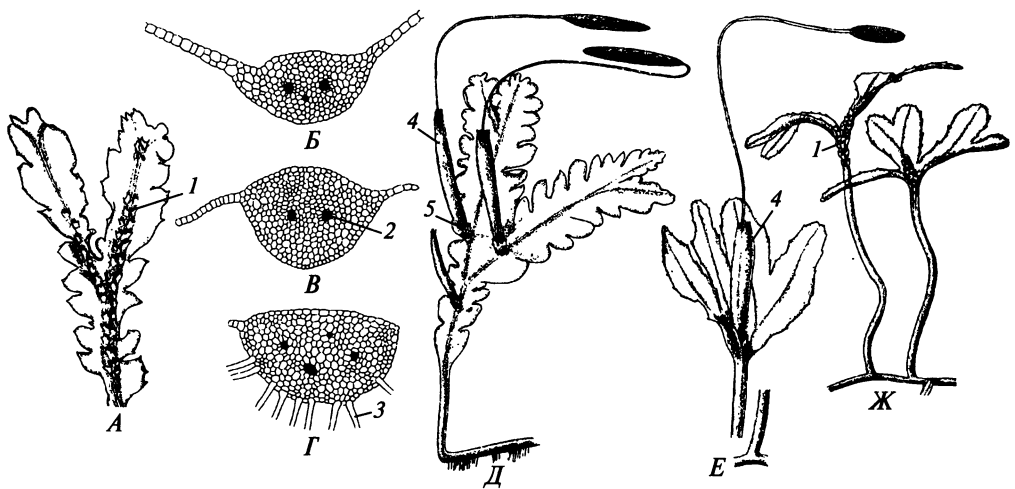


Рис. 38. *Symphyogyne*:

А—Д — мужской таллом (А), поперечные срезы листовидной пластинки (Б), «черешка» (В) и «корневища» женского таллома (Г) и женский таллом (Д) *S. rubritincta* со спорогониями; Е, Ж — таллом со спорогонием (Е) и мужской таллом (Ж) *S. hymenophyllum*; 1 — чешуйка, прикрывающая антеридий; 2 — водопроводящие элементы; 3 — ризоид; 4 — псевдоперантий; 5 — перихетий

Д). У других ткань таллома или стебля при основании оплодотворенного архегония пролиферирует таким образом, что возникает окружающее растущий спорогоний трубчатое мясистое, заканчивающееся шейкой оплодотворенного архегония вместилище, на поверхности которого располагаются неоплодотворенные архегонии и находившиеся при них чешуйки (см. рис. 34, Б; 36, Б; 37, А, Л). Это вместилище называют *побеговым*, или *стеблевым*, *чехликом*, а чешуйки — *парафиллами*, хотя чехлик может развиваться не только на побеге, но и на талломе. Иногда ткань таллома, пролиферируя у основания группы архегониев, один из которых был оплодотворен и преобразовался в эпигоний, образует вмещающую чехлик со спорогонием незамкнутую наверху трубку или воронку, окруженную в свою очередь перихетием. Такое трубчатое или воронковидное вместилище называют *псевдоперантием* (см. рис. 34, В). Настоящий периантий, представляющий собой результат конгенитального срастания окружающих архегонии листьев, развивается снаружи от эпигония, или побегового чехлика, у растений, обладающих побегом. Он имеет вид невысокого валика, по краю которого располагаются свободные окончания листьев.

Возникающая из амфитеция стенка коробочки состоит из 1—5 слоев клеток. Из производных эндотеция образуются спорозиты, элатероциты, а у большинства мейцгериевых — и элатерофор. Спорозиты перед мейозом становятся четырехлопастными (см. рис. 32, Е). Из элатероцитов образуются элатеры, которые могут быть сравнительно короткими или длинными и бичевидными. Элатерофор представляет собой участок стерильной ткани, отходящий от дна или от верхушки коробочки (см. рис. 33, В; 37, К) и состоящий из сравнительно коротких тонкостенных клеток, соединенных с элатерами, которые в отли-

чие от свободных элатер называют *фиксированными*, и обычно отличающихся от них по длине и строению. Мощно развитый элатерофор имеет вид поднимающейся со дна коробочки колонны или свисающей сверху сосульки, достигающей половины длины коробочки. При слабо развитом элатерофоре фиксированные элатеры кажутся отходящими непосредственно от дна или от верхушки коробочки.

Ножка созревшего внутри эпигония или побегового чехлика спорогония может быть как очень массивной, так и очень тонкой, варьируя по диаметру от 4 до 20 клеток в зависимости от вида. Перед рассеиванием спор ножка у большинства мейцгериевых сильно удлиняется, вынося эллипсоидальную или шаровидную коробочку далеко за пределы прикрывавших спорогоний структур (см. рис. 32, Ж; 33, Е; 34, Д; 35, В; 36, Б; 37, Л; 38, Д, Е).

Оказавшаяся на открытом воздухе коробочка у многих мейцгериевых вскрывается по образующимся сверху вниз щелям четырьмя створками. Если в коробочке есть хорошо развитый верхушечный элатерофор, то он при этом разрывается на четыре прикрепленные к верхушкам створок части (см. рис. 36, Б). При чередовании режимов высыхания и намокания присоединенные одним из своих концов к базальному или верхушечному элатерофору фиксированные элатеры будут периодически разбрасывать приставшие к ним споры. При слабо развитом верхушечном элатерофоре створки коробочки остаются соединенными на верхушке (рис. 37, Л). Коробочка может также вскрываться одной щелью, двумя либо 5—7 и даже 12—14 неравными створками. У некоторых мейцгериевых стенка в верхней части коробочки распадается на кусочки.

Споры у большинства мейцгериевых одиночные, мелкие или средних размеров, диаметром от 15 до 50 мкм. Хотя на проксимальной поверхности спор и может быть четко выражен трехлучевой гребень, споры безапертурные или каталептные. У *Fossombronia*, чьи споры кажутся каталептными, а иногда даже обладают трехлучевым проксимальным гребнем, проростковая трубка появляется в экваториальной зоне, там, где смыкаются резко различные по скульптуре дистальный и проксимальный участки экзоспория. У *Pelliaceae* споры прорастают внутри коробочки, из которой высеиваются покрытые растянувшейся спородермой многоклеточные гаметофиты (см. рис. 33, Б).

Свойственная многим мейцгериевым микотрофность в наибольшей степени выражена у *Cryptothallus mirabilis* (см. рис. 37, Л), чей незеленый таллом погружен в торфянистый субстрат, над поверхностью которого в сезон спороношения поднимаются на белой ножке черные коробочки.

У представителей *Blasiaceae* при основании листьев с нижней стороны располагаются полые бугорки с отверстием (см. рис. 35, Б, Д), которое прикрыто слизевым волоском. Внутри полости также имеется слизевой волосок, который после того, как «домик», или домаций (его еще называют листовым ушком), заселяют цианеи из рода *Nostoc*, начинает ветвиться, и домации приобретают вид темных пятен при основании листьев (см. рис. 35, А).

Мейцгериевые широко распространены по земному шару. Ареалы многих олиготипных и монотипных родов невелики по площади или характеризуются значительными дизъюнкциями, что наряду с морфологическими особенностями растений может свидетельствовать о большой древности как этих родов, так и группы в целом. Среди мейцгериевых есть и такие богатые эпифитами роды, как *Metzgeria* и *Riccardia*, диверсификация которых, очевидно, в

значительной мере была обусловлена появлением в палеогене многочисленных экологических ниш в сообществах с господством покрытосеменных.

Существование среди мезгериевых растений с невыводимыми один от другого типами апикальной организации — с клиновидной и тетраэдрической клетками — может указывать на парафилетичность этого класса. Об этом свидетельствуют также полученные в последнее время результаты молекулярно-генетических исследований. Согласно этим данным, *Blasia*, например, попадает в кладу, в которую входят *Sphaerocarpos*, *Marchantia* и *Monoclea*, но не слоевищные мезгериевые. Об амфигастриях у *Blasiaceae* и спорочитах с одной пластидой у *B. pusilla* речь шла ранее (см. с. 69—70). Поэтому не случайно некоторые исследователи предлагают выделять *Blasiaceae* в самостоятельный класс.

2.2.5. Classis Calobryopsida — класс калобриеые

Класс представлен одним родом *Haplomitrium* примерно с 15 видами. Часть видов до недавнего времени относили к роду *Calobryum*, выделять который в настоящее время признано нецелесообразным.

Развитие и строение гаметофита. При прорастании спор *Haplomitrium* экзоспорий лопаются, и спустя некоторое время возникает клубенок, состоящий из нескольких клеток. Таким образом, из онтогенеза практически полностью выпадает фаза одно- и двухмерного таллома. На клубневидной протонеме образуется несколько цилиндрических отростков, на верхушке каждого из которых появляется тетраэдрическая клетка, дающая начало стеблю, слизевым волоскам и листьям разных формаций. При этом отделенный апикальной клеткой уплощенный клиновидный пентаэдрический мерофит разделяется двумя перегородками, проходящими параллельно антиклинальным граням пентаэдра, на три клетки. Срединная из них, сходная по форме с материнским пентаэдром, затем даст начало или слизевому волоску, или листу (рис. 39, А), что позволяет гомологизировать эти боковые органы между собой и называть оси с волосками корневищами или столонами. При ветвлении боковые ветви образуются из поверхностных клеток материнской оси, а так как эти клетки не находятся в пазухах листьев или слизевых волосков, то ветвление побегов *Haplomitrium* характеризуют как экзогенное и интеркалярное.

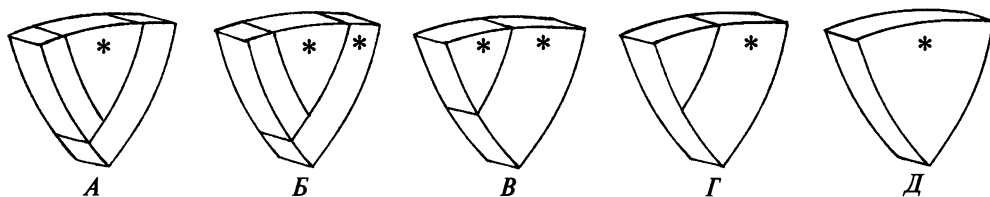
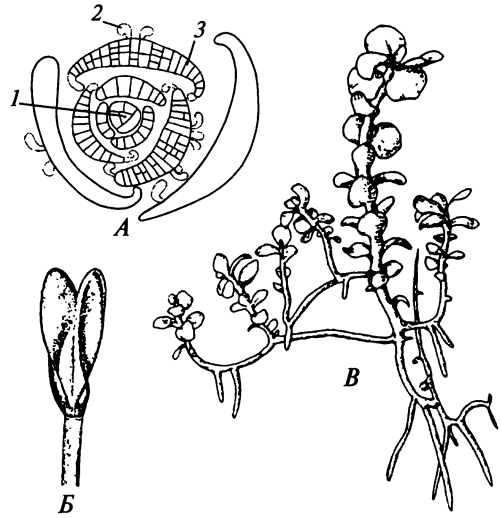


Рис. 39. Мерофиты печеночников:

А — Metzgeriopsida, Calobryopsida; Б — Treubiopsida; В, Г, Д — Jungermanniopsida. Нижний угол пентаэдров располагается в центре формирующегося стебля, а верхняя грань является частью внешней поверхности стебля. Знаком * обозначены клетки, из которых после периклиального деления возникает инициальная ось

Рис. 40. *Haplomitrium blumei* (А), *H. hookéri* (Б), *H. mnioides* (В):

А — поперечный срез верхушки побега; Б — вскрывшаяся коробочка; В — гаметофит; 1 — апикальная клетка; 2 — слизевой волосок; 3 — зачаток листа



У зрелого гаметофора у поверхности почвы расположены корневища, покрытые чехлом слизи, в которой поселяются различные микроорганизмы, в том числе цианеи. Ризоидов у *Haplomitrium* нет, и корневища поглощают воду всей поверхностью. Они ветвятся таким образом, что образуется кораллоподобная система осей, в которой, если рассматривать ее сбоку, можно выделить состоящие из осей трех порядков ветвления участки, напоминающие буквы Н и К (рис. 40, В). Корневища, проникающие в субстрат на глубину до 2—3 см, некоторые исследователи называют корнями.

Когда верхушка корневища начинает расти вверх и корневище переходит в побег, на смену слизевым волоскам приходят чешуевидные низовые, а затем нормальные срединные листья, располагающиеся, как и волоски, тремя рядами. Ортотропные побеги изофилльные, с поперечно прикрепляющимися листьями, плагиотропные — с одним рядом спинных, более мелких и поперечно прикрепляющихся листьев и двумя рядами брюшных, более крупных и слегка сбигающих листьев. Побеги обладают ограниченным ростом, достигая в высоту 1—2, у некоторых видов 3 см. В основании побегов появляются новые корневища или столоны, которые в свою очередь ветвятся и дают начало новым побегам. Таким образом, последовательно снизу вверх появляются все новые и новые системы симподиально нарастающих побегов, самые верхние из которых находятся в наиболее благоприятных для фотосинтеза условиях.

Стебли *Haplomitrium* диаметром 0,5—1,5 мм и высотой 0,5—3 см зеленые и состоят из тонкостенной эпидермы, крахмалоносной коры из вытянутых тонкостенных клеток и центрального тяжа из водопроводящих элементов, нередко называемых гидроидами примитивного типа, но которые больше похожи на водопроводящие клетки мезгериевых (рис. 41, Д). Тонкие стенки этих удлинённых мертвых клеток пронизаны одиночными микроперфорациями, возникшими на месте плазмодесм.

Срединные листья обычно цельные, длиной 1—5 мм, округлые или яйцевидные, реже выемчатые или двулопастные. На большем своем протяжении листья однослойные, но при основании, изредка также и по срединной линии, двух-, четырехслойные. У некоторых видов по краю и на поверхности листа располагаются одно-двухклеточные волоски (см. рис. 40, А). Клетки листа с равномерно утолщенными стенками, с поверхности несмачиваемые, что свойственно эндогидридным растениям. Во всех хлорофиллоносных клетках побега *Haplomitrium* имеются многочисленные мелкие масляные тела.

У *H. hookeri* в культуре отмечено образование по краю листа выводковых почек, которые, вероятно, образуются при определенных условиях и у дикорастущих экземпляров. Приникающие глубоко в субстрат корневища не только поглощают воду, но и служат органами вегетативного размножения, способными дать начало новому растению при отмирании надземных побегов.

H. monóicum — растение однодомное, остальные виды рода двудомные. Гаметангии развиваются обычно по типу *Haplomitrium*, но иногда и по типу *Jungermannia*. У большинства видов они располагаются на утолщенной верхушке стебля и окружены тремя сближенными между собой листьями (см. рис. 41, Б, В). На верхушке стебля образуется до 125 антеридиев или до 25 архегониев. Апикальная клетка мужского побега не становится инициальной антеридия, поэтому побег после формирования антеридиев может пролиферировать (см. рис. 41, В). Побеги женских растений бывают акро- и анакрогинными, но побеги у анакрогинных растений при образовании спорогония не пролиферируют. Есть виды, у которых наряду с верхушечными собраниями гаметангиев имеются гаметангии, сидящие поодиночке на стебле вне всякой связи с листьями (см. рис. 41, Б, В).

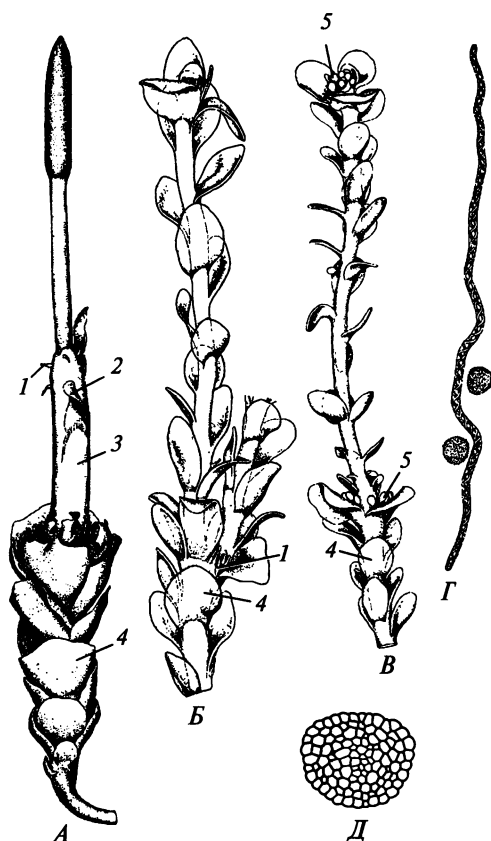


Рис. 41. *Haplomitrium gibbsiae* (А), *H. intermedium* (Б—Д):

А — побег со спорогонием; Б—Д — женский (Б) и мужской (В) побеги, элатера и споры (Г) и поперечный срез стебля (Д); 1 — неоплодотворенный архегоний; 2 — придаточный лист; 3 — побеговый чехлик; 4 — спинной лист; 5 — антеридий

У большинства видов антеридии довольно крупные, шаровидные или эллипсоидальные, сидящие на более или менее длинной ножке. Блефаропласт сперматозоида *Haplomitrium* сильно отличается от блефаропласта мейгериевых — основная пластинка у него с открытой апертурой и много шире (у *H. gibbsiae* она состоит из 84 микротрубочек). Архегоний с очень длинной, с 16—40 канальцевыми клетками шейкой, трубка которой состоит из 4—10 продольных рядов клеток.

Развитие и строение спорофита. На побеге могут развиваться два-три спорогония. При появлении зародыша верхушка стебля в основании собрания архегониев пролиферирует с образованием вмещающей спорогоний трубки, верхушка которой заканчивается шейкой оплодотворенного архегония. Это трубчатоеместилище называют побеговым, или стеблевым, чехликом (см. рис. 41, А). Чехлик может достигать 1—1,5 см в длину, с толщиной стенки до 10 клеток, а на его поверхности, кроме неоплодотворенных архегониев, иногда развиваются небольшие листья, называемые *придаточными*.

Клетки археспория, поделившись митотически несколько раз, образуют цепочки спороцитов, но более короткие, чем цепочки спороцитов у *Monoclea*. Спороциты перед мейозом становятся четырехлопастными. Созревший спорогоний имеет массивную зеленую ножку и длинную коробочку (см. рис. 41, А). Стенка коробочки у основания или у верхушки состоит из двух-трех, а на остальном протяжении из одного слоя клеток с продольным кольцевидным утолщением стенки. Элатеры свободные, бичевидные (см. рис. 41, Г), но у *H. hookeri*, кроме свободных элатер, иногда развиваются немногочисленные фиксированные элатеры, прикрепляющиеся одним из своих концов к основанию или к верхушке коробочки.

Коробочка вскрывается двумя или четырьмя соединяющимися своими верхушками створками, реже одной продольной щелью (см. рис. 40, Б). Споры некрупные, диаметром 20—25 мкм, каталептные.

В клетках эпидермы и коры корневищ некоторых видов обнаружены клубки гиф, что указывает на определенную степень микотрофности *Haplomitrium*.

Большая часть видов *Haplomitrium* приурочена к экваториальному и субэкваториальному климатическим поясам, где они обычно встречаются в горных районах. Распространенный в приатлантических районах Северного полушария *H. hookeri* идет на север до Шпицбергена. Виды *Haplomitrium* обычно входят в состав пионерных растительных группировок, обитая на сырой минеральной или сильно гумусированной почве или на сгнивших стволах.

На некоторых кладограммах, построенных по результатам молекулярно-филогенетического анализа, *Haplomitrium* вместе с *Treubia* образует кладу, сестринскую ко всем остальным печеночникам. Многие из свойственных калобриевым морфологических признаков по отдельности можно обнаружить у представителей всех классов печеночников. Особенно много у *Haplomitrium* признаков, общих с мейгериевыми, но ему свойственны также признаки, не отмеченные у других печеночников.

Среди таких признаков обращает на себя внимание образование гаметангиев на междоузлиях стебля. Эта особенность, а также наличие корневищ без ризоидов (но со слизевыми волосками) — корневищ, которые можно рассматривать как первый шаг к эволюции побега с тетраэдрической апикальной клеткой, позволяют некоторым исследователям считать *Haplomitrium* живым

ископаемым, сохранившим ряд признаков своих древнейших предков. В то же время не исключено, что приуроченность калобриевых к местам, которые характеризуются резкими стохастическими колебаниями важнейших экологических факторов и где отбор идет по г-типу, обусловило появление у этих растений не только клубневидной протонемы, но и созревающих на ранней стадии онтогенеза архегониев и антеридиев, которые многие исследователи относят к наиболее примитивному типу гаметангиев из-за сходства начальных этапов их развития.

2.2.6. Classis Treubiopsida — класс трейбиевые

Класс представлен семью видами рода *Treúbia* и двумя видами рода *Apotreúbia*, относящимися к одному семейству Treubiaceae.

Развитие и строение гаметофита. Плагииотропный побег трейбиевых, как и плагииотропный побег *Haplomitrium*, обладает тетраэдрической апикальной клеткой, но эта клетка обращена к субстрату не двумя гранями, как у *Haplomitrium*, а одной, и листья образуются только из спинных мерофитов (рис. 42, Г). Отделяемые этой клеткой по двум верхним граням пентаэдрические мерофиты вскоре становятся трехклеточными, как и подобные же мерофиты *Haplomitrium*, сферокарповых, маршанциевых и мецгериевых, но сложенный вдоль и облегающий стебель лист трейбиевых образуется из дериватов двух клеток поделившегося мерофита (см. рис. 39, Б), а не из дериватов одной срединной, как у *Haplomitrium*. Из дериватов срединной клетки возникает слегка сбегаящая по стеблю крупная брюшная доля листа, а из дериватов обращенной кверху краевой клетки — маленькая чешуевидная, прикрепляющаяся поперек стебля спинная доля (см. рис. 39, А). Брюшная доля листа на большем своем протяжении многослойная, лопатчатая, достигающая 1 см в длину у *T. insignis*. Отделяемые апикальной клеткой брюшные мерофиты дают начало слизевым волоскам, которые, как и у *Haplomitrium*, гомологичны листьям, возникшим в процессе эволюции из волосков. Некоторые исследователи, относя Treubiaceae к порядку Metzgeriales или к надпорядку Metzgeriales, описывают побег трейбиевых как уплощенный стеблеобразный таллом с боковыми листовидными и спинными чешуевидными выростами.

Сочный уплощенный стебель в зависимости от вида варьирует от 1 до 15 см в длину и характеризуется боковым интеркалярным и псевдодихотомическим ветвлением. Брюшная поверхность стебля покрыта толстым слоем слизи (см. рис. 42, Е); на этой же стороне располагаются и гладкостенные длинные ризоиды. Большая часть стебля состоит из тонкостенных хлорофиллоносных паренхимных клеток, среди которых рассеяны идиобласты (см. рис. 42, Е), содержащие немногочисленные хлоропласты и крупное масляное тело. В центре стебля располагается тяж из слегка удлинённых клеток (см. рис. 42, Б).

Трейбиевые размножаются вегетативно при партикуляции или посредством многоклеточных выводковых тел, сидящих на однорядных ножках в пазухе спинной доли листа (см. рис. 42, Д, Ж).

За исключением *Apotreubia nana* трейбиевые — растения двудомные, анакروجинные. Многочисленные гаметангии располагаются группой в пазухе спинной доли листа (см. рис. 42, В, Д). Антеридий крупный, эллипсоидальный, на

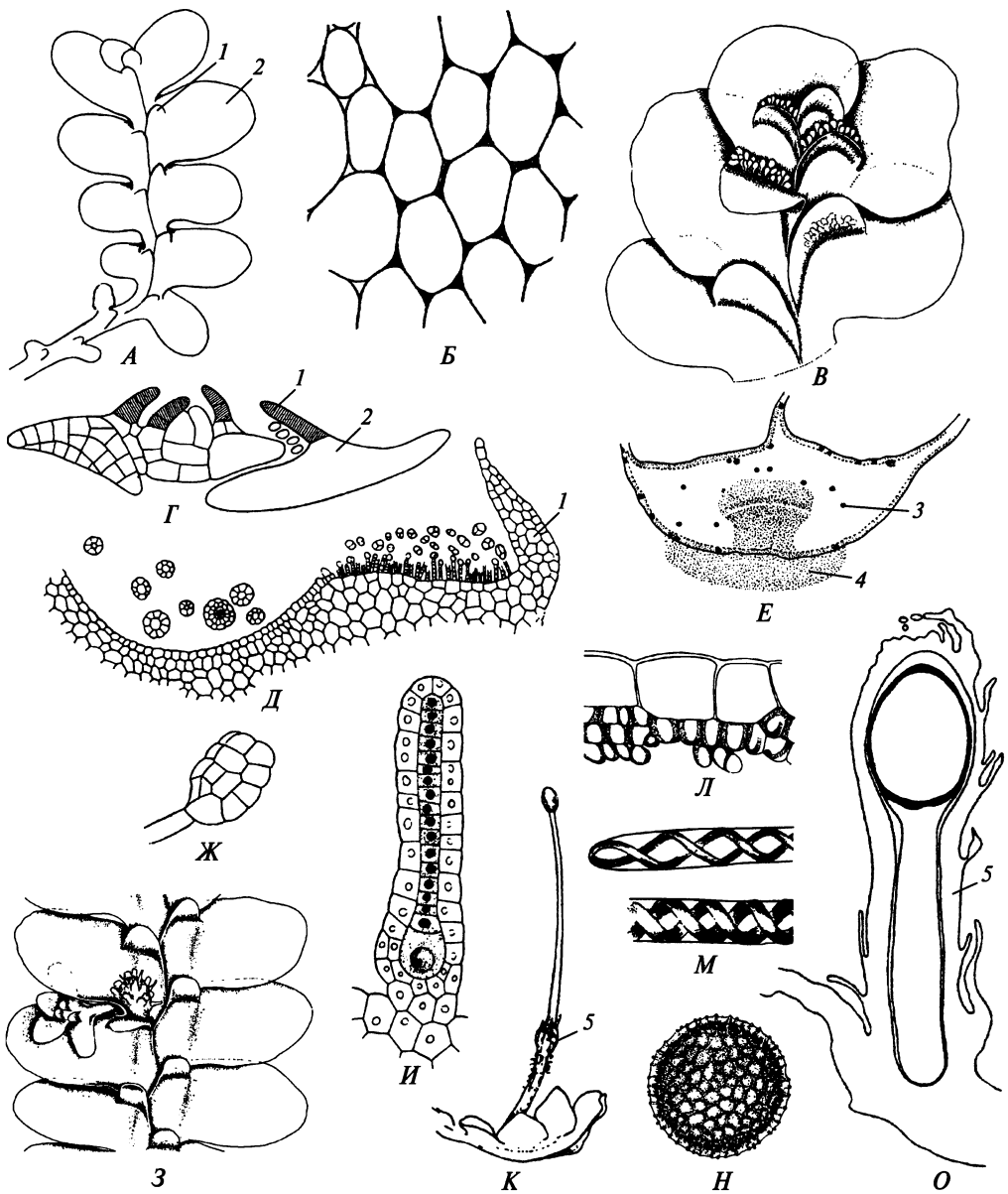


Рис. 42. *Treubia insignis* (А, Б, Г, Д, Ж—О), *T. lacunosa* (В, Е):

А — молодой побег; Б — центральный тяж на поперечном срезе стебля; В — верхушка побега с антеридиями; Г — поперечный срез верхушки побега; Д — участок поперечного среза побега с архегониями (слева) и выводковыми телами (справа); Е — поперечный срез побега; Ж — выводковое тело; З — побег с молодой ветвью и со спорогонием в побеговом чехлике; И — архегоний; К — побег с созревшим спорогонием; Л — поперечный срез стенки коробочки; М — участки элатер; Н — спора; О — продольный срез побегового чехлика и спорогония; 1 — спинная доля листа; 2 — брюшная доля листа; 3 — идиобласт с масляным телом; 4 — слизь; 5 — побеговый чехлик

длинной многорядной ножке. Сперматозоиды *Treubia* по строению более всего сходны со сперматозоидами *Haplomitrium*. Основная пластинка блефаропласта, как и у *Haplomitrium*, с открытой апертурой, но сама пластинка асимметрична и много шире (у *T. tasmanica* она состоит из 104 микротрубочек). Трубка шейки архегония трейбиевых состоит из 5 продольных рядов клеток, а число шейковых канальцевых клеток достигает 16 (см. рис. 42, *И*).

Развитие и строение спорофита. На побеге созревает только один спорогоний. Он развивается внутри массивного побегового чехлика (см. рис. 42, *З*, *О*), на поверхности которого, кроме неоплодотворенных архегониев, имеются зеленые пластиночки, обычно называемые парафизами или парафиллами, но, очевидно, их можно называть, как и у *Haplomitrium*, придаточными листьями. У спорогония толстая ножка диаметром в 12—22 клетки и эллипсоидальная коробочка с трех-, пятислойной стенкой (см. рис. 42, *Л*). Спороциты перед мейозом становятся четырехлопастными. Наряду со свободными бичевидными элатерами (см. рис. 42, *М*) в коробочке образуются немногочисленные короткие элатероподобные клетки, прикрепляющиеся одним из концов к основанию коробочки, что позволяет считать, что у трейбиевых есть слаборазвитый базальный элатерофор. Коробочка вскрывается четырьмя расходящимися своими верхушками створками. Споры мелкие, диаметром 20—25 мкм, каталептные (см. рис. 42, *Н*).

Представители семейства обитают на влажной, хорошо гумусированной почве и распространены на некоторых островах Тихого океана и в прилегающих к нему районах Азии, Северной и Южной Америки, а также в Гималаях. Изолированное от основного ареала местонахождение *Apotreubia nana* отмечено на Таймыре. Такой ареал позволяет предполагать большую древность трейбиевых, которые, вероятно, уже в конце палеозоя обитали на прилегающих к океану районах Пангеи.

2.2.7. Classis Jungermanniiopsida — класс юнгерманиевые

Самый крупный класс печеночников насчитывает от 5 000 до 7 000 видов и примерно 300 родов, объединенных примерно в 50 семейств и разное число порядков.

Развитие и строение гаметофита. Юнгерманиевым свойственно как экзо-, так и эндоспорическое прорастание спор (рис. 43). При экзоспорическом прорастании проросток на первых стадиях развития может быть представлен более или менее длинной однорядной простой, реже — ветвящейся нитью, переходящей затем в пластинку и далее — в многослойный небольшой таллом. Двухмерный, а затем и трехмерный талломы при экзоспорическом прорастании могут возникать и гораздо быстрее — спустя всего три-четыре деления после начала прорастания, как это обычно имеет место при эндоспорическом прорастании. Переход к радиально- или билатерально-симметричному побегу связан с появлением у проростка характерной для класса тетраэдрической апикальной клетки (см. рис. 45, *А*, *Б*). Три направленные внутрь тела грани этой клетки равны между собой либо обращенная к субстрату (брюшная) грань меньше двух других. Среди юнгерманиевых лишь один род *Pleurozia* имеет

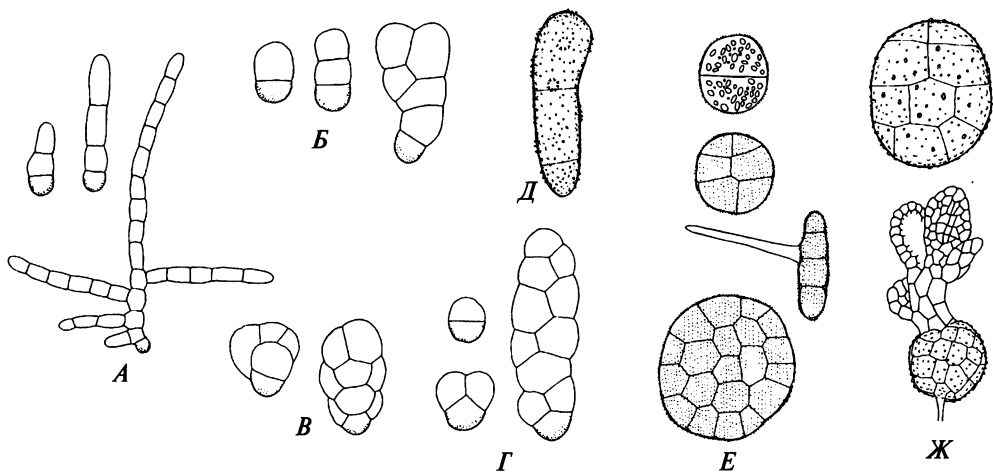


Рис. 43. Проростки юнгерманиевых:

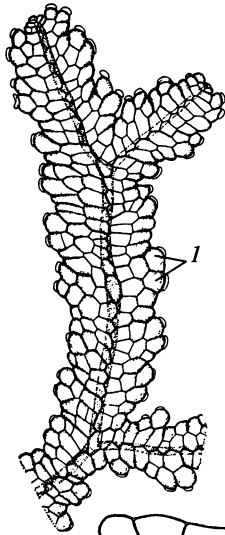
A—Г — проростки, возникающие при экзоспориическом прорастании (*A* — развивающиеся по типу *Cephalozia* у *Novellia curvifolia*; *Б, В* — развивающиеся по типу *Nardia* у *Calypogeia tosána* (*Б*) и *Diplrophyllum serrulatum* (*В*); *Г* — развивающиеся по типу *Bazzania* у *B. tridens*); *Д—Ж* — проростки, возникающие при эндоспориическом прорастании (*Д* — развивающиеся по типу *Lejeunea* у *L. discreta*; *Е* — развивающиеся по типу *Radula* у *R. oyamensis*; *Ж* — развивающиеся по типу *Frullania* у *F. densiloba*)

линзовидную апикальную клетку. Как отмечено выше (см. с. 71), по молекулярным данным, *Pleuzozia* ближе к мецгериевым, чем к юнгерманиевым.

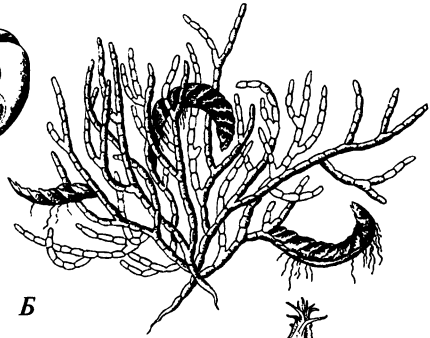
Некоторым юнгерманиевым свойственна неотения. Например, у эпифилльной *Protocephalozia ephemeroïdes* гаметофит бóльшую часть своей жизни представлен однорядной ветвящейся протонемой, на которой в конце концов образуются короткие побеги с гаметангиями (рис. 44, *Б*). У *Metzgeriopsis pusilla* недолговечные короткие генеративные побеги вырастают на долгоживущем пластинчатом талломе (рис. 44, *В*).

Стебель юнгерманиевых в зависимости от таксона варьирует от 1 мм до 15 см в длину и от пяти клеток до нескольких десятков клеток в диаметре. На поперечном срезе он выглядит округлым или уплощенным (см. рис. 44, *Д*; 45, *Г*). У некоторых родов с редуцированными листьями стебель вегетативного побега представляет собой основной фотосинтезирующий орган и внешне похож на цилиндрический или пластинчатый таллом (см. рис. 44, *А, Г, Е*). Составляющие стебель клетки либо все более или менее сходны между собой, либо наблюдается дифференцировка клеток, и в таких случаях выделяют гиалодерму и сердцевину или кору и сердцевину (см. рис. 44, *А*; 45, *В, Г*).

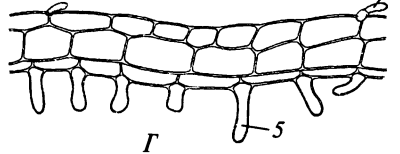
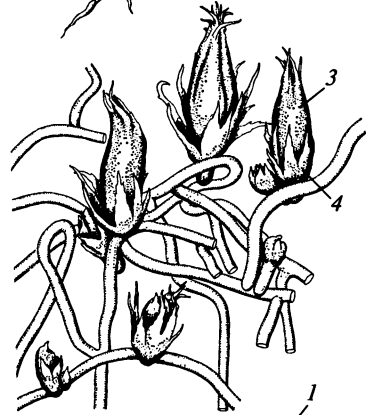
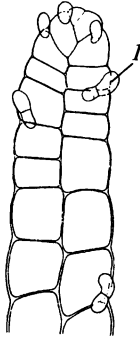
При формировании срединного нередуцированного листа из отделенного апикальной клеткой уплощенного клиновидного мерофита возникают две клетки. У большинства родов из периклиналиных дериватов этих клеток образуется двухклеточный зачаток листа (см. рис. 39, *В*). У *Phycolepidozia exigua* лишь одна из клеток двухклеточного мерофита, поделившись периклиналино, дает начало редуцированному до слизевого волоска спинному листу (см. рис. 39, *Г*; 44, *Г*). Кроме того, одноклеточный зачаток листа возникает и тогда, когда мерофит сразу поделится периклиналино на две клетки, из которых



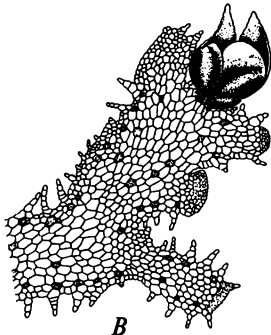
A



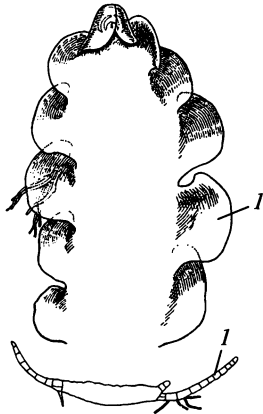
Б



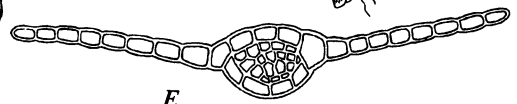
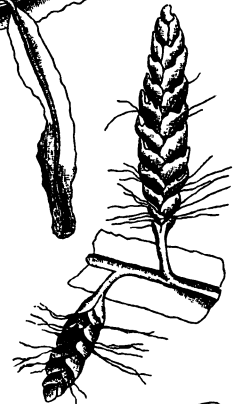
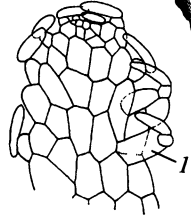
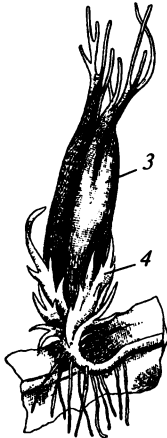
Г



В



Д



Е

Рис. 44. Гаметофиты юнгерманниевых:

A — побег со спинной стороны (вверху) и поперечный срез стебля (внизу) *Zoopsis argentea*; *B* — побег с периантием (слева), лист с антеридием (в середине) и антеридиальные побеги на нитчатой протонеме (справа) у *Protocephalozia ephemeroides*; *B* — антеридиальный побег на брюшной стороне пластинчатой протонемы *Metzgeriopsis pusilla*; *Г* — верхушка побега со спинной стороны (вверху слева), цилиндрические стебли и побеги с периантием (вверху справа) и продольный срез цилиндрического стебля (внизу) *Phycolepidozia exigua*; *Д* — побег *Schiffneria hyalina* со спинной стороны (вверху) и поперечный срез побега *S. viridis* (внизу); *Е* — побег с брюшной стороны (вверху), побег с перихецием и периантием (слева), верхушка ювенильного побега (в середине), антеридиальные побеги (справа) и поперечный срез слоевищеподобного стебля (внизу) *Pteropsiella frondiformis*; 1 — лист; 2 — гиалодерма; 3 — периантий; 4 — перихециальный лист; 5 — ризоид



внутренняя даст начало коре стебля, а наружная — редуцированному листу (см. рис. 39, *Д*). Если согласиться с предположением, что у древнейших мохообразных мерофиты образовывали слизевые волоски, защищающие апикальную клетку, и лишь впоследствии эти волоски преобразовались в фотосинтезирующие и защищающие генеративные органы энационны листья, то современные формы, у которых мерофит, поделившись с самого начала периклинально, даст начало редуцированному до слизевого волоска листу, можно рассматривать в качестве конечного звена эволюционного псевдоцикла.

Образующиеся у юнгерманниевых фотосинтезирующие листья по завершении развития бывают цельными, двухлопастными, 2—12-раздельными или рассеченными на 4 однорядных сегмента, плоскими или сложенными вдоль, с цельным или реснитчатым краем (рис. 46). Одна из долей листа иногда становится мешковидной и может запасать воду (см. рис. 46, *О, П*). У плагитропных побегов брюшные листья (амфигастрии) обычно меньше спинных и часто отличаются от них своими очертаниями.

Важную роль в морфогенезе листа играют подавляющие рост клеток гидроксипролиновые белки. Искусственное снятие ингибирующего действия этих белков ведет к тому, что у растений, имеющих крупные спинные и небольшие брюшные листья, образуются три ряда листьев, сходных по морфологии с нормальными спинными листьями.

У представителей немногих таксонов, которые считают примитивными, располагающиеся тремя рядами листья радиально-симметричного побега прикрепляются поперек стебля и сходны между собой по морфологии, но у большинства юнгерманниевых брюшные листья плагитропного побега прикрепляются к стеблю поперечно, а спинной лист целиком или только часть его — наискось.

Стенки клеток обычно однослойной пластинки листа бывают равномерно тонкими или чаще всего они сильно утолщены по углам, из-за чего клеточная сеть, если рассматривать лист с поверхности, напоминает уголковую колленхиму на поперечном срезе (см. рис. 46, *Б*). Среди юнгерманниевых с вдоль сложенными листьями есть растения, у которых толщина листа при основании в области кия превышает 10 клеток (рис. 46, *Л*). Стенки клеток снаружи бывают покрыты кутикулой с сосочками. На поверхности листа *Schistochila* многочисленные продольные пластинки с ресничками формируют капиллярную систему, хорошо поглощающую, проводящую и удерживающую воду (см.

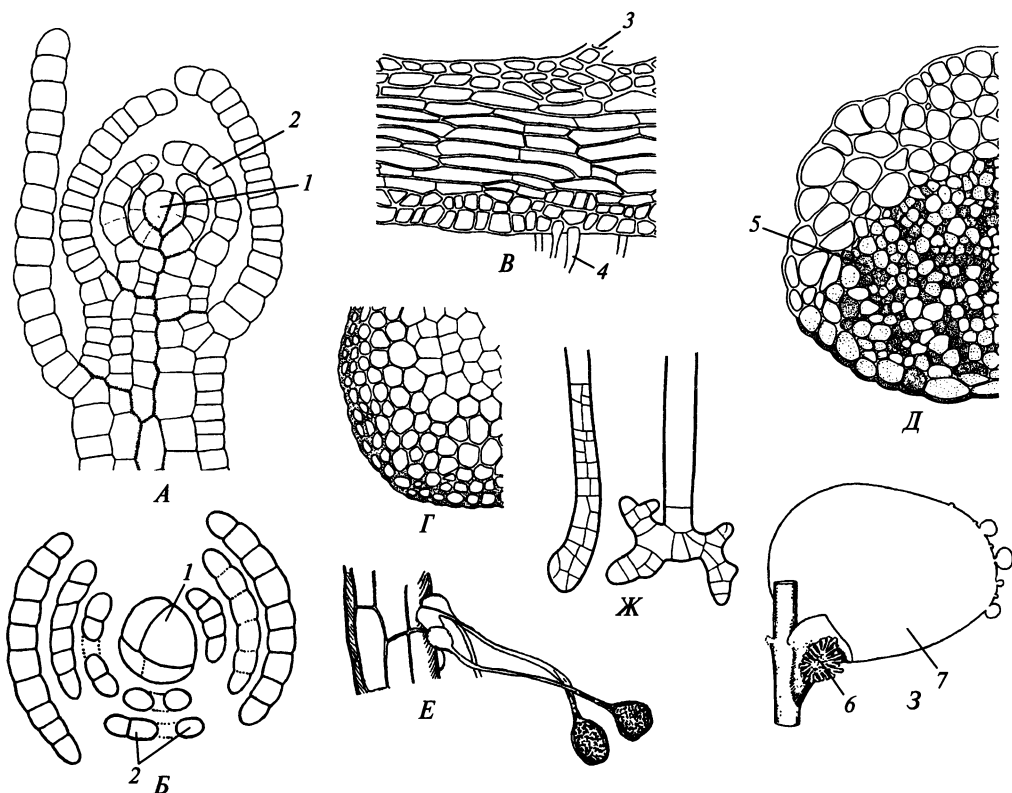


Рис. 45. Побег юнгерманиевых:

A — продольный срез верхушки побега *Cylandrocólea rhizantha*; *B* — поперечный срез верхушки побега *Chilóscyphus* sp.; *B*, *Г* — поперечный (*Г*) и продольный (*B*) срезы стебля *Sphenolóbús mínútus*; *Д* — поперечный срез стебля *Lophozia groenlándica*; *E* — ризоиды *Microlepidozia pauciflóra* с гифами; *Ж* — окончания ризоидов *Schistóchila ciliáta*; 3 — лист *Rádula yanoella*; 1 — апикальная клетка; 2 — зачаток листа; 3 — основание листа; 4 — ризоид; 5 — клетки с гифами; 6 — диск из ризоидов на брюшной доле спинного листа; 7 — спинная доля листа с выводковыми телами по краю

Рис. 46. Листья юнгерманиевых:

A, *Б* — побег (*A*) и клеточная сеть срединной части листа (*Б*) *Herbertus aduncus*; *B*, *Г* — спинной (*B*) и брюшной (*Г*) листья *Tetralophozia setiformis*; *Д* — побег *Arachniopsis coactilis*; *E* — 3 — побег со спинной стороны (*E*), брюшной лист (*Ж*) и клеточная сеть спинного листа (3) *Barbilophozia lycopodioides*; *И* — побег *Trichocólea tomentella*; *К* — побег *Lophocólea bidentáta* с брюшной стороны; *Л* — поперечный срез спинного листа *Pachyschistóchila carnósa*; *М* — побег со спинной стороны (вверху) и поперечный срез спинного листа (внизу) *Schistochila lamelláta*; *Н* — клетки листа *Cryptocólea imbricáta* (масляные тела показаны во всех, хлоропласты — лишь в правой клетке); *O*, *П* — побег с брюшной стороны (*O*) и брюшная доля спинного листа (*П*) *Frullania dilatáta* с колосватками; *P* — побег *Calypogeia muellerána* со спинной стороны; 1 — спинной лист; 2 — брюшной лист; 3, 4 — брюшная (3) и спинная (4) доли спинного листа; 5 — пластиночка; 6 — столбик

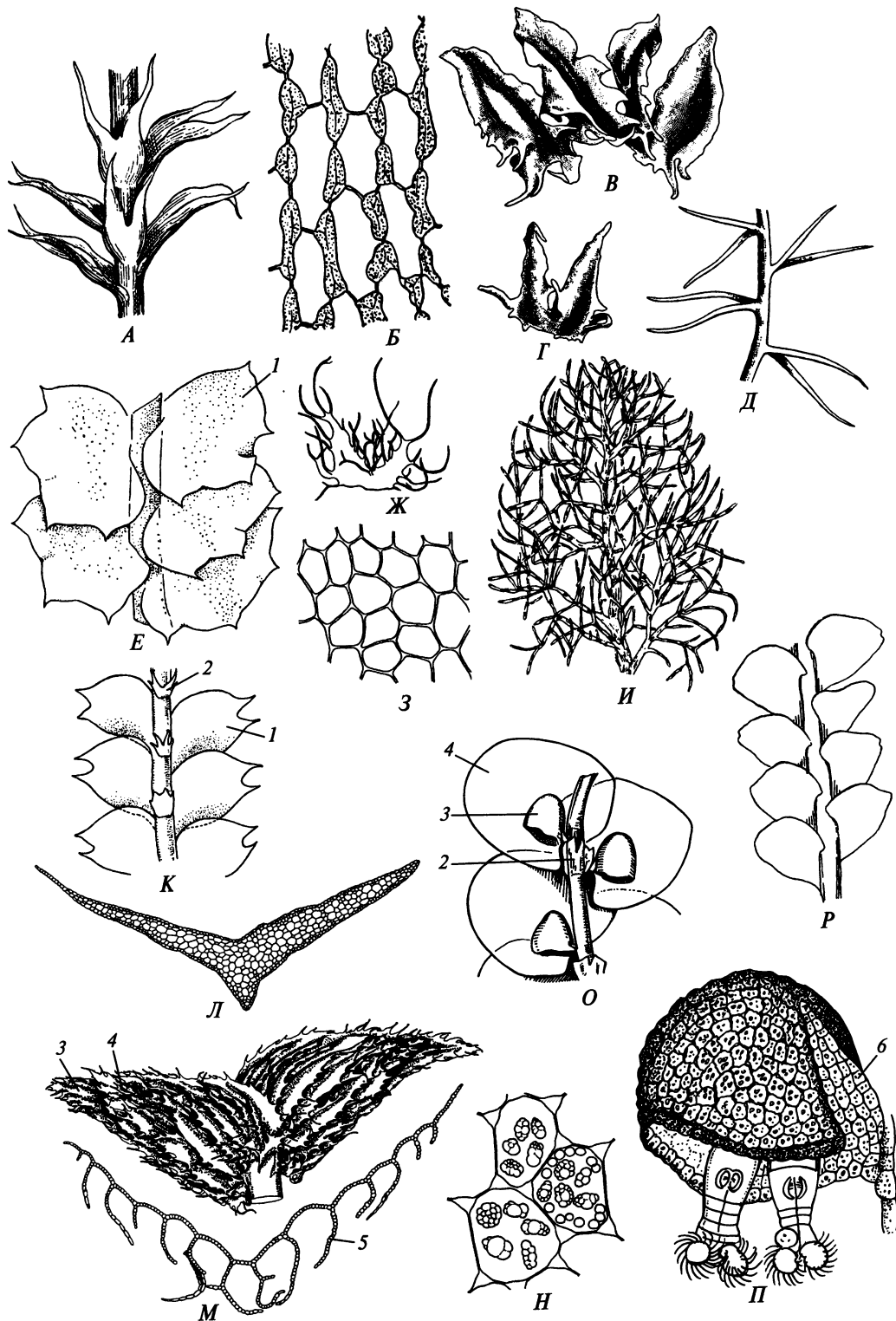
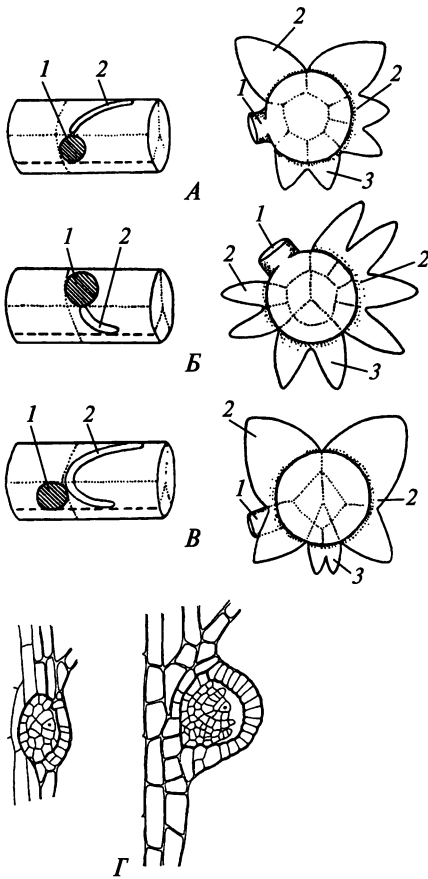


Рис. 47. Заложение ветвей у юнгерманиевых:



А, Б, В — заложение экзогенной пазушной ветви из брюшной (А) и спинной (Б) клетки и подпазушной мерофитов, дающих начало спинным листьям; левый ряд — схемы участков побегов в боковом положении, правый ряд — побеги на поперечном срезе; Г — эндогенная интеркалярная ветвь *Bryópterus filicina* на последовательных этапах своего развития; 1 — ветвь; 2 — спинной лист; 3 — брюшной лист

рис. 46, М). У некоторых юнгерманиевых на стебле возникают небольшие пластинчатые или ветвящиеся нитевидные зеленые выросты, располагающиеся между листьями и поэтому называемые *парафиллами*.

Обычно во всех хлорофиллоносных клетках побега имеются масляные тела, число которых в клетке варьирует от трех до нескольких десятков (см. рис. 46, Н). Нет масляных тел у *Anthelia*, а у *Eremonótus* только идиобласты содержат одно крупное масляное тело. Для клеток побега характерно также присутствие антоцианов и бурых пигментов.

Побеги юнгерманиевых нарастают моноподиально или симподиально. Боковые ветви возникают или из поверхностных, или из глубже лежащих клеток стебля,

в связи с чем различают соответственно экзо- и эндогенное ветвление (рис. 47). При экзогенном ветвлении из двух поверхностных клеток, из которых обычно вырастает лист, одна дает начало ветви, а другая — редуцированному листу. Обычно экзогенные ветви возникают вблизи верхушки стебля, и это ветвление часто ошибочно называют терминальным. Эндогенные ветви, как правило, закладываются значительно ниже верхушки, под пазухой или между листьями, и такое ветвление называют интеркалярным.

Располагающиеся на побеге одноклеточные гладкостенные ризоиды или разбросаны на стебле без всякого порядка, или собраны в пучки у основания брюшных листьев, или образуются на самих листьях или на месте редуцированного листа. У эпифиллов и эпилитов ризоиды выполняют преимущественно функцию прикрепления растения к субстрату, при этом иногда ризоиды одного пучка, смыкаясь своими основаниями, образуют похожий на присоску диск (см. рис. 45, З). Ризоиды эпифилльной *Rádula flácida* проникают через кутикулу в мезофилл листа дерева-хозяина. Они не повреждают клетки, но поглощают из листа воду и фосфаты, что позволяет считать этот печеночник полупаразитом. Возможно, что так же ведут себя и некоторые другие эпифиллы. У *Schistochila* ризоиды с короткими многорядными окончаниями одновременно служат и органами вегетативного размножения (см. рис. 45, Ж).

Из специализированных органов вегетативного размножения у юнгерманиевых чаще всего встречаются образующиеся на обычных или видоизмененных листьях выводковые почки, обычно состоящие из одной или двух клеток. Размножаться растения могут также выводковыми телами, веточками, клубнями и даже верхушками побегов с периантием. У некоторых видов образуются длинные столоны, проникающие в торф на глубину до 20 см (рис. 48). Из них растения могут возобновляться после сильной засухи и даже пожара.

Среди юнгерманиевых есть одно-, дву- и многодомные растения. Гаметангии развиваются по типу *Jungermannia*. Антеридии вместе со слизевыми волосками располагаются в пазухе листьев, которые морфологически обычно отличаются от срединных (рис. 49, А). Листья с антеридиями в пазухе располагаются на специализированных, обладающих детерминированным ростом веточках (см. рис. 44, Б, Е) либо на верхушке основного побега, который может пролиферировать после того, как антеридии вскроются. Антеридии обычно шаровидные и сидят на одно-, двух- или четырехрядной ножке (см. рис. 49, Б). В пазухе листа обычно располагается по 1—5 антеридиев, но у *Schistochila* их может быть до 130. Основная пластинка блефаропласта сперматозоида у немногих изученных к настоящему времени видов обладает закрытой апертурой и состоит из 14—25 микротрубочек.

Архегонии в числе 1—30 образуются на верхушке стебля, который прекращает расти в длину, что позволяет называть юнгерманиевые акрогинными растениями. Шейка архегония сравнительно короткая, с 8—10 канальцевыми клетками. У большинства юнгерманиевых при основании собрания архего-

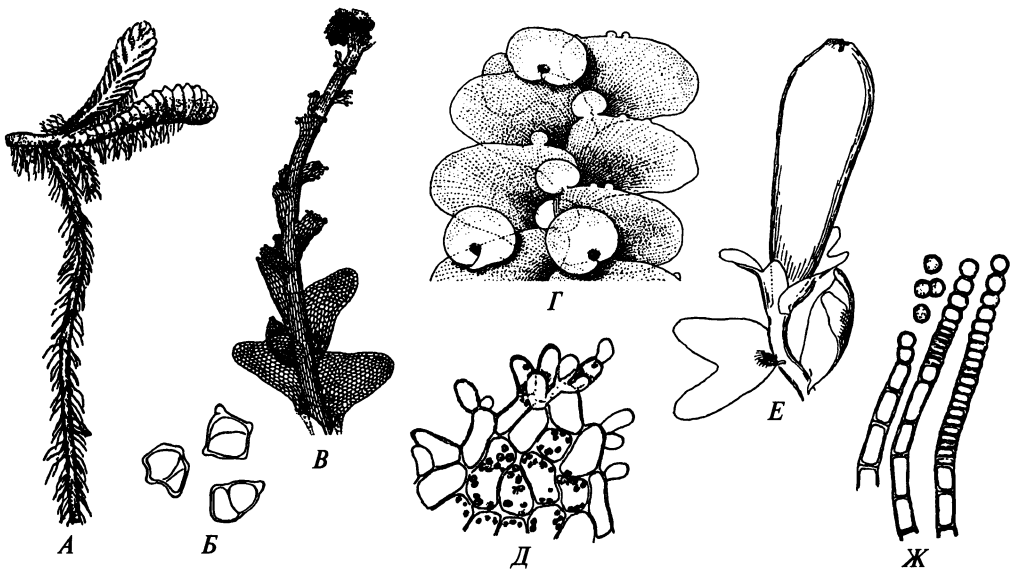


Рис. 48. Органы вегетативного размножения юнгерманиевых:

А — побег *Prasanthus suécicus* со столоном; Б — выводковые почки *Barbilophozia lycopodioides*; В — верхушка побега *Calypogeia neesiána* с выводковыми почками; Г — побег с выводковыми телами по краю листьев *Radula epiphylla* со спинной стороны; Д — выводковые почки на листе *Scapania irrigua*; Е — периантий *Gymnocólea infláta*; Ж — выводковые почки, образующиеся из клеток сегментов листа *Blepharostóma trichophyllum*

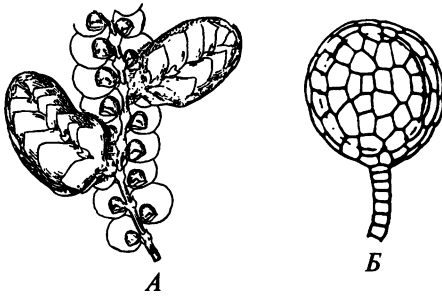


Рис. 49. Побег *Frullania dilatata* с антеридиальными веточками (А) и антеридий *Lophozia excisa* (Б)

ниев формируется периантий, представляющий собой результат конгенитального срастания трех или двух верхушечных листьев. Эти листья, а часто и приближенные к ним перихециальные листья отличаются от срединных большей расчлененностью, а часто и ресничками по краю, что способствует созданию системы капилляров, облегчающей процесс оплодотворения (см. рис. 44, Б, Г, Е).

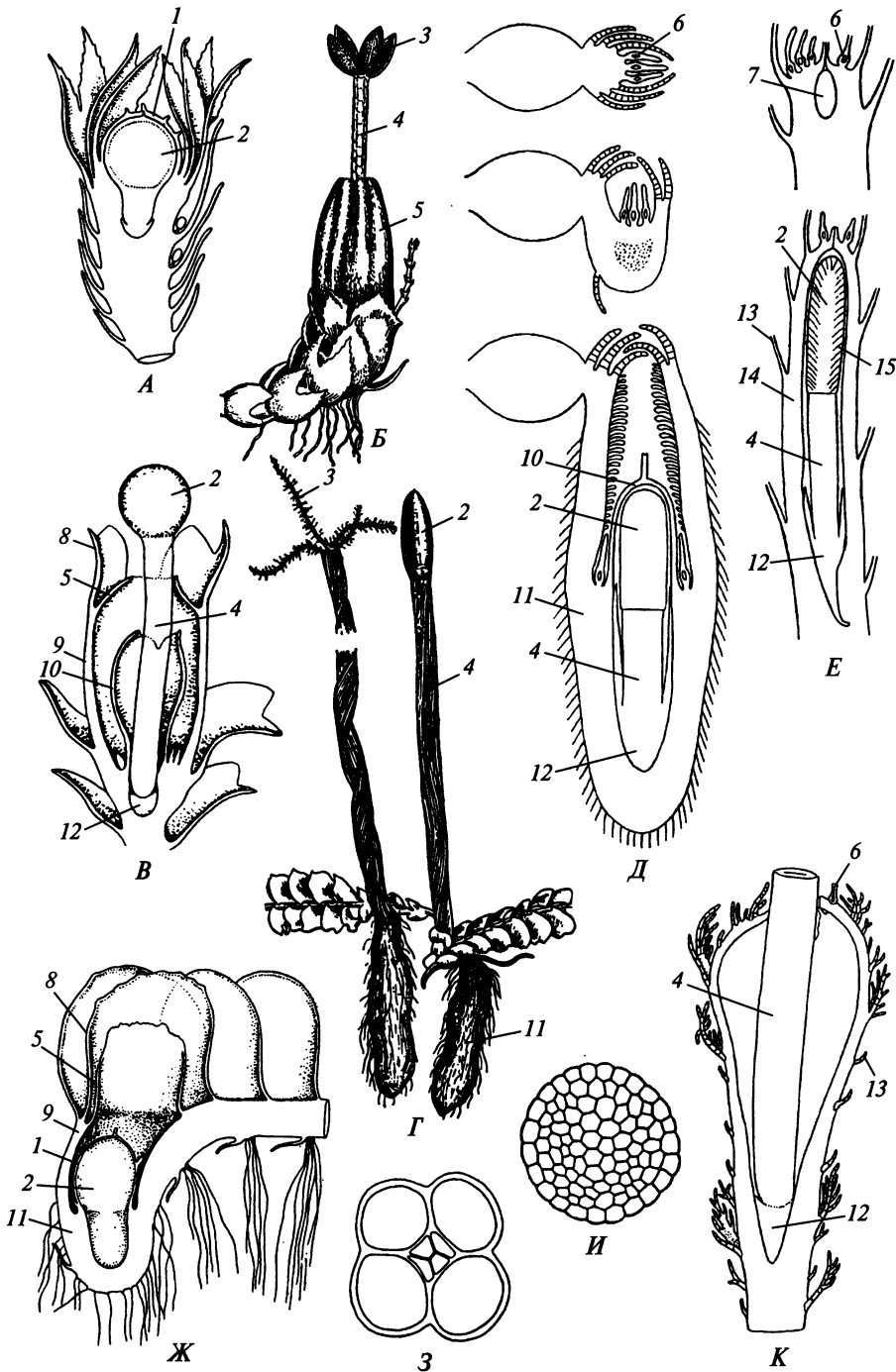
Развитие и строение спорофита. После оплодотворения на верхушке побега возникает обычно один спорогоний. Образующаяся при делении зиготы гипобазальная клетка дает начало клетке-гаустории, а эпибазальная — стопе, ножке и коробочке. С началом развития спорогония начинают разрастаться и ткани на верхушке побега, что ведет к формированию различных структур, защищающих спорогоний от неблагоприятных воздействий внешней среды (см. рис. 50). Непосредственно к спорогонию прилегает эпигоний, или чехлик (рис. 50, А). Если ткань стебля разрастается под неоплодотворенными архегониями, то возникает вмещающий спорогоний побеговый, или стеблевой, чехлик, называемый также стеблевым колпачком, на боковой поверхности которого располагаются неоплодотворенные архегонии, а на верхушке — шейка оплодотворенного архегония (рис. 50, А, Ж). Периантий, у большинства юнгерманиевых окружающий собрание архегониев, быстро обгоняет в росте спорогоний с покрывающим его эпигонием или побеговым чехликом (см. рис. 50, Б).

При разрастании ткани стебля в основании периантия и окружающих его листьев образуется перигиний. Различают три типа перигиния — стеблевой перигиний, марсупий и целокаул. При равномерном акропетальном разрастании ткани возникает побеговый, или стеблевой, перигиний, имеющий вид трубки, на верхушке которой располагаются периантий и окружавшие его листья (см. рис. 50, В). При геотропном разрастании ткани у плагитропного побега под собранием архегониев, вокруг которого располагались периантий и вер-

Рис. 50. Спорогонии и защищающие их структуры у юнгерманиевых:

А — верхушка побега *Anthelia juratzkana* с побеговым чехликом и незрелым спорогонием; Б — верхушка побега *Cephaloziella rubella* с периантием и зрелым спорогонием; В — верхушка побега *Marsupella emarginata* со стеблевым перигинием, покровными листьями, периантием, чехликом и созревшим спорогонием; Г — побеги *Calypogeia fissa* с марсупием и созревшим спорогонием; Д — марсупий у *Calypogeia* sp. на последовательных (сверху вниз) стадиях развития; Е — целокаул у *Gottschea* sp. на последовательных (сверху вниз) стадиях развития; Ж — верхушка побега *Arnellia fénica* с марсупием, перигинием, периантием, побеговым чехликом и незрелым спорогонием; 3 — поперечный срез ножки спорогония *Cephaloziella elachista*; И — поперечный срез ножки спорогония *Mylia anomala*; К — целокаул *Eotrichocolea polyacantha*; 1 — побеговый чехлик; 2 — коробочка спорогония; 3 — створка коробочки; 4 — ножка спорогония; 5 — периантий; 6 — архегоний; 7 — зародыш; 8 — покровный лист; 9 — стеблевой перигиний; 10 — чехлик; 11 — марсупий; 12 — стопа; 13 — парафилл; 14 — целокаул; 15 — элатера

хушечные листья, возникает сосок, или *марсупий*. Нередко он приобретает вид сумки, на дне которой располагается спорогоний (см. рис. 50, Д), который может быть покрыт либо эпигонием (см. рис. 50, Д), либо побеговым



чехликом (см. рис. 50, Ж). По краю сумки может располагаться стеблевой перигиний с покровными листьями и периантием (см. рис. 50, Ж). У растений без периантия, но с парафиллами стебель разрастается так, что спорогоний оказывается внутри полого стебля, или *целокаула* (см. рис. 50, К).

Ножка спорогония состоит из восьми или большего числа рядов клеток (см. рис. 50, З, И), но никогда не бывает столь массивной, как у мейериевых. Стенка зрелой коробочки составлена 2—10 слоями клеток с разнообразными утолщениями стенок (рис. 51, А—Г). Спорциты перед мейозом становятся четырехлопастными. Элатеры у большинства юнгерманниевых свободные, сравнительно короткие, не бичевидные (см. рис. 51, Ж). У некоторых юнгерманниевых элатеры одним из концов прикреплены к стенке по всей ее поверхности, а другим направлены наискось к основанию коробочки (см. рис. 50, Е). У некоторых видов и второй конец элатеры прикреплен, но более слабо к основанию коробочки; в этом случае при вскрывании коробочки элатеры, отрываясь от основания и оставаясь прикрепленными к створкам, действуют подобно праще (см. рис. 51, Д, З). Есть юнгерманниевые и с базальным эла-

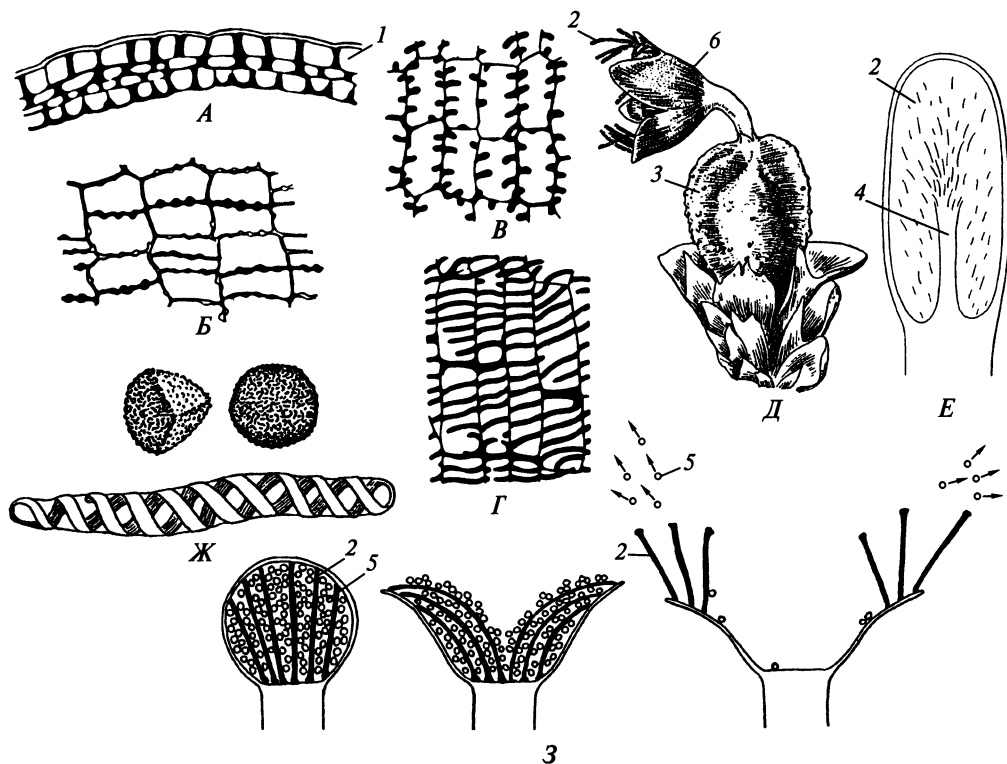


Рис. 51. Коробочка, споры и элатеры юнгерманниевых:

А, Б — поперечный срез стенки (А) и эпидерма коробочки *Lophozia reptans* с поверхности (Б); В, Г — эпидерма (В) и субэпидермальный слой (Г) стенки коробочки *Arnellia fennica*; Д — верхушка побега *Frullania dilatata* с периантием и зрелым спорогонием; Е — продольный срез коробочки *Schistochila splachnophylla*; Ж — споры и элатера *Mylia anomala*; З — расположение элатер в невскрывшейся (слева) и вскрывающейся (в середине и справа) коробочке *F. dilatata*; 1 — эпидерма; 2 — элатера; 3 — периантий; 4 — элатерофор; 5 — спора; 6 — коробочка спорогония

терофором (рис. 51, *Е*). Когда споры созреют, ножка сильно удлиняется и выносит шаровидную или эллипсоидальную, обычно не более 3 мм в диаметре коробочку за пределы окружающих спорогоний защитных структур (см. рис. 50, *Б, Г, К; 51, Д*). У большинства юнгерманниевых коробочка вскрывается четырьмя равными, расходящимися сверху вниз створками (см. рис. 50, *Б; 51, Д*). Редко створки имеют разную ширину и более многочисленны либо четыре створки остаются соединенными на верхушке, где их границы намечены в стенке коробочки особыми клетками, располагающимися в четырех вертикальных или направленных по спирали рядах.

Большинство юнгерманниевых — анемохоры с мелкими спорами диаметром 10—25 мкм. Есть виды, у которых споры прорастают эндоспорически, находясь еще внутри коробочки, и из нее высеиваются уже многоклеточные проростки (см. рис. 43, *Д, Е, Ж*).

Некоторые юнгерманниевые вступают в симбиоз с грибами, гифы которых проникают в ризоиды или в клетки стебля (см. рис. 45, *Д, Е*).

Произрастающие на самых разнообразных субстратах юнгерманниевые можно встретить от экватора до высоких широт. Судя по ареалам примитивных родов, юнгерманниевые (как и другие печеночники) уже существовали в палеозое, а их морфологические особенности позволяют предполагать происхождение этой группы от предка, давшего начало современным калобриевым. Но юнгерманниевые более диверсифицированы, чем другие классы, по числу видов, родов и семейств. Максимального видового разнообразия этот класс достигает в экваториальном и тропическом климатических поясах, где среди этих печеночников особенно много эпифитов, в том числе и эпифиллов, что, очевидно, обусловлено коэволюцией юнгерманниевых и господствующих в дождевом тропическом лесу покрытосеменных.

2.3. DIVISIO ANTHOCEROTOPHYTA — ОТДЕЛ АНТОЦЕРОТОВЫЕ

Отдел представлен единственным классом *Anthocerotopsida* примерно с 100—150 видами. До недавнего времени их относили к 4 родам, которые объединяли в 2 семейства одного порядка, но в последние годы наблюдается тенденция к более узкому пониманию родов и семейств; некоторые исследователи выделяют сейчас до 12 родов, 5 семейств и 4 порядков.

Развитие и строение гаметофита. Большинству антоцеротовых свойственно экзоспорическое прорастание спор. При этом чаще всего образуется короткая однорядная нить. На верхушке нити возникает ярус из четырех клеток, а затем появляется и клиновидная апикальная клетка, благодаря деятельности которой таллом будет нарастать и далее. Реже при экзоспорическом прорастании фаза одномерного таллома практически выпадает (рис. 52, *А*). У *Dendroceros* появившаяся у проростка клиновидная апикальная клетка постепенно преобразуется в призматическую.

В зависимости от интенсивности ветвления и локализации меристематической активности таллом зрелого гаметофита приобретает ту или иную форму. Он может иметь вид распростертой по субстрату и достигающей 1—5 см в

длину и 1—8 мм в ширину ленты с многослойным ребром и однослойными лопастными или складчатыми, иногда перфорированными крыльями или бывает представлен сердцевидной шириной 1—7 мм пластинкой либо округлой диаметром до 2 см многолопастной розеткой, которая иногда венчает погруженную в субстрат «ножку» (см. рис. 52, Б, В, Е, З).

Толщина таллома в его срединной части варьирует в зависимости от вида от 3 до 30 клеток. Спинная поверхность таллома ровная либо с невысокими продольными или поперечными однослойными пластиночками, с сосочками, с цилиндрическими полыми выростами (см. рис. 52, Г) или с простыми однорядными или разветвленными волосками. От брюшной стороны таллома отходят одноклеточные гладкостенные ризоиды. Слизевых волосков, прикрывающих апикальную клетку, у антоцеротовых нет. В нижней, а иногда и в верхней эпидерме у некоторых видов есть отверстия, ведущие в небольшую полость. Отверстие часто окаймлено двумя клетками (см. рис. 52, Ж). Эти межклетники с окружающими парами клеток одни исследователи называют недоразвитыми устьицами, а другие не считают возможным гомологизировать их с устьицами спорогония и называют просто щелями, которые возникли как приспособление для проникновения в таллом цианей.

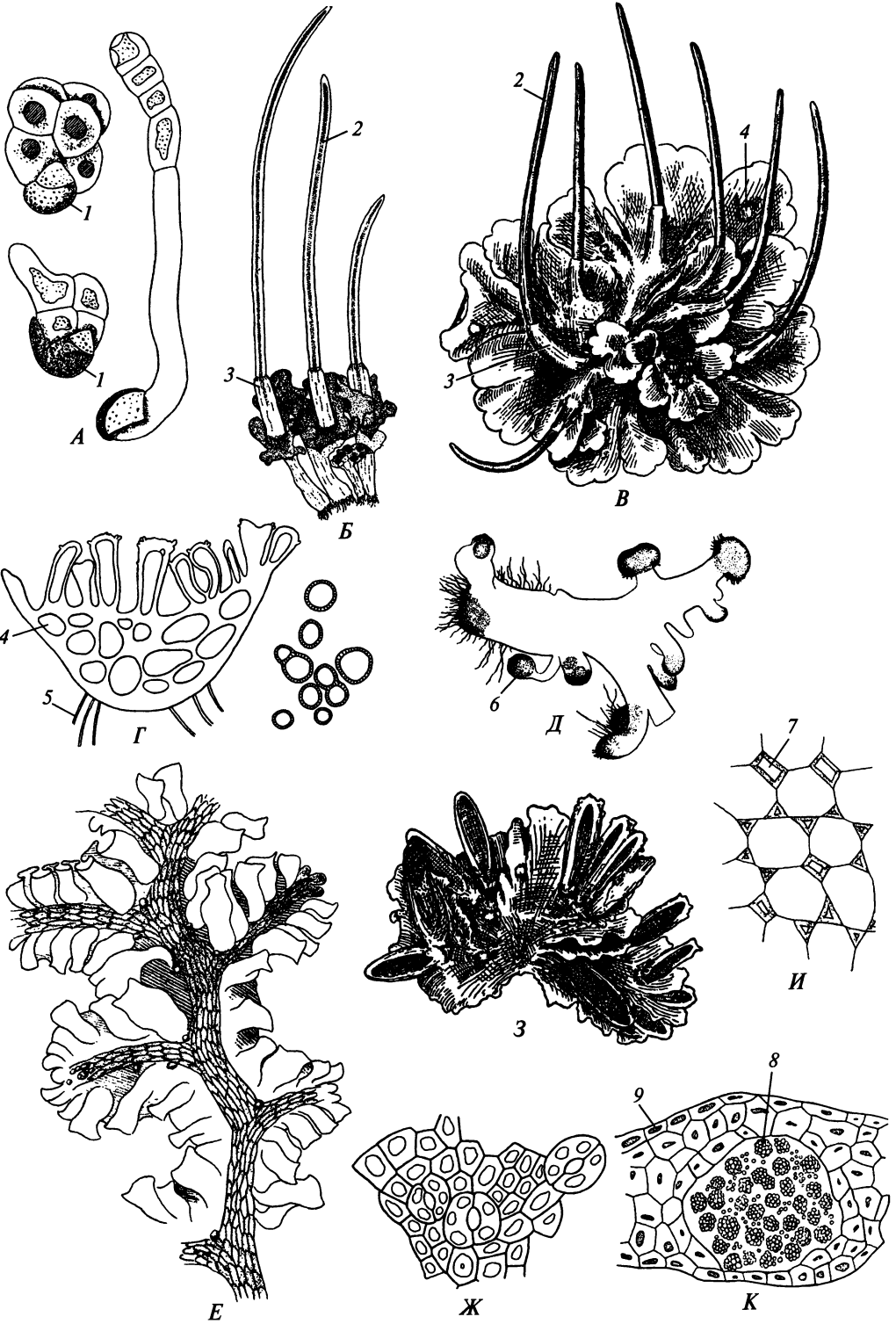
Клетки слагающей таллом основной паренхимы обычно слабо дифференцированы. Обычно они тонкостенные, округлые, хлорофиллоносные, без масляных тел того типа, что свойственны печеночникам, но с каплями липидов. В талломе некоторых видов имеются схизогенные вместилища, заполненные воздухом или слизью (см. рис. 52, Г), очень крупные клетки без хлоропластов, но со слизью и слегка вытянутые вдоль таллома клетки с многочисленными поровыми полями, сходные с водопроводящими клетками маршанциевых.

Меристематические клетки содержат одну пластиду. Монопластидность присуща и клеткам постоянных тканей таллома большинства антоцеротовых, в эпидерме и в основной паренхиме которых располагаются крупные, достигающие 70 мкм в длину уплощенные хлоропласты. При делении клетки деление единственного хлоропласта жестко скоординировано с делением ядра. У *Megáceros* в клетках эпидермы обычно два, а в паренхимных клетках может быть до 14 мелких хлоропластов. От хлоропластов других высших растений хлоропласты антоцеротовых отличаются архитектурой тилакоидной системы.

У большинства монопластидных антоцеротовых хлоропласт с пиреноидом, который в отличие от пиреноида водорослей не монолитен, а разделен тилакоидами или ламеллами стромы на дисковидные части, из-за чего пиреноид называют мозговидным. Как и у водорослей, пиреноид у антоцеротовых является местом аккумуляции рибулозо-1,5-бифосфаткарбоксилазы/оксигеназы

Рис. 52. Гаметофиты и спорогонии антоцеротовых:

А — проростки *Phaeóceros laevis*; Б — таллом *Anthóceros erectus* со спорогониями; В — таллом *Ph. laevis* со спорогониями; Г — поперечные срезы таллома *Folióceros appendiculátus* (слева) и его цилиндрических выростов (справа); Д — таллом *Ph. bulbicolósus*; Е — таллом *Dendróceros javánicus*; Ж — брюшная эпидерма таллома *Dendroceros* sp.; З — таллом *Notóthylas orbiculáris* со спорогониями; И — клеточная сеть крыла таллома *D. breutelii*; К — срез таллома *A. agrestis* в месте нахождения схизогенной полости с *Nostoc*; 1 — спородерма; 2 — коробочка; 3 — влагалище; 4 — схизогенная полость; 5 — ризоид; 6 — клубень; 7 — перфорация; 8 — колония *Nostoc*; 9 — хлоропласт



(Rubisco) — фермента, отвечающего за световую фазу фотосинтеза. У некоторых монопластидных антоцеротовых и у полипластидного *Megaceros* пиреноида нет и Rubisco рассеян в строме пластиды. Кажется вероятным, что при исчезновении пиреноида и рассредоточении Rubisco в строме пластиды стало возможным появление в клетке большого числа пластид, которые в конце концов стали делиться независимо от деления ядра. Хлоропласты без пиреноида смогли к тому же стать дисковидными, лучше приспособленными к улавливанию света.

Таллом антоцеротовых обладает высокой способностью к регенерации, и когда гаметофит с созревающим спорогонием начинает отмирать, по краю, а иногда и на поверхности таллома у некоторых видов образуются выводковые веточки. У обитающих в климате средиземноморского типа антоцеротовых верхушки ветвей таллома к началу сухого сезона преобразуются в клубеньки (см. рис. 52, Д). Таллом у *Anthoceros glandulosus* обладает сидящими на ножках выводковыми телами.

Среди антоцеротовых есть как одно-, так и двудомные виды. Гаметангии располагаются на спинной стороне таллома. По способу заложения антериди-

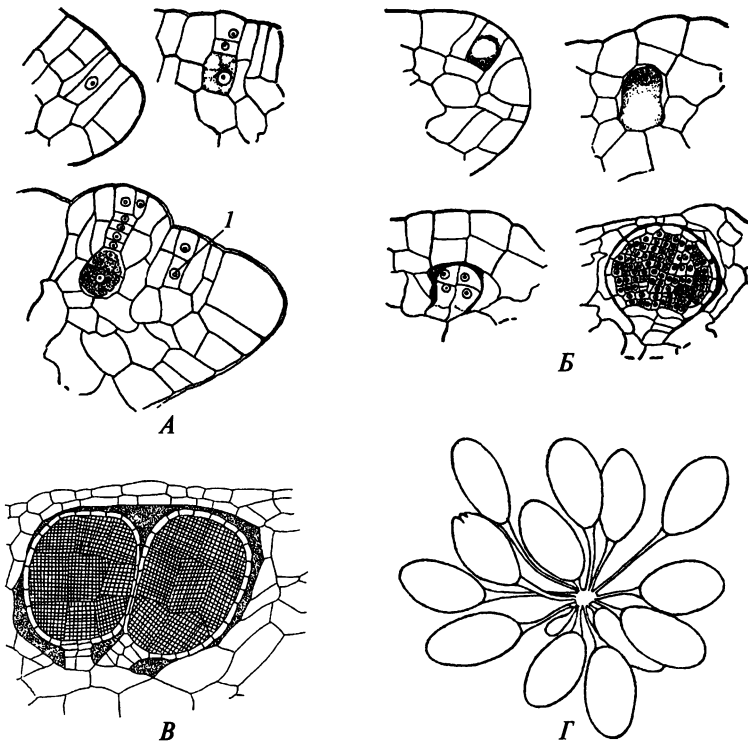


Рис. 53. Гаметангии антоцеротовых:

А — архегоний *Notothylas orbicularis* на разных стадиях развития; Б — антеридий *Anthoceros pearsonii* на разных стадиях развития; В — срез через антеридиальную камеру *A. fusiformis*; Г — группа антеридиев из антеридиальной камеры *Folioceros appendiculatus*; 1 — первичная клетка яйцевого ряда

ев и строению архегониев антоцеротовые сильно отличаются от других мохообразных. При формировании антеридия поверхностная клетка таллома делится периклинально на две клетки (рис. 53, Б). Из верхней клетки затем возникает многоклеточная и обычно двухслойная крыша образующейся схизогенно антеридиальной полости. Нижняя клетка дает начало одному или многим (до 60) антеридиям, располагающимся в этой полости (см. рис. 53, В, Г). Таким образом, антеридии антоцеротовых в отличие от экзогенных антеридиев всех других высших растений *эндогенные*. По своему строению антеридии антоцеротовых сходны с антеридиями *Sphaerocarpos*.

Инициаль архегония образует поверхностную осевую клетку, из которой возникает первичная клетка яйцевого ряда (рис. 53, А). Развивающиеся из нее яйцеклетка, брюшная и 4—6 шейковых канальцевых клеток погружены в таллом, и архегоний как колбочкообразный генеративный орган растения у антоцеротовых исчезает. В данном случае принято говорить о погружении архегония в таллом. Изредка у антоцеротовых появляются аномальные полупогруженные архегонии с 8 шейковыми канальцевыми клетками, три из которых находятся в приподнятой над поверхностью таллома шейке. Перед оплодотворением брюшная и шейковые канальцевые клетки ослизняются, а клетки эпидермы таллома над яйцевым рядом расходятся, открывая сперматозоидам путь к яйцеклетке.

Развитие и строение спорофита. Первая перегородка обычно делит зиготу вдоль, т.е. проходит параллельно оси архегония. Спустя некоторое время образуется зародыш, состоящий из двух четырехклеточных ярусов. Из производных нижнего яруса впоследствии образуется стопа, а из производных верхнего — апикальная часть коробочки и интеркалярная меристема, благодаря деятельности которой коробочка будет постепенно прирастать снизу, и когда у верхушки длинной коробочки уже начинают созревать споры, в основании коробочки можно обнаружить клетки спорогенного комплекса (рис. 54, Б). Таким образом, если у печеночников клетки зародыша, расположенные в его срединной части, «просыпаются» поздно и образуют ножку, когда уже стопа и коробочка спорогония сформированы, то у антоцеротовых аналогичные клетки начинают делиться на более ранней стадии онтогенеза. Большая часть производных этих клеток развивается согласно программе, отвечающей за формирование коробочки, и лишь небольшая прилегающая к стопе часть клеток остается стерильной. Если коробочка длинная и узкая, то эта короткая зона стерильных клеток практически незаметна. Ножка как морфологически выраженная часть спорогония есть лишь у *Notothylas*, у которого коробочка относительно более короткая и широкая (рис. 54, 3).

По мере развития спорогония окружающая его ткань таллома разрастается в приподнятый над поверхностью таллома многослойный купол, который можно считать своеобразным чехликом, если принять, что архегоний «погрузился» в таллом. При удлинении коробочки купол в конце концов рвется. Часть его в виде едва заметного и быстро слетающего колпачка остается на верхушке коробочки, большая же часть чехлика окружает основание (у большинства антоцеротовых) или почти всю (у *Notothylas*) коробочку в виде влагалища, или обертки, достигающей иногда 1 см в высоту (см. рис. 52, Б, В, 3).

Клетки наружного, или палисадного, слоя стопы спорогония, как и клетки стопы некоторых маршанциевых и мхов, образуют короткие и разветвленные

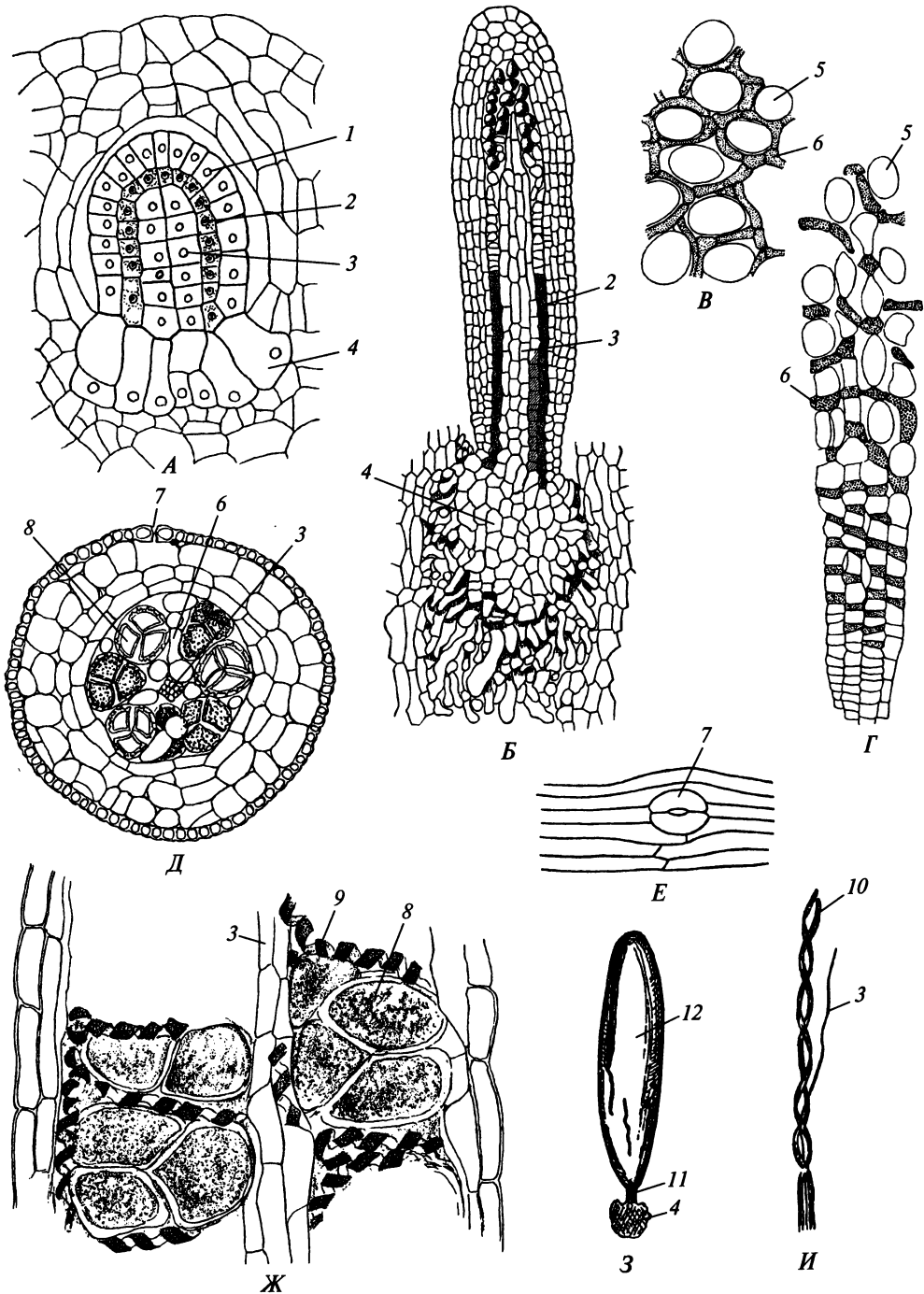


Рис. 54. Спорогонии антоцеротовых:

A — продольный срез молодого спорогония *Phaeoceros laevis*; *B* — продольный срез спорогония *Dendroceros crispulus*; *B*, *Г* — парадермальный продольный срез фертильной зоны (*B*) и парадермальный продольный срез меристематической и фертильной зон (*Г*) коробочки *Anthoceros punctatus*; *Д* — поперечный срез фертильной зоны коробочки *A. punctatus*; *Е* — эпидерма коробочки *Anthoceros* sp.; *Ж* — продольный радиальный срез фертильной зоны коробочки *D. breutelii*; *З* — спорогоний *Notothylas orbicularis*; *И* — вскрывшаяся коробочка *A. punctatus*; *1* — стенка коробочки; *2* — спорогенный комплекс; *3* — колонка; *4* — стопа; *5* — спороцит; *6* — стерильная клетка; *7* — устье; *8* — тетрада спор; *9* — элатера; *10* — створка коробочки; *11* — ножка; *12* — коробочка

выросты — своеобразный прообраз ризоидов спорофита сосудистых растений (см. рис. 54, *Б*).

На ранних стадиях развития в коробочке можно выделить амфитеций и эндотеций. У большинства антоцеротовых из эндотеция впоследствии образуется колонка, а из амфитеция — стенка коробочки и прикрывающий колонку подобно колпачку спорогенный комплекс (см. рис. 54, *А*). У некоторых видов *Notothylas* из эндотеция возникает не только колонка, но и прилегающая к ней часть спорогенного комплекса, внешние слои которого формируются из амфитеция. Случается и так, что колонка у *Notothylas* совсем не образуется, и спорогенный комплекс целиком возникает из эндотеция.

В характерной для большинства антоцеротовых созревшей длинной коробочке колонка состоит из многих (от 16 до 50) рядов продольно вытянутых клеток (см. рис. 54, *Д*, *Ж*). У некоторых антоцеротовых самые наружные клетки имеют, как и элатеры, спиральные утолщения стенки, что позволяет считать колонку структурой, возникшей из базального элатерофора.

Клетки спорогенного комплекса, дифференцируясь, образуют чередующиеся между собой ярусы археспориальных и стерильных клеток. Содержащие одну пластиду и приступающие к делению спороциты сфероидальны. Споры обычно формируются в тетраэдрических тетрадах (см. рис. 54, *Ж*) и обладают хорошо выраженной трехлучевой проксимальной апертурой и разнообразной скульптурой на поверхности экзоспория (рис. 55, *А*). У *Leiosporóceros* гладкие споры возникают в изобилатеральных тетрадах и, соответственно, однолучевые.

Стерильные клетки спорогенного комплекса делятся митотически, но появившиеся при этом клетки у большинства антоцеротовых обычно не обособляются, а лишь в той или иной степени удлиняются. Поскольку формируются эти клетки в ограниченном жесткой стенкой коробочки пространстве, то многие клетки коленчато изгибаются и даже разветвляются. На внутренней поверхности стенок клеток появляются утолщения, располагающиеся по спирали или без определенного порядка, либо стенки остаются тонкими или, напротив, стенка утолщается равномерно (см. рис. 55, *Б*, *Г—Ж*). Клетки могут вовсе не удлиняться и, обособляясь, сохранять исходную паренхимную форму. Но и в таком случае у клеток могут возникнуть спиральные утолщения (см. рис. 55, *В*), а клетки с неутолщенной стенкой к моменту созревания спор могут резорбироваться.

Группы соединенных между собой удлиненных стерильных клеток со спиральными утолщениями стенок или без таковых называют *псевдоэлатерами* или *составными элатерами*, но, очевидно, лишь отдельная клетка гомологич-

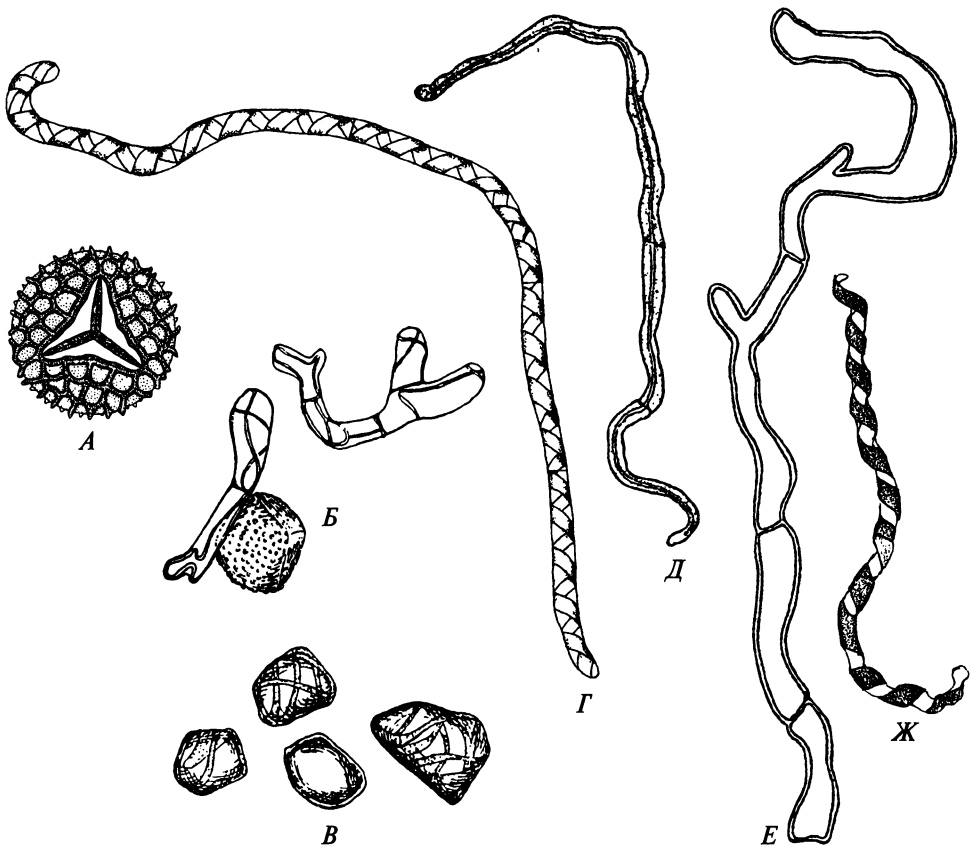


Рис. 55. Производные спорогенного комплекса у антоцеротовых:

A — спора *Anthoceros erectus*; *Б* — спора и псевдоэлатеры *Phaeoceros laevis*; *В* — спора и стерильные клетки *Notothylas orbicularis*; *Г* — пятиклеточная составная элатера *Dendroceros cichoraceus*; *Д* — псевдоэлатера *Folioceros appendiculatus*; *Е* — псевдоэлатера *A. crispulus*; *Ж* — элатера *D. breutelii*

на той элатере, которая свойственна печеночникам. В молодой коробочке стерильные клетки формируют охватывающую развивающиеся споры сеть, по которой к спорам поступают питательные вещества из колонки и стенки коробочки (см. рис. 54, *Б*, *Г*).

У большинства антоцеротовых зрелая коробочка длинная и относительно тонкая. Например, у *Anthoceros husnotii* при длине 14 см она имеет диаметр всего 1 мм. Размах изменчивости может быть весьма значительным в пределах одного вида. Так, у *Phaeoceros laevis* длина коробочки варьирует от 0,7 до 9 см при диаметре 0,25—1 мм. Стенка зрелой коробочки состоит из 2—10 слоев клеток. У многих антоцеротовых в эпидерме коробочки есть устьица с двумя хлорофиллоносными замыкающими клетками (см. рис. 54, *Е*). Основные клетки эпидермы не содержат хлоропластов, но субэпидермальные клетки хлорофиллоносные. Стенки большинства клеток коробочки имеют утолщения разного типа, что способствует вскрыванию коробочки. При этом у большинства антоцеротовых в стенке коробочки появляются одна или две не

доходящие до верхушки щели, после чего при дальнейшем подсыхании вся стенка или ее соединенные на верхушке створки скручиваются спирально. Совершая гигроскопические движения при изменении влажности окружающей среды, створки расходятся в конце концов на верхушке, и щетинковидная колонка становится хорошо заметной (см. рис. 54, И). Иногда в стенке коробочки намечаются четыре щели, но и в таких случаях коробочка вскрывается одной или двумя щелями.

У *Notothylas* спорогенный комплекс занимает относительно бóльшую часть радиуса коробочки, а интеркалярная меристема менее активна, чем у других антоцеротовых. Поэтому образуется короткая (около 1 мм) и относительно толстая, едва выступающая из влагалища (обертки) коробочка (см. рис. 52, З), в стенке которой нет устьиц. Спорозиты у *Notothylas* делятся почти одновременно, а возникающие из спорогенного комплекса короткие стерильные клетки иногда не имеют локальных утолщений стенки, чем напоминают питающие клетки в коробочке сферокарповых. Располагающаяся более или менее параллельно субстрату короткая коробочка вскрывается или одной продольной щелью, или двумя створками либо растрескивается неправильно. Иногда коробочка и вовсе не вскрывается, и тогда споры освобождаются после сгнивания обертки и стенки коробочки. В таком случае они могут распространяться не только ветром, но и водой, животными. Все эти особенности строения спорогония наряду с небольшими размерами заселяющих обнаженную почву гаметофитов, которые в зрелом состоянии у некоторых видов имеют таллом в 3—4 клетки толщиной, позволяют предполагать, что в эволюции рода *Notothylas* большую роль играл прогенез, что и привело к редукции спорогония и гаметофита.

На одном талломе обычно возникает несколько спорогониев, по созревании которых он отмирает, но и после этого зрелый прямостоячий высокий спорогоний некоторое время может сохранять вертикальное положение и способен поглощать воду из субстрата с помощью стопы с ризоидоподобными выростами. Такие случаи иногда приводят как пример перехода спорофита к самостоятельному, независимому от гаметофита существованию, предполагая, что таким образом могли возникнуть спорофиты сосудистых растений (рис. 56). Однако изолированный от гаметофита и пересаженный в почву или на искусственную питательную среду молодой спорогоний, хотя и может прожить несколько месяцев, практически не растет. К тому же интеркалярный способ роста спорогония антоцеротовых не позволяет видеть в них ни предков, ни потомков сосудистых растений, спорофиты которых обладают апикальной меристемой.

Высыпаящиеся из коробочки одиночные споры диаметром 40—60 мкм у многих антоцеротовых прорастают после некоторого периода покоя и долго сохраняют жизнеспособность. Известен случай, когда споры проросли спустя 30 лет после пребывания образца в гербарии. У *Dendroceros* споры прорастают эндоспорически, будучи соединенными в тетрады и находясь еще внутри коробочки.

В талломе антоцеротовых иногда находят гифы гриба, но каковы взаимоотношения гриба и растения пока неясно. Как отмечено ранее, некоторые антоцеротовые вступают в симбиоз с цианеями из рода *Nostoc*, которые поселяются в схизогенных полостях таллома (см. рис. 52, К) и которые невооруженный глаз различает как темные пятна или полосы.

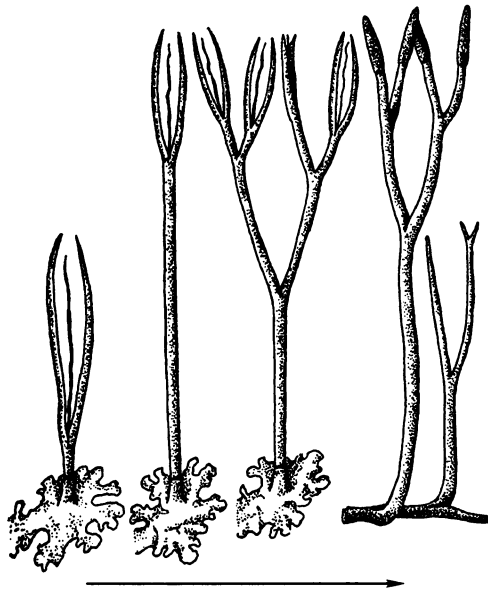


Рис. 56. Гипотетическая схема, иллюстрирующая происхождение спорофита риниевых (крайний справа) от спорофита антоцеротовых (крайний слева)

Антоцеротовые распространены от тропиков до умеренных зон обоих полушарий и нередко входят в состав пионерных растительных группировок, произрастая в качестве эфемеров на обнаженной минеральной почве. Во влажных тропиках и субтропиках антоцеротовые встречаются также на торфянистом субстрате при основании стволов деревьев. Виды *Dendroceros* обитают на коре и даже на листьях живых деревьев, а виды *Megaceros* — нередко и в воде ручьев. Большинство видов в своем распространении приурочено к осколкам Гондваны. Некоторые виды *Anthoceros* и *Phaeoceros* космополиты.

Морфологические особенности антоцеротовых позволяют видеть в них группу, которая ведет свое начало от древнейших мохообразных, давших начало и современным слоевищным печеночникам.

2.4. DIVISIO TAKAKIOPHYTA — ОТДЕЛ ТАКАКИЕВЫЕ

В 1951 г. Н. Такаки (N. Takaki) собрал в Японии гаметофиты растения, которое в 1958 г. описали в качестве нового рода и нового вида — *Takakia lepidozioïdes* Hattori et Inoue. Спустя пять лет к этому роду был отнесен печеночник, стерильные гаметофиты которого были описаны еще в 1861 г. под названием *Lepidozia ceratophylla* Mitt.

Развитие и строение гаметофита. Плагиотропные безлистные оси *Takakia*, называемые корневищами, столонами или *каулидиями*, располагаются у поверхности почвы. Часть осей, изгибаясь, дает начало фототропным простым

или вильчато ветвящимся зеленым облиственным стеблям высотой 5—15 мм, а другие — вильчато ветвятся и дают начало фототропному побегу и уходящей в субстрат на глубину до 1—1,5 см безлистной изредка ветвящейся корнеподобной оси. В основании побегов возникают новые корневища (рис. 57, А, Б, В). В целом присущая *Takakia* система осей по своей морфологии сходна с системой осей *Haplomitrium*, с которым такакию сближали многие бриологи до тех пор, пока не были найдены ее спорогонии.

Олиственные побеги *Takakia* содержат тетраэдрическую апикальную клетку, но на верхушке корневища располагается несколько (до четырех) небольших поверхностных и одна или несколько более крупных глубже лежащих клеток, похожих на клетки покоящегося центра апикальной меристемы папоротников. Верхушки геотропных и плагиотропных осей *T. ceratophylla* прикрыты редуцированными листьями и многочисленными одиночными или сближенными попарно двух-, реже трехклеточными слизевыми булавовидными волосками (см. рис. 57, З, И). Эти волоски по строению сходны со слизевыми волосками мейгериевых и с редуцированными листьями *Phycolopidozia* из юнгерманниевых. По мере роста оси волоски, находившиеся у ее верхушки, расходятся, но некоторые так и остаются сближенными попарно. В основании олиственного стебля иногда рядом со слизевым волоском располагается редуцированный, состоящий из четырех расположенных в один ряд клеток лист, что позволяет гомологизировать булавовидные волоски с листьями.

Помимо двухклеточных булавовидных, на корневищах *T. ceratophylla*, обычно в местах их ветвления, имеются двухклеточные волоски, конечная клетка которых клювообразно оттянута (см. рис. 58, Б). Через отверстие на верхушке клювика выделяется большое количество слизи, в которую проникают гифы грибов и цианеи. Клювовидные волоски располагаются пучками, и в одном пучке может быть от 30 до 100 волосков (см. рис. 57, В; 58, В).

На олиственном стебле таких волосков нет. Близ основания стебля без определенного порядка располагаются редкие короткие цилиндрические, слегка изогнутые простые листья. Густота расположения листьев по мере перехода от проксимальной к дистальной части стебля возрастает, и на смену простым листьям приходят листья, состоящие из двух, а затем и из трех цилиндрических сегментов. У верхушки стебля *T. ceratophylla* в трех рядах располагаются листья, состоящие из четырех, реже из трех или пяти сегментов длиной 0,5—1 мм (см. рис. 57, Б—Д). На поперечном срезе сегмента листа можно выделить поверхностный слой и одну или несколько срединных клеток (см. рис. 57, Е). В пазухе простого или рассеченного листа располагается двух-четырёхклеточный булавовидный слизевой волосок. У *T. lepidozoides* клювовидные слизевые волоски развиваются и на безлистных, и на олиственных осях, а булавовидные — только на олиственных (см. рис. 58, А, Б). У обоих видов *Takakia* нет волосков, которые можно было бы назвать ризоидами.

В центре стебля *Takakia* проходит тяж, состоящий из удлинённых мертвых тонкостенных водопроводящих клеток того же типа, что свойственны *Haplomitrium* (см. рис. 57, Ж). Торцовые стенки этих клеток пронизаны микроперфорациями, образовавшимися на месте плазмодесменных каналов. В клетках коровой зоны, так же как в клетках листьев, наряду с хлоропластами располагаются преломляющие свет включения. Пока не установлено, пред-

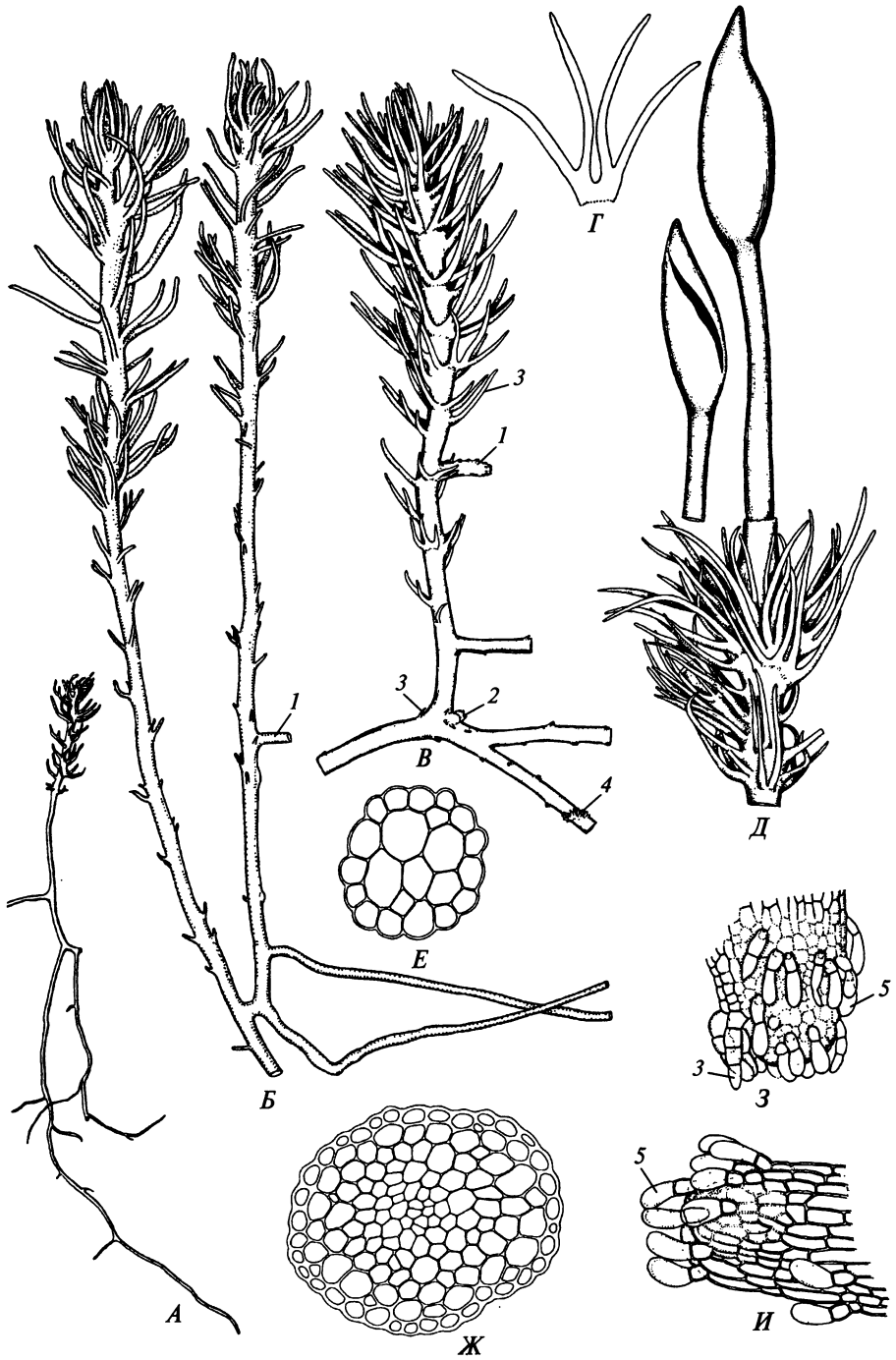


Рис. 57. Побеги и спорогонии *Takakia*:

A, B — побеги *T. lepidoziooides*; *B, Г* — побег (*B*) и срединный лист (*Г*) *T. ceratophylla*; *Д* — вскрывшаяся коробочка (слева) и побег *T. ceratophylla* со зрелым спорогонием (справа); *Е, Ж* — поперечные срезы проксимальной части сегмента листа (*Е*) и стебля (*Ж*) *T. lepidoziooides*; *З, И* — верхушки геотропной (*З*) и плагитропной (*И*) осей *T. ceratophylla*; *1* — интеркалярная ветвь; *2* — верхушка спящей ветви; *3* — лист; *4* — клювовидные слизевые волоски; *5* — булавовидный слизевой волосок

ставляют ли они масляные тела типа тех, что свойственны печеночникам, или же являются просто каплями липидов.

Специализированных органов вегетативного размножения у *Takakia* нет, но побеги у нее очень хрупкие, и новые особи, вероятно, могут возникнуть из отломанных (например, во время ливня) листьев и верхушек побегов.

Оба вида *Takakia* — растения двудомные, но к настоящему времени у *T. lepidoziooides* известны лишь растения с архегониями, а у *T. ceratophylla* особи с антеридиями были найдены только в 1988 г., а растения со спорогониями — в 1990 г. Листья при собраниях гаметангиев мало отличаются от срединных. Эллипсоидально-булавовидные антеридии с хромопластами в клетках стенки сидят по 1—2 в пазухе верхушечных листьев на коротких четырехрядных ножках

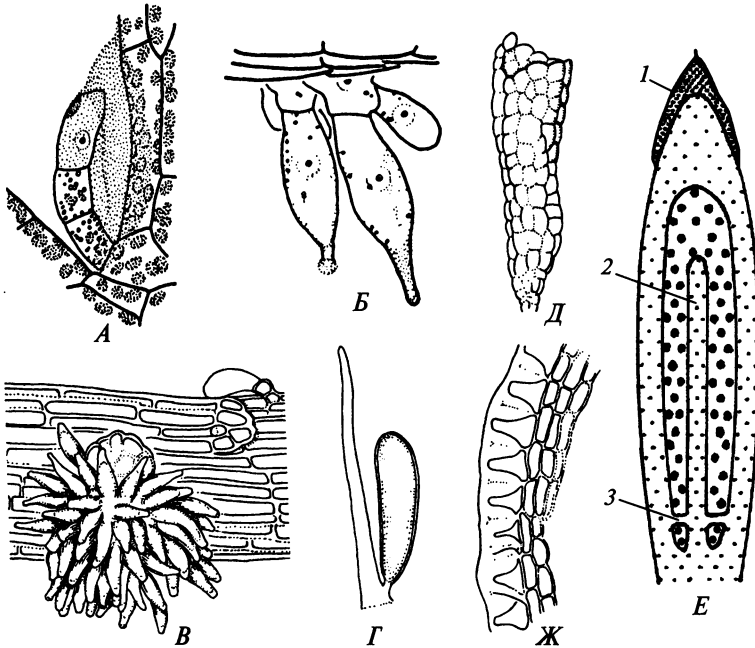


Рис. 58. Волоски, антеридий и коробочка *Takakia*:

A, B — булавовидный слизевой волосок в пазухе листа (*A*) и клювовидные слизевые волоски на плагитропной оси (*B*) *T. lepidoziooides*; *В* — пучок клювовидных слизевых волосков на геотропной оси *T. ceratophylla*; *Г, Д* — продольный срез листа с пазушным антеридием (*Г*) и вскрывшийся антеридий (*Д*) *T. ceratophylla*; *Е, Ж* — продольный срез коробочки (*Е*, схема) и поперечный срез стенки коробочки (*Ж*) *T. ceratophylla*; *1* — колпачок; *2* — колонка; *3* — трабекула

(см. рис. 58, Г, Д). На одном побеге бывает до 15—20 антеридиев. После того как они созреют и вскроются, побег пролиферирует.

Архегонии в числе 1—4 располагаются на верхушке стебля среди листьев и булавовидных волосков. Так как апикальная клетка стебля не становится инициальной архегония, то если не произойдет оплодотворения, побег пролиферирует, но при возникновении спорогония апикальная клетка побега перестает делиться. Похожий на сегмент рассеченного листа зеленоватый архегоний сидит на массивной зеленой ножке и имеет длинную шейку, стенка которой состоит из шести продольных рядов клеток.

Развитие и строение спорофита. Обычно на стебле образуется один спорогоний (см. рис. 57, Д), но изредка попадаются побеги с двумя спорогониями. Довольно быстро у возникшего спорогония дифференцируется длинная заостренная стопа с передаточными клетками. В отличие от печеночников, у которых ножка спорогония начинает удлиняться после того, как в коробочке созреют споры, у *Takakia*, как и у большинства мхов, первоначально образуется ножка, а затем — коробочка. Поэтому однослойный эпигоний рано рвется поперек на две части: на остающееся при основании ножки влагалище и на прикрывающий меристематическую верхушку спорогония колпачок. В ножке, достигающей 0,5—1,25 мм в длину, имеется тяж из водопроводящих элементов того же типа, что и в стебле. По завершении роста ножки стенки клеток ее наружных слоев сильно утолщаются, и первоначально зеленая и нежная ножка становится бурой и очень жесткой, что позволяет спорогонию сохраняться на гаметофоре и спустя год после того, как созреет и вскроется коробочка.

При дифференциации коробочки из клеток производных эндотеция образуется не достигающая верхушки коробочки *колонка* и покрывающий ее в виде купола *археспорий*. Прилегающий к археспорию, а впоследствии ограничивающий споровую массу снаружи и соединяющийся с основанием колонки слой клеток составляет наружный споровый мешок. Этот мешок, судя по тому, что его клетки сходны с клетками колонки, возможно, также образуется из эндотеция. В месте соединения мешка с основанием колонки образуются четыре балки, или *трабекулы*, из-за чего на некоторых продольных срезах молодая коробочка выглядит так, словно при ее основании располагаются небольшие замкнутые камеры со спорозитами (см. рис. 58, Е). Вступающие в мейоз *сфероидальные спорозиты* содержат одну крупную пластиду. При созревании спорогония клетки колонки и спорового мешка, в том числе и трабекулы, разрушаются. Споры формируются в тетраэдрических тетрадах, но, созревая, отходят одна от другой, становясь шаровидными.

Молодая коробочка зеленая, зрелая — коричневая, веретеновидно-эллипсоидальная, длиной около 1,5 мм с клювикобразной верхушкой (см. рис. 57, Д). Стенки клеток экзотеция, или эпидермы, коробочки утолщаются неравномерно, так что на поперечном срезе через середину клетки полость ее приобретает очертания колбочки, горлышко которой упирается в тонкую наружную стенку (см. рис. 58, Ж). В экзотеции рано дифференцируется полоса из клеток, которые начнут расходиться при вскрывании коробочки, но сами эти клетки слабо отличаются от соседних клеток экзотеция. Щель, по которой вскрывается коробочка, возникает в ее срединной части и, постепенно расширяясь, удлиняется акро- и базипетально, опоясывая коробочку на пол-обо-

рота спирали (см. рис. 57, Д). Полностью вскрывшаяся сухая коробочка похожа на неглубокую ложку. Высыпающиеся из коробочки трилетние споры содержат одну крупную пластиду и многочисленные капли жира. В культуре споры не проросли и спустя 120 дней после посева.

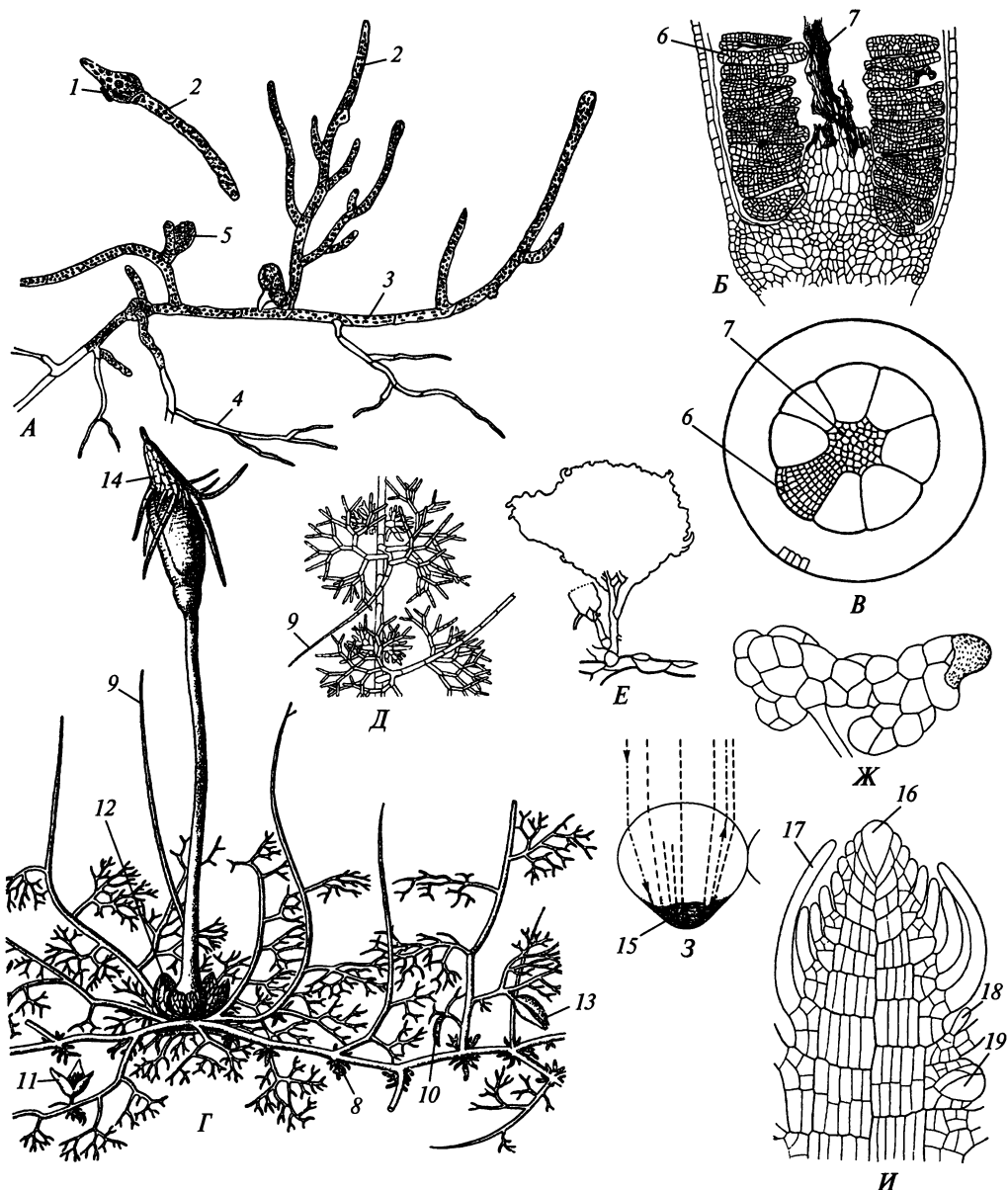
Известные к настоящему времени местонахождения видов *Takakia* — о. Борнео, Гималаи, Япония, Алеутские острова, Аляска, Британская Колумбия — далеко отстоят одно от другого. Они приурочены к горным районам, располагающимся в западной части планетарного пояса сжатия литосферных плит, что может свидетельствовать о большой древности рода. В горных районах виды *Takakia* встречаются от лесного пояса до высоты 4 500 м над уровнем моря на влажном гумусированном мелкозем, где побеги растения образуют чистые коврики или располагаются среди побегов других мохообразных.

Пока не были известны спорогонии *Takakia*, этот род чаще сближали с печеночниками, чем со мхами, но после того, как у растений был обнаружен и изучен спорогоний, уже многие исследователи стали сближать *Takakia* с андрезевыми мхами. Предлагают, например, в пределах класса *Andreaeopsida* наряду с типовым монотипным подклассом выделять подкласс *Takakiidae* с двумя монотипными порядками — *Takakiiales* и *Andreaeobryales*. Однако андрезевым не свойственны такие признаки, как вскрывание коробочки спорогония одной продольной щелью и рассеченные листья. На кладограмме, построенной по молекулярным данным, *Takakia* со *Sphagnum* формируют кладу, сестринскую по отношению ко всем остальным мхам, но по совокупности морфологических признаков такакиевые целесообразно рассматривать как самостоятельный монотипный таксон высокого ранга, возникший в ходе адаптивной радиации от общего предка мохообразных. Обладая признаками и печеночников, и мхов, *Takakia*, по образному выражению гепатиколога Р. Шустера (R. Schuster), играет роль своеобразного клея, объединяющего вместе все мохообразные. Наличие у *Takakia* многоклеточной верхушечной меристемы, клетки которой в интерфазе обладают одной пластидой, — признак, общий и для этого рода, и для плауновидных, которые сходны с мохообразными и по многим другим признакам и которые, вероятно, произошли от близкого к такакиевым предка в результате гомеозиса, когда спорофит сосудистых растений стал развиваться согласно программе, свойственной гаметофиту этого предка.

2.5. DIVISIO MUSCI, BRYOPHYTA — ОТДЕЛ МХИ

Отдел мхи — самый многочисленный отдел мохообразных, в котором насчитывают 10—12 тыс. видов, объединенных примерно в 800 родов и почти 100 семейств.

Развитие и строение гаметофита. Зрелые гаметофиты мхов — побеговые растения, но на стадии проростка мхи представлены одно-, двух- или трехмерным талломом, который независимо от морфологии называют *протонемой* (рис. 59, А, Ж). Некоторым мхам свойственно эндоспорическое прорастание спор, при этом споры могут прорасти еще внутри коробочки, из которой в



таким случае будут высеваться многоклеточные диаспоры (см. рис. 59, Б, В). Большинству же мхов свойственно экзоспорическое прорастание спор. В зависимости от особенностей прорастания споры и морфологии таллома различают до 15 типов протонемы. Чаще всего встречается нитчатая ветвящаяся протонема, у которой обычно различают два типа нитей — *хлоронему* и *каулонему*, из-за чего такую протонему называют *гетеротрихозной*.

В случае гетеротрихозной протонемы типа *Funaria* (рис. 59, А) вырастающая из споры, стелющаяся по субстрату и приподнимающаяся над ним хлоронема состоит из сравнительно узких с прозрачной оболочкой клеток, отделен-

Рис. 59. Протонемы и побеги мхов:

A — протонема *Funaria hygrometrica*; *B* — продольный срез коробочки *Dicnemon calycinum*; *B* — поперечный срез коробочки *D. semicryptum*; *Г, Д* — протонема *Ephemeropsis tjbodensis* с побегами и спорогонием; *Е* — протонема *Archidium thaliferum*; *Ж* — протонема *Hedwigia ciliata*; *З* — ход лучей света в клетке протонемы *Schistostega pennata*; *И* — продольный срез верхушки побега *Fontinalis antipyretica*; *1* — спородерма; *2* — хлоронема; *3* — каулонема; *4* — ризоид; *5* — почка гаметофора; *6* — многоклеточная диаспора, возникшая при эндоспорическом прорастании споры; *7* — колонка; *8* — ризоиды; *9* — шетинка; *10* — выводковая почка; *11* — женский «цветок»; *12* — перихеций; *13* — мужской «цветок»; *14* — колпачок; *15* — хлоропласты; *16* — апикальная клетка главного стебля; *17* — зачаток листа; *18* — слизевой волосок; *19* — апикальная клетка боковой ветви

ных друг от друга поперечными перегородками и содержащих многочислен- ные довольно крупные хлоропласты. Каулонема возникает из верхушечной клетки хлоронемы и состоит из более широких с бурыми стенками клеток, отделенных одна от другой косыми перегородками и содержащих небольшо- численные мелкие хлоропласты. Каулонема регулярно ветвится, проявляя при этом апикальное доминирование. Ее стелющиеся по субстрату нити, прони- кающая в субстрат и утончаясь, превращаются в ризоиды. Некоторые ветви кауло- немы, в том числе и выходящие на поверхность субстрата ризоиды, могут дать начало *вторичной хлоронеме*, а та, в свою очередь, — каулонеме.

Появление у ветвей протонемы тетраэдрической, реже линзовидной апи- кальной клетки знаменует собой переход от протонемы к побегу, который называют *гаметофором*, так как на нем обычно образуются гаметангии. По мере роста гаметофора протонема у большинства мхов отмирает, но у некото- рых мхов протонема многолетняя, а периодически появляющиеся на ней од- нолетние побеги низкорослы (рис. 59, *Г, Д*). При делении тетраэдрической апикальной клетки перегородки, отделяющие пентаэдрические мерофиты, со временем начинают иногда проходить не параллельно, а под углом к граням материнской клетки. Происходит своеобразная ротация апикальной клетки, и у побега изменяется характер листорасположения.

У ветвящегося побега боковая ветвь кажется выходящей из пазухи листа. Однако мхи не являются геммаксиллярными растениями, так как апекс ветви развивается из того же мерофита, что и вышерасположенный лист (см. рис. 59, *И*). Моноподиально или симподиально нарастающие побеги мхов варьируют от 1 мм до 70 см в высоту, не превышая у большинства видов 10 см. Побеги бывают радиально- или билатерально-симметричны- ми, прямостоячими, лежащими, стелющимися, ползучими или свисаю- щими. Они обычно агрегированы между собой, образуя подушки, коврики и иные формы роста.

Отходящие от стебля многоклеточные однорядные ризоиды длиной до 5—10 мм не только прикрепляют побег к субстрату и поглощают из него воду, но нередко формируют на поверхности побега систему капилляров, хорошо поглощающую, проводящую и удерживающую воду. У некоторых мхов-эпилитов ризоиды, подкисляя субстрат, разлагают известняк и прони- кают в камень на глубину до 5 мм. Они могут дать начало вторичной прото- неме, если побеги на поверхности камня в силу каких-либо причин погиб- нут. У некоторых пустынных мхов толстостенные, растущие вверх ризоиды, возвышаясь над поверхностью побега, защищают растение от перегрева в

сухой сезон, а при выпадении дождя образуют хлоронему, дающую начало новым побегам.

Тонкий, обычно не превышающий 1 мм в диаметре стебель мха состоит из более или менее одинаковых клеток, или в нем довольно четко выражены ткани и анатомо-топографические зоны (рис. 60), среди которых чаще всего различают кору и центральный тяж, не выделяя в качестве самостоятельной зоны эпидерму, но выделяя иногда гиалодерму из 1—3 слоев клеток. Кора может целиком состоять из тонкостенных паренхимных клеток или внешняя кора из живых толстостенных клеток, или *стереид*, составляющих в совокупности стереом, постепенно переходит во внутреннюю кору из тонкостенных клеток. Центральный тяж представлен или одним лишь *гидромом*, или же гидром окружен *лептомом*.

Лист мха развивается из одной поверхностной клетки мерофита, отделенной апикальной клеткой побега. Располагающиеся очередно сидячие простые листья очень разнообразны по своей морфологии и анатомическому строению (рис. 61). Основание листа иногда образует влагалище вокруг стебля. Пластинка может быть сложена одинаковыми или диморфными, изодиаметрическими или прозенхимными, расположенными в один или несколько слоев тонко- или толстостенными клетками, а поверхность листа бывает ровной, мамиллозной или папиллозной. Пластинка на всем протяжении или выглядит однородной, или у нее выделяют отличающиеся строением клеток *кайму*, *жилку*, *ушки* (крылья). Жилка может состоять из одинаковых или разнообразных клеток, занимать большую или меньшую по ширине часть листа и нести на своей поверхности пластинчатые или нитчатые выросты, состоящие из хлорофиллоносных клеток. С особенно-

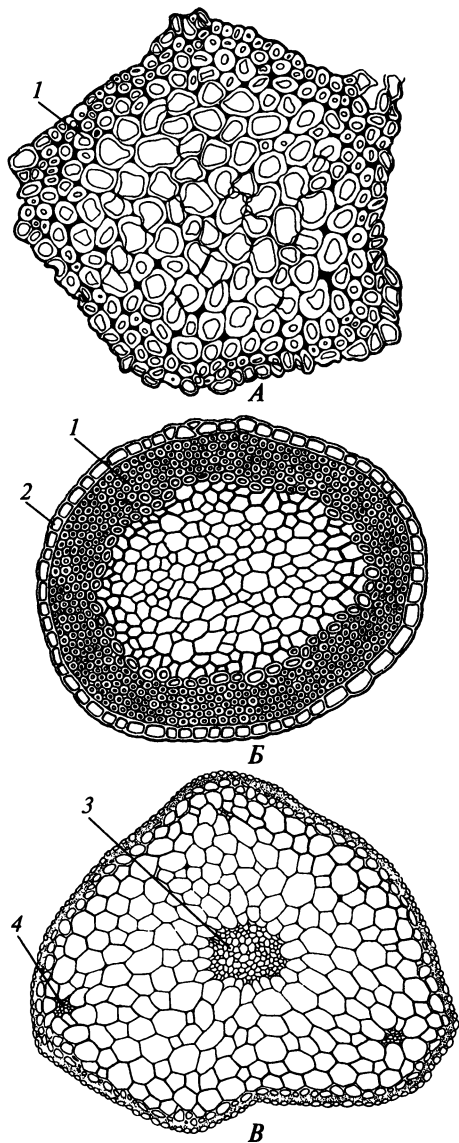


Рис. 60. Поперечные срезы стебля мхов: А — *Orthotrichum anomalum*; Б — *Pilotrichidium antillarum*; В — *Pseudobryum cinclidioides*; 1 — стереом; 2 — гиалодерма; 3 — гидром; 4 — слепой листовой след

стями морфологии пластинки и строения слагающих ее клеток связана способность листьев при поглощении или потере воды изменять свою форму и положение по отношению к стеблю, что позволяет листьям успешно фотосинтезировать при разной степени гидратации растения и сводить до минимума потери воды при подсыхании. В пазухах листьев у многих мхов располагаются короткие однорядные слизевые волоски, защищающие молодые органы от высыхания.

На поверхности стебля у некоторых мхов помимо листьев имеются плоские или нитевидные, часто разветвленные зеленые выросты, называемые *парафиллами* (см. рис. 61, *Е*). Они играют важную роль как в фотосинтезе, так и в поддержании водного баланса растения. Парафиллы располагаются на стебле без определенного порядка. С ними сходны по строению *псевдопарафиллы*, которые можно называть и *катафиллами*, поскольку они располагаются при основании боковых почек и играют роль своеобразных почечных чешуй.

Клетки мхов, как и клетки других мохообразных, обладают ярко выраженной способностью к дедифференциации. Благодаря этому из кусочка протонемы или побега, из листа или той его части, где есть живые клетки, при благоприятных условиях может вырасти новое растение. Многие мхи образуют и специализированные органы вегетативного размножения — выводковые веточки, или *флагеллы*, выводковые листочки, разнообразные по своей морфологии выводковые тела и клубеньки, возникающие на протонеме и различных частях гаметофора (рис. 62). Переносимые ветром, водой и животными диаспоры способствуют распространению вида, а образующиеся у некоторых мхов на ризоидах клубеньки, способные сохранять в почве жизнеспособность много лет, помогают мхам переживать неблагоприятные засушливые годы.

Более половины мхов — растения двудомные, остальные — одно-, реже многодомные. У анизоспоровых видов половой диморфизм может достигать такой степени, что мужские особи представлены карликовыми растениями с немногочисленными листьями. Они живут эпифитно среди листьев гораздо более крупных женских экземпляров (рис. 63, *А*). Впрочем, карликовые мужские растения могут появляться и у некоторых изоспоровых видов в том случае, если спора прорастет среди побегов с архегониями. Если такие карликовые побеги отсадить, они увеличиваются в размерах.

На верхушке главного побега или укороченных боковых ветвей образуются гаметангии (см. рис. 63, *Б, В*), окруженные верхушечными листьями, нередко отличающимися по строению и цвету от срединных. Собрания гаметангиев в зависимости от их типа бриологи называют андроцеями или гинецеями, листья при андроцее — *перигониальными*, листья при архегониях или обоеполом собрании гаметангиев — *перихециальными*, совокупность тех или иных листьев — *перигонием* или *перихецием*, а совокупность покровных листьев и гаметангиев — однополым или обоеполом цветком или соцветием. При заложении архегониев у всех мхов, а при заложении антеридиев у большинства видов стебель прекращает расти в длину.

Антеридии располагаются по одному или группой в пазухе перигониального листа. Андроцей может содержать несколько десятков антеридиев. Антеридии мхов эллипсоидальные, реже шаровидные и обычно сидят на короткой ножке. При попадании воды на зрелый антеридий клетки стенки на верхушке антеридия расходятся и его содержимое выбрасывается во внешнюю среду

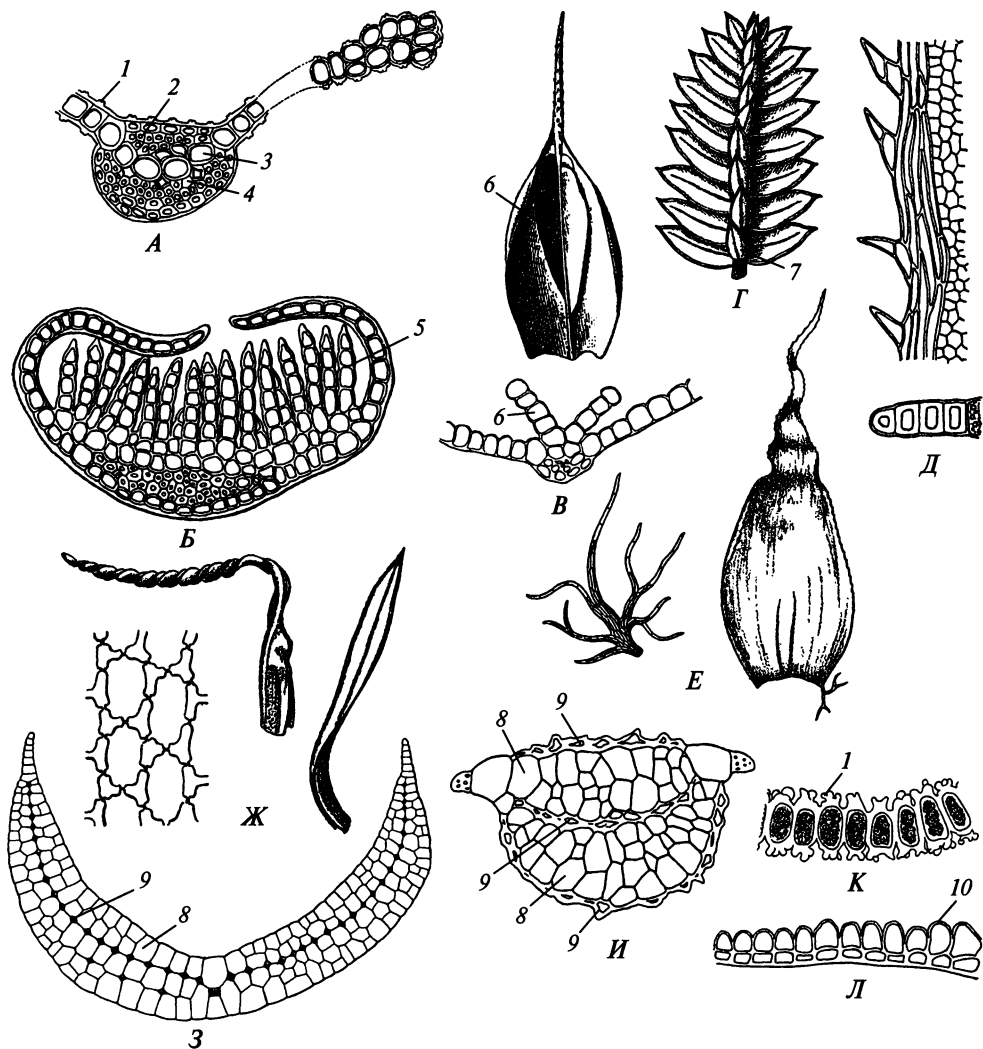


Рис. 61. Листья мхов:

A — поперечный срез листа *Diallytrichia mucronata*; *B* — поперечный срез листа *Aloina ambigua*; *B* — лист с брюшной стороны (вверху) и поперечный срез листа (внизу) *Pterygoneurum subsessile*; *Г* — побег *Hypopterygium thouini* с брюшной стороны; *Д* — кайма (вверху) и поперечный срез каймы (внизу) *Plagiomnium cuspidatum*; *Е* — парафилл (слева) и лист (справа) *Hylocómium splendens*; *Ж* — клеточная сеть (слева) и листья *Syrrhópodon helicophyllum* в сухом (в середине) и во влажном (справа) состоянии; *З* — поперечный срез листа *Leucóbryum glaucum*; *И* — поперечный срез листа *Exodictyon blumei* в его верхней части; *К* — поперечный срез листа *Encalypta streptocarpa*; *Л* — поперечный срез листа *Timmiella anomala*; *1* — папилла; *2* — стереида; *3* — указатель; *4* — проводитель; *5* — хлорофиллоносная нить; *6* — пластиночка-ассимилятор; *7* — брюшной лист; *8* — гиалоциста; *9* — хлороциста; *10* — мамилла

благодаря сокращению однослойной стенки. При этом в некоторых случаях наблюдается пульсация антеридия.

Гинецей может включать от одного до 60 архегониев. У сидящего на массивной ножке архегония мхов многослойная стенка брюшка и длинная шейка, стенка которой состоит из 8—9 продольных рядов клеток.

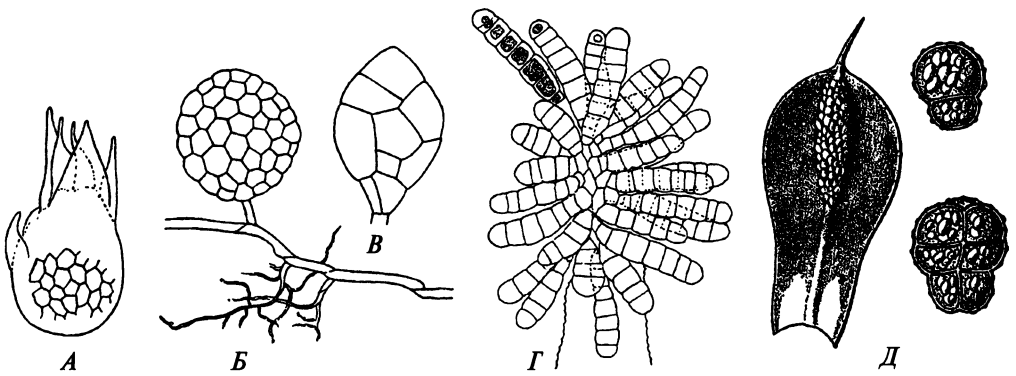


Рис. 62. Органы вегетативного размножения мхов:

A — пазушное выводковое тело *Pohlia filum*; *Б* — выводковое тело на протонеме *Bryum rubens*; *В* — выводковое тело, образующееся на верхушке побега *Aulacomnium androgynum*; *Г* — выводковые тела на кончике листа *Ulota phyllantha*; *Д* — лист и выводковые тела *Tortula vesiculosa*

Среди гаметангиев в перигонии или перихеции обычно располагаются однорядные нитчатые, реже многорядные и пластинчато расширенные на верхушке трихомы, называемые *нитчатыми* или *пластинчатыми парафизами* (рис. 63, *Б*, *В*). Они предохраняют гаметангии от высыхания и образуют систему капилляров, способствующую оплодотворению.

Развитие и строение спорофита. Даже если на верхушке побега было несколько архегониев, то у большинства мхов после оплодотворения на ней развивается лишь один спорогоний. Мхи, у которых спорогоний образуется на верхушке лидирующего побега, называют *верхлодными*, а те, у которых спорогонии возникают на верхушках коротких боковых ветвей, — *боколодными*.

Зигота делится перегородкой, проходящей перпендикулярно к оси архегония. Вскоре на противоположных полюсах зародыша формируются два центра меристематической активности (см. рис. 63, *Г*). Из базального центра возникает внедряющаяся в верхушку стебля стопа с передаточными клетками или без них. В меристеме противоположного полюса появляется двусторонняя апикальная клетка, довольно рано прекращающаяся делиться, и дальнейший рост спорогония осуществляется благодаря меристематической активности отделенных этой клеткой мерофитов.

У большинства мхов из верхушечной меристемы спорогония первоначально образуется зеленая и прочная ножка и лишь затем коробочка (см. рис. 63, *Д*). В ножке может присутствовать тяж, состоящий из гидроидов или из гидридов и лептоидов. При формировании ножки разросшееся брюшко архегония, или эпигоний, рвется на две части: на остающееся при основании ножки *влагалище* и на прикрывающий меристематическую верхушку спорогония *колпачок*, который спадает при созревании коробочки. На эффективности рассеивания спор сказываются длина, толщина, степень изогнутости ножки и ее гигроскопичность. У спорогония *Andreaea* и *Sphagnum* ножки нет, и ее функции частично выполняет *ложная ножка*. Спорогоний с рано возникающей, достаточно жесткой и долгоживущей ножкой может дать начало апоспорической вторичной протонеме, а затем и гаметофору с гаметангиями, если он

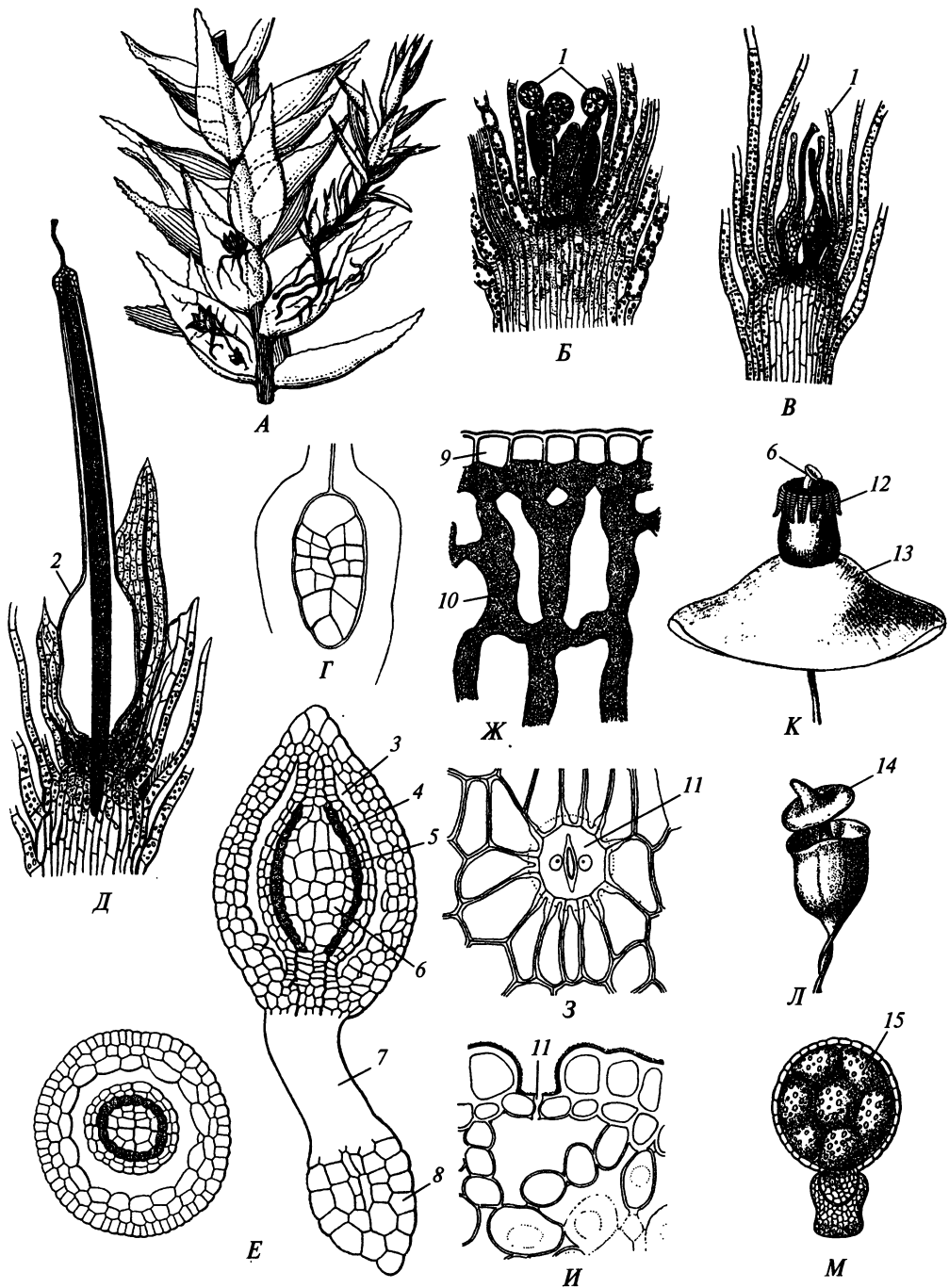


Рис. 63. Побег, гаметангии и спорогонии мхов:

A — побег *Trismegistia brauniana* с женским и мужскими гаметофорами; *B, B'* — продольные срезы андроеца (*B*) и гинецея (*B'*) *Funaria hygrometrica*; *Г, Д* — зародыш (*Г*) и продольный срез верхушки побега *F. hygrometrica* с молодым спорогонием (*Д*); *Е* — продольный срез молодого спорогония (справа) *Phascum cuspidatum* и поперечный срез его коробочки (слева); *Ж* — поперечный срез стенки коробочки *Meesia longiseta* в области гипофизы; *З* — устьице в эпидерме коробочки *F. hygrometrica*; *И* — поперечный срез стенки коробочки *Plagiomnium cuspidatum* в области гипофизы; *К* — вскрывшаяся коробочка *Splachnum luteum*; *Л* — вскрывшаяся коробочка *Pottia truncata*; *М* — спорогоний *Archidium ohioense*; *1* — парафизы; *2* — эпигоний; *3* — воздухоносная полость; *4* — наружный спорный мешок; *5* — археспорий; *6* — колонка; *7* — ножка спорогония; *8* — стопа; *9* — эпидерма; *10* — хлоренхима; *11* — устьице; *12* — перистом; *13* — гипофиза; *14* — крышечка; *15* — спора



будет отделен от побега и попадет в благоприятные для роста условия. По-видимому, с этим связано существование среди мхов большого числа автополиплоидов.

На поперечном срезе молодой коробочки, состоящей из нескольких ярусов клеток, в каждом из них можно выделить 4 первичные внутренние клетки эндотеция, окруженные 8 клетками амфитеция. У *Sphagnum* (близкий род *Ambuchanania* в этом отношении пока не изучен) из амфитеция образуется стенка коробочки и археспорий, который в виде шапочки покрывает возникающую из эндотеция колонку. У всех остальных мхов колонка и археспорий образуются из эндотеция. При этом у *Andreaeopsida*, как и у *Sphagnopsida*, колонка не достигает крышечки и археспорий куполообразно покрывает ее. У остальных мхов, за исключением *Archidium*, она соединяется с крышечкой и археспорий в виде цилиндра окружает колонку (см. рис. 63, *Е*). При созревании коробочки расширенная верхушка колонки может разрушаться и от нее остается тонкая пластинка, или *эпифрагма*, прикрывающая устье *урночки* после отделения *крышечки*. Прилегающие к археспорию стерильные клетки составляют *спорный мешок*. У цилиндрического археспория различают наружный, возникающий из амфитеция, и внутренний, возникающий из эндотеция, спорные мешки. Спорциты мхов содержат лишь одну пластиду и у большинства мхов перед мейозом становятся сфероидальными и лишь у политриховых — четырехлопастными.

В молодой коробочке обычно развита хлоренхима (см. рис. 63, *Ж*), а в эпидерме коробочки, или экзотеции, у большинства мхов есть устьица с двумя замыкающими клетками, перегородка между которыми иногда разрушается (см. рис. 63, *З, И*). Созревшая коробочка обычно вскрывается или благодаря образованию в ее стенке 4—10 продольных щелей, или, чаще, в результате образования вблизи верхушки коробочки поперечной кольцевой щели, отделяющей крышечку (см. рис. 63, *Л*). Соответственно различают *схизокарпные* и *стегакарпные* мхи. У некоторых мхов коробочка не имеет специальных механизмов для вскрывания и их споры освобождаются при разрушении стенки коробочки. Такие мхи называют *клеистокарпными* (см. рис. 63, *М*). Клеистокарпия неоднократно возникала в разных эволюционных ветвях мхов.

На поперечном срезе молодого зародыша клейстокарпного *Archidium* видно, что амфитеций состоит не из восьми, как у других мхов, а из четырех клеток, а эндотеций — не из четырех, а из двух. Возникающий из эндотеция

археспорий редуцирован (в нем иногда созревает лишь один спороцит), а в центре не имеющей ножки шаровидной коробочки на ранних этапах ее развития образуется несколько клеток, которые позже резорбируются и которые, очевидно, можно рассматривать в качестве рудимента колонки. Такой спорогоний (см. рис. 63, *М*), несколько похожий по строению на спорогоний *Sphagnum*, вероятно, возник в ходе прогенеза, последствия которого прослеживаются у многих мхов-эксплерентов.

В коробочке стегокарпных мхов различают *крышечку*, *урночку*, в которой развиваются споры, и нижнюю вздутую, иногда отделенную от урночки бороздой стерильную часть — *гипофизу*. Реже этот стерильный участок называют *анофизой*, принимая его за дистальную часть ножки. У энтомохорных сплахновых мхов расширенная гипофиза (см. рис. 63, *К*) своим цветом и выделяемыми через устья пахучими веществами привлекает мух, которые разносят споры.

На границе крышечки и урночки обычно располагаются клетки, которые по строению и степени гигроскопичности отличаются от соседних клеток экзотеция. Эти клетки составляют *колечко*. При созревании коробочки колечко способствует отделению крышечки. У мхов с цилиндрическим археспорием колонка при отделении крышечки обычно остается в урночке, реже отделяется вместе с крышечкой (см. рис. 63, *Л*).

Обнажившийся при отделении крышечки край устья урночки у некоторых мхов голый. Такие мхи называют *гимностомными*. В отличие от них у многих стегокарпных мхов по краю устья располагается *перистом*, который у большинства мхов возникает из клеток — производных амфитеция и может быть представлен зубцами, ресничками или килеватой мембраной. Некоторые или все отростки перистома благодаря ультраструктуре и химическому составу стенок составляющих их клеток обладают гигроскопичностью и, реагируя на небольшие изменения влажности воздуха и совершая осцилляторные движения, способны изменять свое положение по отношению к устью урночки. Если отростки перистома, подсыхая, изгибаются так, что споры могут высеиваться из урночки, то перистом называют *ксерохазическим*. Если, напротив, отростки в сухом состоянии закрывают, а при намокании открывают устье урночки, то перистом называют *гигрохазическим*. Перистом первого типа свойствен большинству мхов-анемохоров, перистом второго типа встречается у мхов-гидрохоров, каковыми являются многие мхи-эпифиты дождевого тропического леса.

Играющий важную роль в рассеивании спор перистом представляет собой весьма консервативную структуру, и особенности его строения исключительно важны для установления родственных связей и понимания эволюции мхов. В зависимости от строения различают нематодонтный и артродонтный перистомы. *Нематодонтный* перистом состоит из соединенных между собой цельных мертвых клеток с более или менее равномерно утолщенными стенками. *Артродонтный* перистом обычно состоит из утолщенных в той или иной степени и суберинизированных периклинальных и отчасти антиклинальных перегородок между двумя смежными слоями клеток, которые собраны в продольные ряды и располагаются ярусами. Неутолщенные и состоящие только из полисахаридов перегородки между смежными слоями клеток автолитически разрушаются, в результате чего образуются свободные или соединенные своими основаниями отростки, на поверхности которых в виде горизонталь-

ных и вертикальных гребней заметны утолщенные участки антиклинальных перегородок между соседними клетками. Если отростки располагаются по краю устья коробочки в один ряд, то перистом называют *простым*, если в два ряда, то — *двойным*. В последнем случае обычно различают *экзостом*, состоящий из толстых зубцов с хорошо выраженными горизонтальными гребнями (трабекулами), и *эндостом*, представленный базальной мембраной с тонкими сегментами и ресничками.

В построении зубцов и сегментов двойного артродонтного перистоста у большинства мхов участвуют клетки трех слоев амфитеция (см. рис. 64), называемые *внутренним*, *основным* и *наружным* перистостными слоями, или сокращенно ВПС, ОПС и НПС. Так как ВПС возникает из того же слоя амфитеция, из которого в урночке образуется наружный споровый мешок, то появляется возможность выявлять гомологичные слои перистоста у разных мхов. Число и взаимное расположение участвующих в построении перистоста клеток трех слоев амфитеция на $\frac{1}{8}$ части поперечного среза коробочки, проведенного на уровне основания крышечки, отражают с помощью формулы и диаграммы. В формуле чертой или двоеточием отделяют цифры, обозначающие число вертикальных рядов клеток перистостных слоев, начиная отсчет от НПС. Цифру, относящуюся к ОПС, выделяют полужирным шрифтом. В формуле справа и слева от каждой цифры одним или двумя штрихами указывают относительную степень утолщенности периклиальной стенки клеток соответствующего слоя; отсутствие штриха означает, что стенка сравнительно тонкая. Тире и круглыми скобками отмечают пределы изменчивости и отклонения, наблюдаемые в разных секторах коробочки и в основании перистоста. Когда на $\frac{1}{8}$ части круга антиклинальные стенки, ограничивающие пару клеток ОПС, продолжают в антиклинальные стенки между клетками ВПС, в конце формулы ставят букву *z*, если же они упираются в середину периклиальной стенки, то в конце формулы ставят букву *c*. Например, формула $4''\text{''}2|4$ означает, что на $\frac{1}{8}$ части поперечного среза коробочки перистостом состоит из трех слоев клеток и что сегменты эндостоста образованы двумя продольными рядами клеток ОПС и четырьмя рядами клеток ВПС, при этом клетки ВПС не смещены относительно клеток ОПС, а смежные периклиальные стенки клеток этих двух слоев тонкие. Зубцы экзостоста образованы двумя рядами клеток ОПС и четырьмя рядами клеток НПС, при этом смежные периклиальные стенки клеток этих двух слоев сильно утолщены.

Рассматривая зубец артродонтного перистоста с внешней (спинной) или внутренней (брюшной) стороны, можно установить, сколько рядов клеток принимало участие в построении зубца. Обычно у мхов с двойным перистостом и 16 наружными зубцами экзостоста внешняя поверхность зубца состоит из соединенных между собой межклеточным веществом остатков стенок двух вертикальных рядов клеток НПС и одного ряда клеток ОПС. Соответственно на спинной стороне зубца видны проходящая вдоль него зигзагообразная продольная комиссуральная линия, которую нередко называют просто срединной. Вправо и влево от нее поочередно отходят горизонтальные невысокие трабекулы — остатки поперечных перегородок между клетками одного ряда; на брюшной стороне зубца имеется только один ряд мощных трабекул (см. рис. 64, А, Б, Г). Мхи с такими зубцами называют *диплолепидными*.

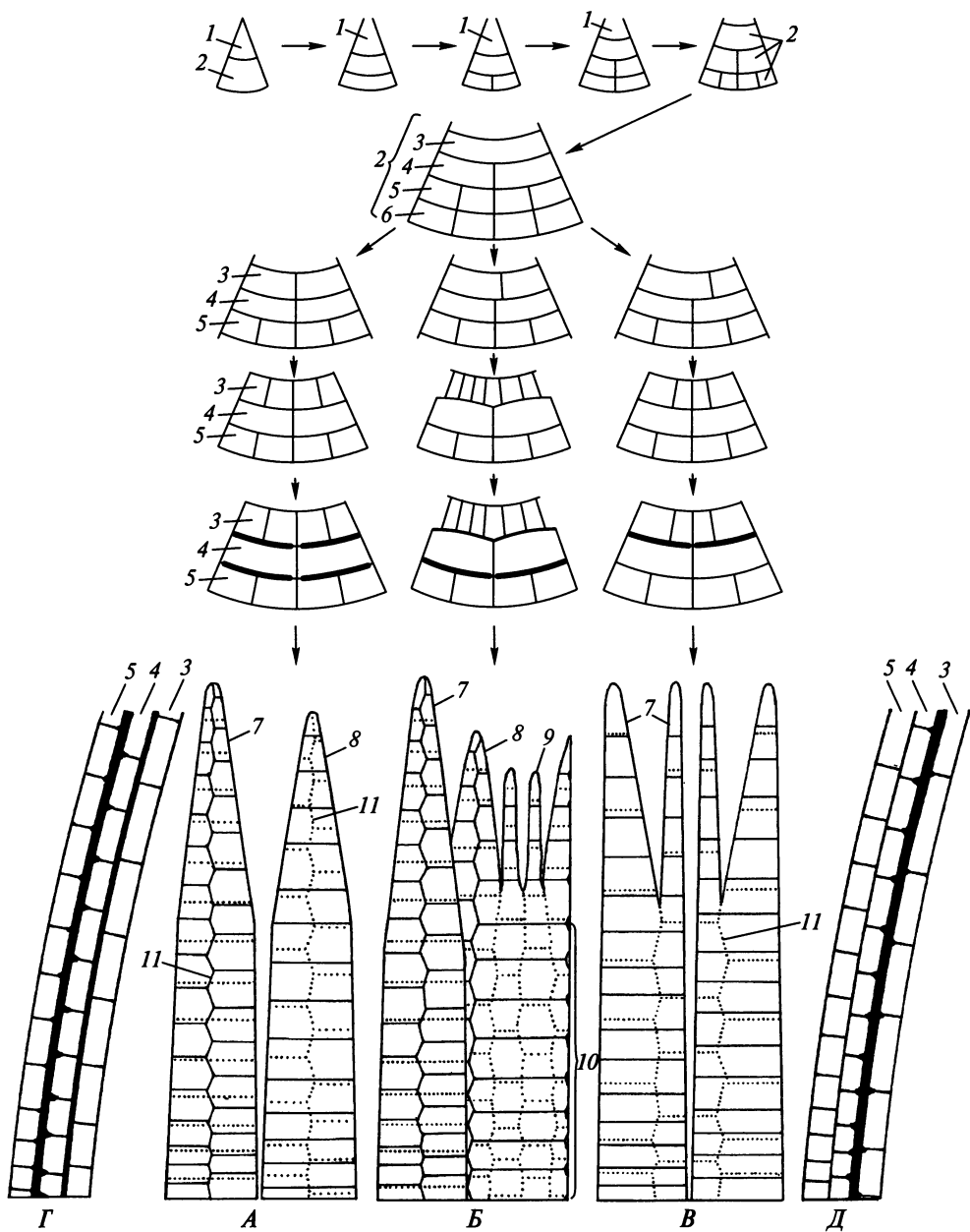


Рис. 64. Развитие и строение артродонтного перистома:

A, B, B — перистом типа *Funaria* (*A*), типа *Bryum* (*B*), типа *Dicranum* (*B*); *Г, Д* — продольные срезы трех перистомных слоев диплолепидного (*Г*) и гаплалепидного (*Д*) перистомов; 1 — эндотеций; 2 — амфитеций; 3 — внутренний перистомный слой (ВПС); 4 — основной перистомный слой (ОПС); 5 — наружный перистомный слой (НПС); 6 — слой амфитеция, дающий начало стенке коробочки; 7 — зубец; 8 — сегмент; 9 — ресничка; 10 — базальная мембрана; 11 — комиссуральная продольная линия. Верхние ряды: $\frac{1}{8}$ поперечного среза коробочки на уровне основания крышечки. Нижний ряд в середине (*A—B*) — зубцы и сегменты со спинной стороны (антиклинальные перегородки между клетками брюшной стороны показаны пунктиром)

Зубец простого артродонтного перистома обычно состоит из склеенных межклеточным веществом остатков стенок вертикального ряда клеток ОПС и полутора рядов клеток ВПС. На спинной стороне такого, обычно расщепленного наверху зубца имеется только один ряд трабекул, а на брюшной — два ряда трабекул, отходящих поочередно вправо и влево от комиссуральной продольной линии. Последняя не является срединной, но отстоит от одного края зубца на расстояние вдвое меньшее, чем от другого края (см. рис. 64, В, Д). Мхи с такими зубцами называют *ганглолепидными* или *сесквилепидными*. В семействе Encalyptaceae (Bryopsida) есть виды, у которых наружная поверхность зубца сложена стенками одного ряда клеток, и виды, у которых она состоит из стенок двух рядов клеток, из-за чего эти мхи называют *гетеролепидными*.

У некоторых мхов снаружи от зубцов перистома располагаются короткие обычно быстро разрушающиеся после отделения крышечки от урночки отростки, составляющие в совокупности *проперистом*, или сокращенно *простом*. Если эти отростки образованы утолщенными периклинальными стенками клеток третьего и четвертого слоев амфитеция, то в этом случае говорят о НПС₁ и НПС₂, ведя отсчет от ОПС.

Чаще всего споры мхов возникают в тетраэдрических тетрадах. У *Sphagnum*, вероятно и у *Ambuchanania* и, очевидно, у *Oedipodium* споры трилетные, у остальных мхов — каталептные, реже безапертурные, шаровидные во влажном состоянии. Число спор в коробочке варьирует от 4 до 48 у *Archidium* и достигает 80 млн у *Dawsonia*. Большинству мхов свойственна *изоспория*, реже *анизоспория* и *псевдоанизоспория*.

Мхи произрастают не только на суше, но и в пресной воде. Среди них встречаются как настоящие эксплеренты, т. е. виды ранних стадий сукцессии, поселяющиеся на свободных, еще не освоенных другими высшими растениями субстратах, и пациенты, входящие в состав сложных растительных сообществ и способные выдерживать абиотический и ценотический стресс, так и виоленты, подавляющие другие виды. Наибольшее видовое разнообразие мхов наблюдается во влажных тропиках, но в качестве доминантов растительного покрова мхи чаще всего выступают в тех районах земного шара, где условия температурного и водно-минерального режимов почвы неблагоприятны для жизни гомойогидридных сосудистых растений.

Традиционно мхи рассматривают в качестве таксона, в пределах которого выделяют небольшие по объему классы или подклассы сфагновых и андреевых мхов и очень крупную и чрезвычайно гетерогенную группу бриевых мхов. В данном руководстве бриевые в традиционном понимании разбиты на несколько групп, которым, как сфагновым и андреевым, придан ранг классов.

2.5.1. Classis Sphagnópsida — класс сфагновые

До недавнего времени в класс сфагновых включали всего один род *Sphagnum* с 250—450 видами. В 1990 г. был описан новый вид — *S. leucobryoides*, собранный в Тасмании А. М. Бьюкененом (А. М. Buchanan). В 1999 г. этот вид был выделен в монотипный род *Ambuchanania*, для которого в пределах класса установили отдельное семейство и порядок.

Развитие и строение гаметофита *Sphagnum*. Трилетние споры *Sphagnum* (см. рис. 68, *И*) формируются в тетраэдрических тетрадах. Они округло-треугольные в полярном положении и обладают толстой экзиной, многочисленными капельками жира и мелкими пластидами со слабо развитыми гранами, что характерно для спор, способных долгое время сохранять жизнеспособность при подсыхании на воздухе. В культуре, если в среде достаточное количество ионов фосфора, спора, прорастая, первоначально образует хлоронему — короткую и простую при сильном и длинную и разветвленную при слабом освещении (см. рис. 65, *А*, *Б*). Затем на верхушке хлоронемы возникает однослойная цельнокрайняя пластинка с немногочисленными однорядными ризоидами

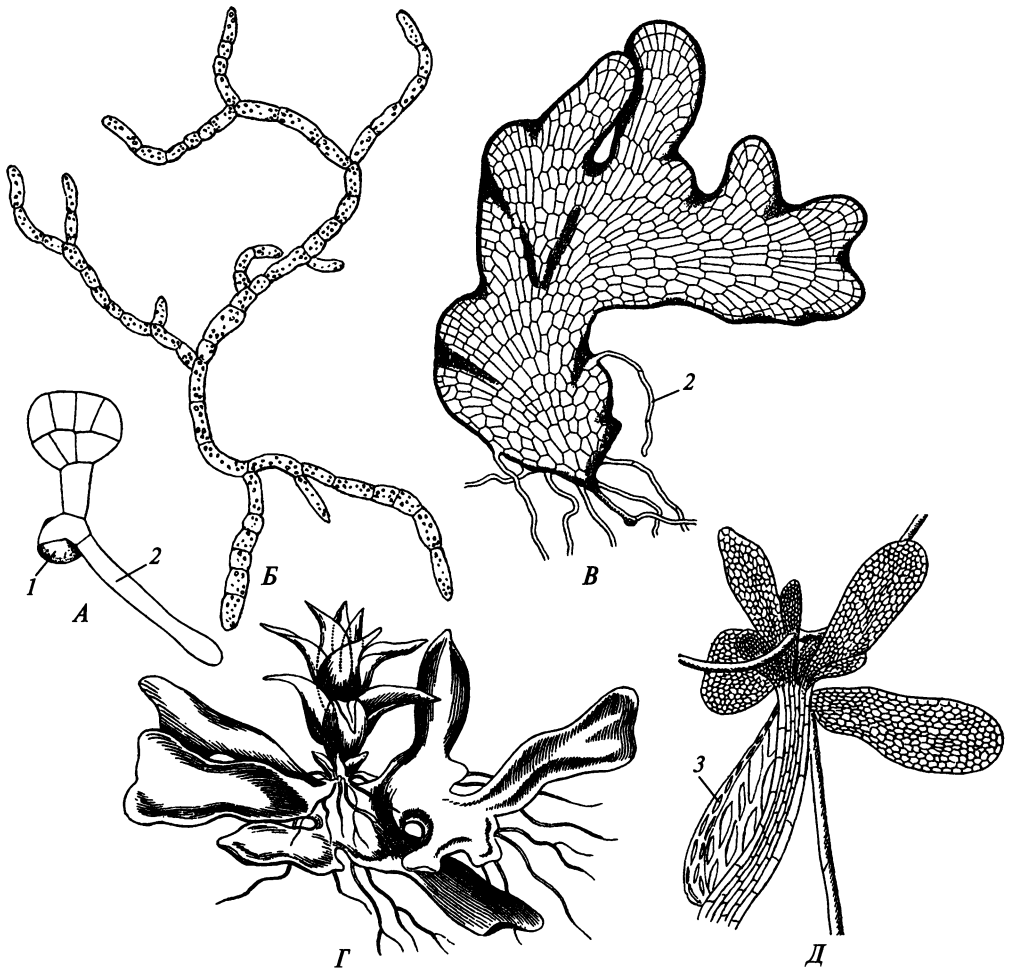


Рис. 65. Протонемы *Sphagnum*:

А—В — выросшие из спор на почве протонемы *S. cuspidatum* (*А*) и *S. palustre* (*В*) и выросшая из споры в воде протонема *S. capillifolium* (*Б*); *Г* — первичная протонема *S. capillifolium* с молодым побегом; *Д* — вторичные протонемы на верхушке отстоящей ветви *S. warnstorffii*; 1 — экзоспории; 2 — ризоид; 3 — верхушка ветви

ми. Обладая краевой меристемой, пластинка постепенно увеличивается в размерах и становится многолопастной или многораздельной (см. рис. 65, *В*), и, наконец, при ее основании появляется почка с тетраэдрической апикальной клеткой, дающая начало побегу (см. рис. 65, *Г*). Отделяемые апикальной клеткой мерофиты активно делятся, в результате чего на верхушке побега *Sphagnum* возникает довольно протяженная, не отмеченная у других мхов меристематическая зона. Ювенильный побег имеет ризоиды, но у зрелого побега большинства видов они отсутствуют. Лишь у обитающего на камнях в русле ручьев в горных лесах Новой Каледонии *S. novo-caledoniae* ризоиды находятся не только в основании стебля, но и на верхушках веточек.

Образующие зеленые, бурые, оранжевые или красноватые кочки или ковры фототропные побеги *Sphagnum* могут достигать значительной длины. Нарастая ежегодно на несколько миллиметров или сантиметров в высоту, они постепенно отмирают снизу. В стебле главного побега развита 1—5-слойная *гиалодерма*, состоящая из мертвых клеток, тонкие стенки которых обладают сквозными отверстиями, а у некоторых видов — и спиральными утолщениями (рис. 66, *Г*, *Д*). Бриологи в отличие от анатомов растений называют эти отверстия не перфорациями, а порами, а утолщения — фибриллами. Располагающаяся под гиалодермой *склеродерма* состоит из узких длинных толстостенных живых клеток с хлоропластами. Склеродерма постепенно переходит в *сердцевину*, состоящую из более тонкостенных живых клеток.

Главный стебель у большинства видов *Sphagnum* несет боковые ветви, которые располагаются у каждого четвертого стеблевого листа и близ верхушки стебля собраны в головку. При этом боковая ветвь редко остается одиночной (см. рис. 66, *В*). Обычно она в свою очередь ветвится, и возникает пучок ветвей. У большинства видов ветви пучка диморфные: листья отстоящих от стебля ветвей более короткие и широкие, слегка оттопыренные, а листья свисающих ветвей более длинные, узкие и прижатые (см. рис. 66, *А*). Оба типа ветвей способствуют, хотя и в разной степени, сцеплению соседних побегов между собой и участвуют в создании системы капилляров, по которым движется вода. Гиалодерма ветвей однослойная, и ее клетки у многих видов имеют форму колбочки с направленным к верхушке ветви открытым горлышком (рис. 66, *Б*).

В пазухах молодых листьев располагаются двух-трехклеточные слизевые волоски. Листья сидячие, однослойные, без жилки. Стеблевые листья большинства видов морфологически заметно отличаются от веточных (см. рис. 67, *Л*, *О*). Они более или менее плоские, треугольные, языковидные или шпательвидные, с небольшими ушками из тонкостенных мертвых клеток при основании. Веточные листья обычно сильно вогнутые и варьируют от яйцевидных до ланцетных. В природе наряду с гетерофилльными встречаются и изофилльные растения со сходными по морфологии стеблевыми и веточными листьями. Изофилльные растения при определенных условиях выращивания можно получить и в культуре.

Большая часть пластинки листа зрелого побега состоит из клеток двух типов — узких вытянутых хлорофиллоносных, или *хлороцист*, и широких мертвых водоносных прозрачных клеток, или *гиалоцист*, которые бриологи нередко называют гидроцитами (см. рис. 67, *С*). Хлороцисты образуют сеть, в ячейках которой располагаются гиалоцисты. На поперечном срезе веточного листа

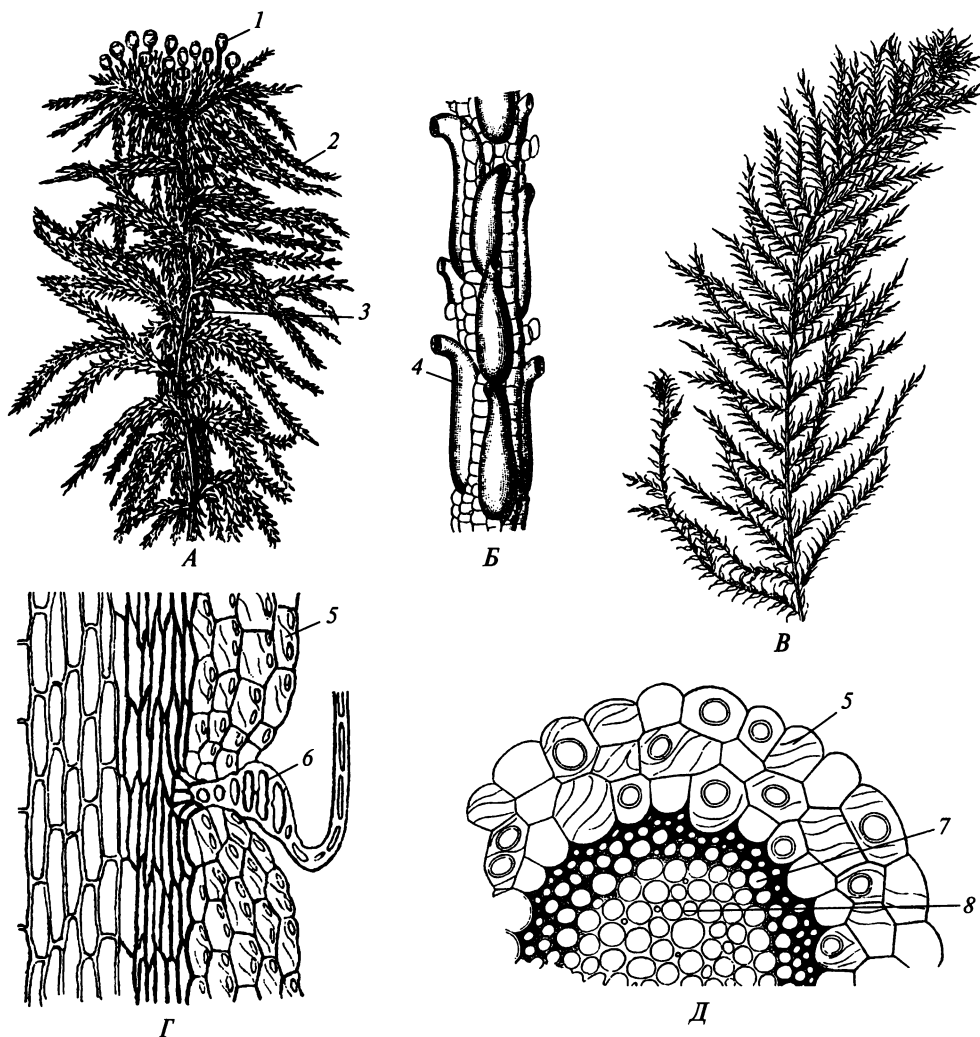


Рис. 66. Побеги *Sphagnum*:

A — побег *S. squarrosum* со спорогониями; *Б* — стебель ветви *S. capillifolium*; *В* — выросший в воде побег *S. cuspidatum* var. *monocladum*; *Г* — продольный срез главного стебля *S. magellanicum*; *Д* — поперечный срез стебля *S. palustre*; 1 — коробочка спорогония; 2 — отстоящая ветвь; 3 — свисающая ветвь; 4 — ретортовидная клетка; 5 — гиалодерма; 6 — основание листа; 7 — склеродерма; 8 — сердцевина

хлороцисты, чередующиеся с округлыми гиалоцистами, имеют очертания узких бочонков, прямоугольников, трапеций, открытых с обеих сторон или на одной стороне листа треугольников либо вид полностью зажатых между гиалоцистами эллипсов (см. рис. 67, *К*, *Р*). У большинства видов гиалоцисты веточных листьев имеют тонкие спиральные или кольчатые утолщения стенки и округлые или эллиптические, часто с ободком по краю поры, которые в числе одной или нескольких располагаются на абаксиальной, адаксиальной или на обеих сторонах клетки. Утолщения стенки позволяют гиалоцистам сохранять форму, когда вода из клетки испаряется. Гиалоцисты веточных

листьев у некоторых видов не имеют утолщений (см. рис. 67, Ж, З, И, М). У стеблевых листьев в ячейке сети из хлороцист нередко располагается не по одной, а по несколько гиалоцист, а сами гиалоцисты часто не имеют утолщений и пор (см. рис. 67, П). У некоторых видов веточные листья с каймой, состоящей из нескольких рядов живых узких вытянутых клеток. При разрушении внешних стенок однорядной каймы образуются зубчики и желобок (см. рис. 67, Г, Д). Особенно широкая кайма развивается при основании стеблевых листьев.

Даже резко различающиеся по морфологии веточные и стеблевые листья первоначально развиваются сходно. Двусторонняя апикальная клетка листового примордия зрелого растения отделяет мерофиты, каждый из которых дает начало группе ромбовидных клеток (см. рис. 67, А). Те из них, что располагаются по краю листа, обычно больше не делятся, но, удлиняясь, образуют кайму. Большинство же ромбовидных клеток в результате двух последовательных асимметричных делений образуют триады клеток (см. рис. 67, Б). Дифференцируются члены триады под воздействием гормонов, баланс которых во многом зависит от внешней среды. Обычно две дистальные клетки триады становятся хлороцистами, а проксимальная клетка — гиалоцистой. Изредка клетки триады перед окончательной дифференцировкой один-два раза делятся. В культуре при высоком содержании в среде кинетина каждый член триады превращается в хлороцисту.

Размножаться вегетативно *Sphagnum* может и на стадии протонемы, когда новые пластинки появляются по краю старой, и на стадии гаметофора, когда побеги партикулируют или когда они дают начало вторичной протонеме (см. рис. 65, Д). Вторичная протонема может возникнуть из живых клеток даже тех участков побега, которые располагаются на глубине до 30 см от поверхности сфагнового ковра, т. е. в тех слоях торфа, которые образовались много лет назад. Регенерация позволяет моховому ковру быстро «залечивать раны», появляющиеся на его поверхности.

Большинство видов *Sphagnum* — растения двудомные. Сидящие на двух- или четырехрядной ножке шаровидные антеридии располагаются по одному в пазухе перигониальных листьев отстоящих ветвей, образовавшихся к осени у верхушки главного стебля (рис. 68, А, Б). Архегонии, прикрытые крупными перихециальными листьями, располагаются обычно по три, реже по 1—5 на верхушке укороченной отстоящей ветви, из апикальной клетки которой образуется первый архегоний (см. рис. 68, В). Сидящий на массивной ножке архегоний обладает трех-, четырехслойным брюшком и шейкой с 8—10 шейковыми канальцевыми клетками.

Развитие и строение спорофита *Sphagnum*. После оплодотворения на верхушке ветви появляется только один спорогоний. Из нижней клетки поделившейся поперечной перегородкой зиготы образуется проникающая в верхушку стебля стопа, а из верхней — коробочка. Из эндотеция молодой коробочки возникает колонка, а из амфитеция — стенка коробочки и споровый мешок с археспорием, куполообразно покрывающие колонку (см. рис. 68, Ж, З). Созревший спорогоний, полностью прикрытый разросшимися перихециальными листьями, состоит из небольшой, не обладающей передаточными клетками уплощенно-шаровидной стопы и крупной шаровидной коробочки с небольшой крышечкой, отграниченной от урночки желобком, где располагают-

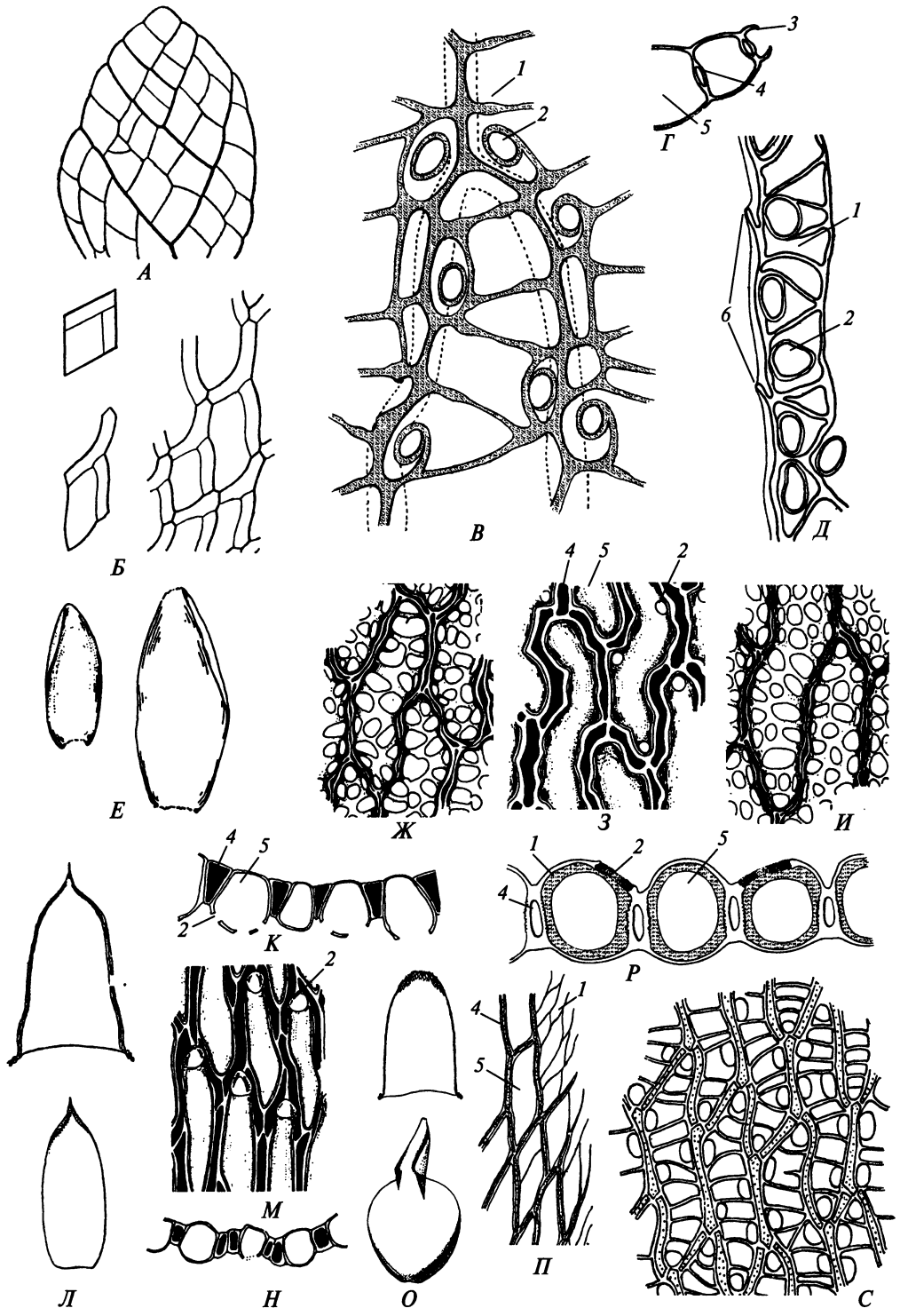


Рис. 67. Листья *Sphagnum*:

A — один из первых листьев молодого побега *S. palustre*; *B* — триады и клеточная сеть развивающегося листа *Sphagnum* sp.; *B* — оптическое сечение гиалоцист на уровне утолщений клеточной стенки абаксиальной стороны веточного листа *S. compactum*; границы хлороцист показаны пунктиром; *Г, Д* — край листа отстоящей ветви *Sphagnum* sp. (sect. *Rigida*) на поперечном срезе (*Г*) и с абаксиальной стороны (*Д*); *Е* — веточный (слева) и стеблевой (справа) листья *S. novocaledoniae*; *Ж—К* — абаксиальная (*Ж*) и адаксиальная (*З*) поверхности веточного листа, абаксиальная поверхность стеблевого листа (*И*) и поперечный срез веточного листа (*К*) *S. novocaledoniae*; *Л* — стеблевой (вверху) и веточный (внизу) листья *S. sericeum*; *М, Н* — абаксиальная поверхность (*М*) и поперечный срез (*Н*) веточного листа *S. sericeum*; *О* — стеблевой (вверху) и веточный (внизу) листья *S. squarrosum*; *П* — клеточная сеть у верхушки стеблевого листа *S. squarrosum*; *Р, С* — поперечный срез (*Р*) и абаксиальная поверхность веточного листа (*С*) *S. squarrosum*; *1* — утолщение стенки (волокно); *2* — пора; *3* — краевой желобок; *4* — хлороциста; *5* — гиалоциста; *6* — зубчики

ся тонкостенные клетки (см. рис. 68, *Г*). В эпидерме урночки, или экзотеции, имеются недоразвитые, с неразошедшимися замыкающими клетками устьица (см. рис. 68, *Д*), а основные клетки экзотеция коробочки обладают тонкой, проницаемой для газов внешней периклинальной стенкой и неравномерно утолщенными газонепроницаемыми остальными стенками.

При разрастании коробочки во время спорогенеза возникший из брюшка архегония эпигоний рвется, образуя влагалище при основании коробочки и прикрывающий коробочку колпачок. К моменту созревания спор споровый мешок и колонка разрушаются, а когда споры созреют, участок стебля, находящийся между стопой и верхним перихециальным листом, удлинится, образуя *ложную ножку*, которая выносит коробочку за пределы перихеция (см. рис. 68, *Е*). У оказавшейся на открытом воздухе коробочки клетки экзотеция начинают подсыхать, не выпуская находящийся в коробочке воздух. Очень толстостенные клетки крышечки и основания урночки при подсыхании почти не меняют свою форму, а остальные клетки экзотеция сокращаются так, что коробочка из шаровидной постепенно становится цилиндрической. Это ведет к заметному уменьшению ее объема и к повышению давления находящегося в ней воздуха до 5 атм. В конце концов тонкостенные клетки на границе крышечки и урночки рвутся, коробочка стреляет и крышечка и споры отбрасываются от урночки на несколько сантиметров (см. рис. 68, *Л*). В коробочке образуется масса спор (около 100 000 у *Sphagnum rubellum*). Большая часть выброшенных спор оседает в пределах 1 м от спороносящего растения, но на живом сфагновом ковре споры не прорастают. Унесенные за пределы популяции и попавшие в благоприятные условия споры могут прорасти, что позволяет сфагновым мхам быстро заселять подходящие для их жизни местобитания, в том числе и выгоревшие торфяники.

Изредка попадающиеся в коробочках *Sphagnum* мелкие споры с сетчатой поверхностью (см. рис. 68, *К*) ранее рядом исследователей были приняты за микроспоры этого мха. Однако в 1893 г. С. Г. Навашин показал, что они представляют собой споры паразитирующего на *Sphagnum* гриба, который сейчас называют *Bryophytomyces sphagni* и относят к несовершенным грибам.

Благодаря устройству побега и химизму клеточных стенок сфагновые мхи быстро поглощают выпадающую из атмосферы воду и подкисляют ее, выделяя ионы водорода в обмен на растворенные в воде двухвалентные катионы.

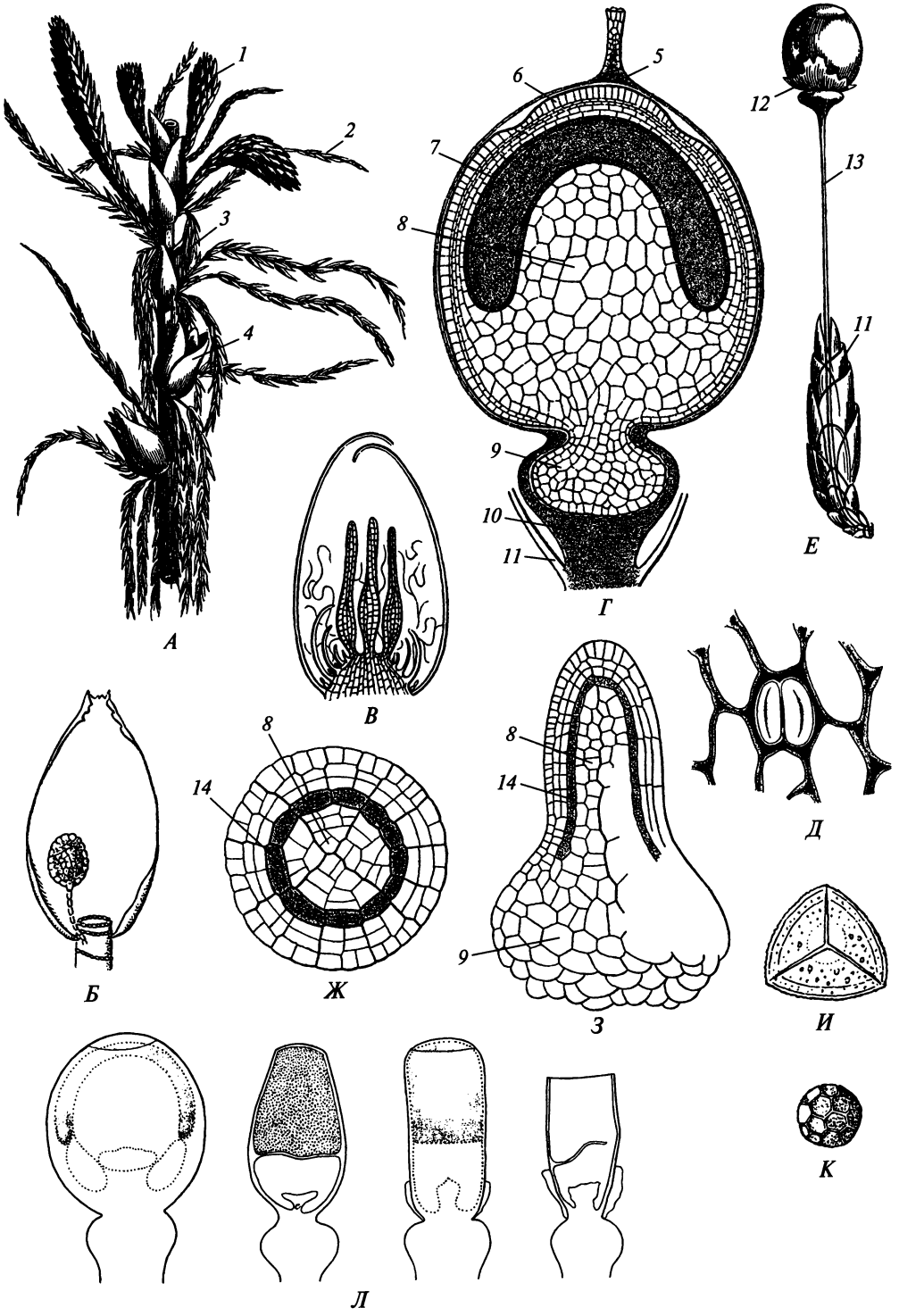


Рис. 68. Побег, гаметангии и спорогоний *Sphagnum*:

A—B — побег (*A*), антеридий в пазухе листа (*B*) и продольный срез верхушки побега с архегониями (*B*) у *S. capillifolium*; *Г* — продольный срез сформировавшегося спорогония *S. capillifolium*; *Д, Е* — устьице в стенке коробочки (*Д*) и верхушка побега *S. squarrosum* со зрелым спорогонием (*Е*); *Ж—И* — поперечный (*Ж*) и продольный (*З*) срезы молодого спорогония и спора (*И*) *S. capillifolium*; *К* — спора *Bryophytomyces sphagni*; *Л* — слева направо: созревшая коробочка во влажном состоянии, две подсыхающие коробочки и вскрывшаяся коробочка *S. squarrosum*; 1 — антеридиальная ветвь; 2 — отстоящая вегетативная ветвь; 3 — свисающая вегетативная ветвь; 4 — перихеций; 5 — эпигоний; 6 — крышечка; 7 — споровый мешок; 8 — колонка; 9 — стопа; 10 — участок стебля, из которого образуется ложная ножка; 11 — перихециальный лист; 12 — остатки эпигония; 13 — ложная ножка; 14 — археспорий

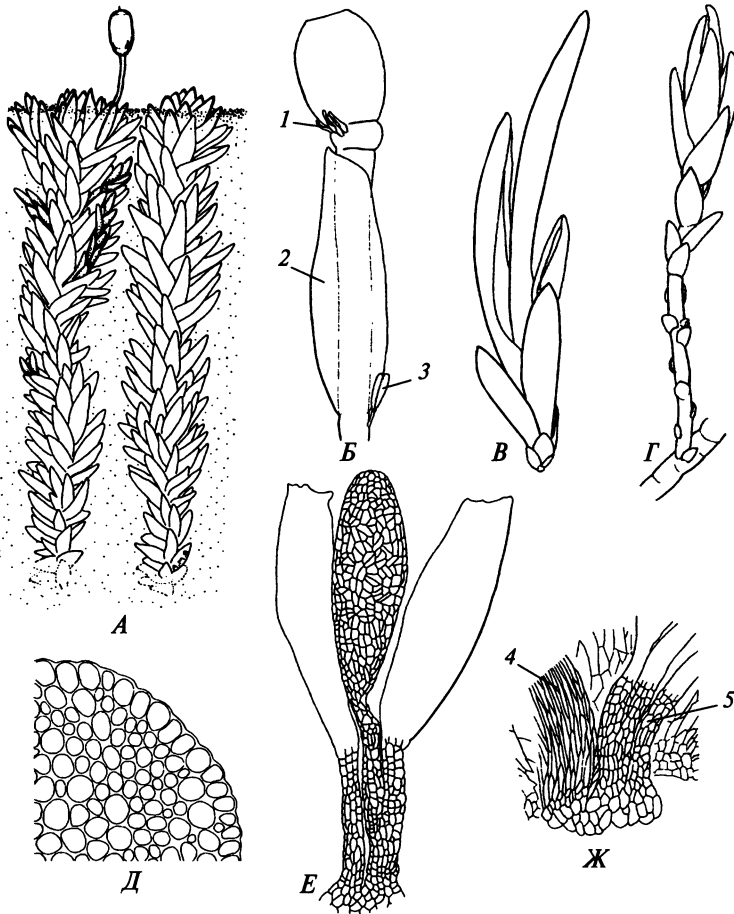


Рис. 69. Побеги, гаметангии и спорогоний *Ambuchanania leucobryoides*:

A — побеги и спорогоний; *Б* — побег с гаметангиями и спорогонием; *В* — короткая ветвь; *Г* — длинная ветвь; *Д* — поперечный срез стебля; *Е, Ж* — антеридии; 1 — архегоний; 2 — перихециальный лист; 3 — антеридий; 4 — основание перигонияльного листа; 5 — ножка антеридия

Количество удерживаемой побегами воды может превышать сухую массу растений в 10—25 раз. Стекающие вниз излишки воды пропитывают густой моховой ковер, а нижние отмирающие части побегов, содержащие много лигнинов, в кислой среде в отсутствие кислорода превращаются в торф. При испарении воды с поверхности ковра вода из нижних горизонтов капиллярными силами поднимается до растущих верхушек побегов, но в годы с малым количеством летних осадков верхушки побегов высыхают до воздушно-сухого состояния. При этом живые клетки мха впадают в криптобиоз, что дает основание считать сфагновые мхи ксерофитными гидрофитами.

Центр видового разнообразия рода приурочен к тропикам Нового Света, но в качестве доминантов растительного покрова виды *Sphagnum* выступают в бореальной зоне, где многие из них образуют омбротрофные болота. Эти болота не только аккумулируют осадки и регулируют водный режим обширных территорий, но и влияют на газовый состав атмосферы, переводя находящийся в ней диоксид углерода в углерод торфяных залежей, что сказывается и на тепловом режиме Земли. Встречающиеся в тропической зоне виды *Sphagnum* произрастают преимущественно в горных лесах.

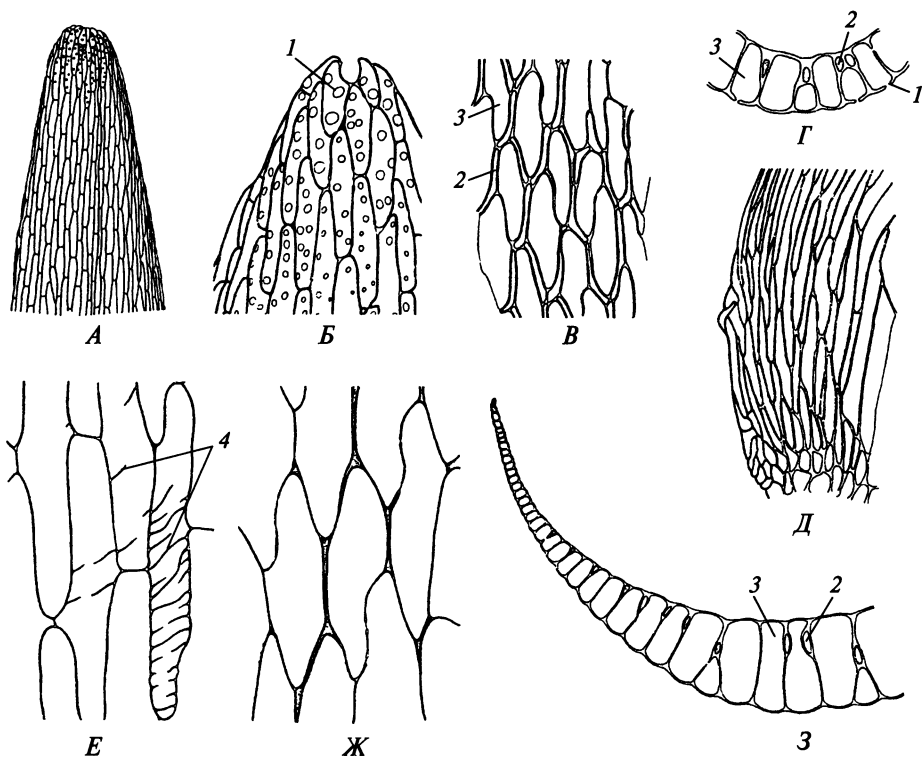


Рис. 70. Стеблевой лист *Ambuchanania leucobryoides*:

А—В — абаксимальная (А, Б) и адаксимальная (В) поверхности листа близ его верхушки; Г — поперечный срез верхушки листа; Д — край основания листа; Е—З — абаксимальная (Е) и адаксимальная (Ж) поверхности и поперечный срез (З) листа близ его основания; 1 — пора; 2 — хлороциста; 3 — гиалоциста; 4 — утолщения стенки

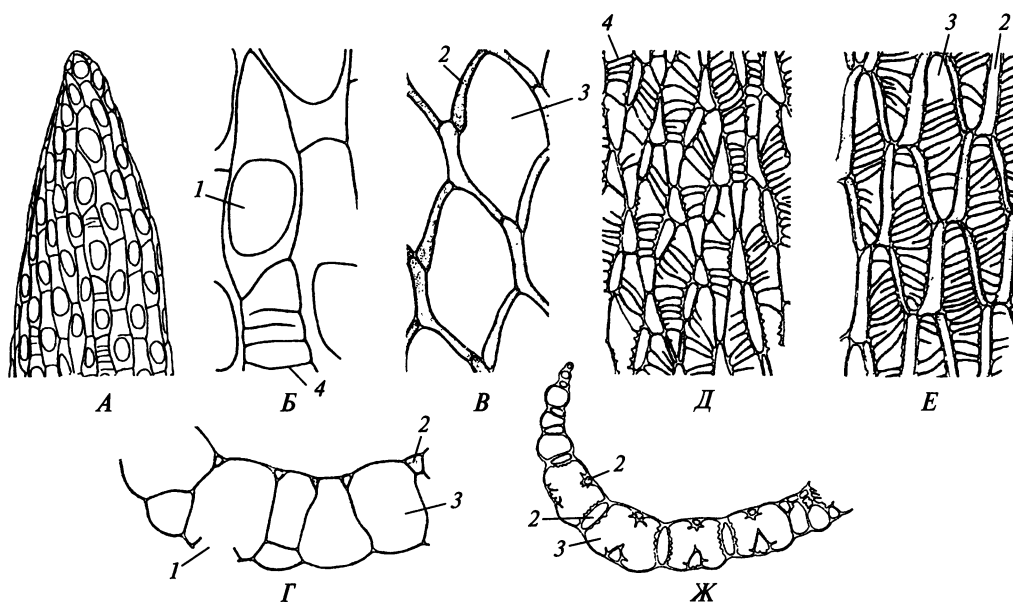


Рис. 71. Верхний веточный лист короткой ветви *Ambuchanania leucobryoides*:

А—Г— абаксиальная (А, Б) и адаксиальная (В) поверхности и поперечный срез (Г) листа близ его верхушки; Д—Ж— абаксиальная (Д) и адаксиальная (Е) поверхности и поперечный срез (Ж) листа близ его основания; 1 — пора; 2 — хлороциста; 3 — гиалоциста; 4 — утолщение стенки

Строение *Ambuchanania leucobryoides*. Это растение представляет собой небольшой мох, почти полностью погруженный в постоянно влажный, нередко покрытый тонким слоем воды белый кварцевый песок (рис. 69, А). Заносимые песком зеленоватые, длиной около 2 см побеги амбьюкенении быстро отгнивают снизу. Стебель покрыт слоем клеток, похожих на молодые, еще не дифференцированные клетки гиалодермы *Sphagnum*; склеродермы в стебле нет (см. рис. 69, Д). Стебель главного побега густо покрыт черепитчато налегающими один на другой яйцевидно-ланцетными сильно вогнутыми с трубкообразной верхушкой листьями до 4,5 мм длиной. От главного побега отходят немногочисленные боковые ветви; более короткие отходят от стебля поодиночке или по две, чем амбьюкенения напоминает *Sphagnum novocaledoniae*, более длинные представляют собой побеги возобновления (см. рис. 69, В, Г).

В основании стеблевых листьев амбьюкенении имеется широкая кайма, состоящая из 15—20 рядов узких вытянутых клеток, остальная часть пластинки сложена гиалоцистами и хлороцистами (рис. 70). Абаксиальная стенка гиалоцист, приуроченных к основанию и средней части листа, несет спиральные утолщения, а абаксиальная стенка гиалоцист, входящих в трубкообразную верхушку листа, пронизана немногочисленными порами. Хлороцисты узкоэллиптические, на поперечном срезе листа открыты с адаксиальной стороны, а их абаксиальный конец нередко упирается в гиалоцисту, которая сообщается с соседними гиалоцистами через поры в боковых стенках. Таким образом, пластинка листа в этом месте двухслойная.

Небольшие нижние листья коротких ветвей по строению сходны со стеблевыми, но продолговато-ланцетные верхние листья, достигающие 8,5 мм в длину, сильно отличаются от стеблевых листьев (рис. 71). Кайма у них при основании листа узкая, трех-, четырехрядная, а хлороцисты двух типов. Одни — небольшие, эллиптические или треугольные в поперечном сечении, располагаются так же, как хлороцисты стеблевых листьев, другие — крупные, эллиптические, открыты с обеих сторон листа, а на перегородках, отделяющих их от гиалочист, со стороны последних развиваются папиллы, подобные таковым у выросших на ярком свету экземпляров *Sphagnum papillosum*.

Архегонии в числе до пяти образуются на верхушке стебля под прикрытием крупных перихециальных листьев. Непосредственно под перихецием располагается перигоний. Продолговато-эллипсоидальные антеридии в числе 2—4 сидят на длинных многорядных сросшихся основаниями ножках не в пазухе перигонияльного листа, а на стебле близ края листа (см. рис. 69, Б, Е, Ж). Ложная ножка короткая, едва приподнимающая коробочку над верхушками перихециальных листьев.

Особенности развития и строения спорогония и гаметофита и анализ ареалов современных видов *Sphagnum* позволяют считать сфагновые древнейшей группой мхов, которые уже в палеозое были широко распространены в приэкваториальных районах Пангеи. Сфагновые настолько резко отличаются от других мхов, что в последнее время некоторые исследователи предлагают рассматривать их в качестве самостоятельного отдела — *Sphagnophyta*.

2.5.2. Classis Andreaeópsida — класс андрезевые

Класс составляют два рода — *Andreaea* примерно с 70 видами и *Andreaeobryum* с единственным видом *A. macrósporum*. Эти роды настолько различаются между собой, что их относят к разным семействам, порядкам и подклассам.

Развитие и строение гаметофита. Содержащие хлоропласты и капли жира споры андрезевых прорастают эндоспорически, иногда находясь еще внутри коробочки, но обычно — по высыпанию из нее (см. рис. 72, А; 74, И). По мере увеличения числа клеток гаметофита экзоспорий распадается на участки неправильных очертаний, и от шаровидного или эллипсоидального таллома отрастают однорядные нити. Они дают начало однослойным разветвленным лентовидным пластинкам, а они, в свою очередь, образуют однорядные нити, с помощью которых эта разветвленная протонема плотно прикрепляется к субстрату (см. рис. 72, А). На протонеме у *Andreaea* возникают листовидные и древовидные отростки (см. рис. 72, Б, В). У *Andreaeobryum* развивающиеся на протонеме отростки цилиндрические, до 2 мм длиной (см. рис. 74, К, Л); на ней также образуются слизевые волоски (см. рис. 74, М, Т), которые, как предполагают, выделяют слизь через отверстие на своей клювовидной верхушке, что позволяет некоторым исследователям гомологизировать эти волоски с клювовидными волосками *Takakia*.

Срединные листья у *Andreaea* достигают 0,5—2 мм в длину и варьируют от ланцетных и серповидных до яйцевидных и гитаровидных. Они бывают однослойными и без жилки, либо есть многослойная жилка, в 5—10 слоев клеток, и пластинка целиком однослойная либо с двух- и многослойными участками,

состоящая из толстостенных округло-паренхимных или слегка удлинённых клеток, часто с одиночными папиллами на одной или обеих сторонах клетки (рис. 73, Б—Д). У *Andreaeobryum* срединные листья серповидно-ланцетные, до 1—1,7 мм длиной, с многослойной жилкой и двухслойной на бóльшем протяжении пластинкой, состоящей из толстостенных паренхимных, иногда с невысокими папиллами клеток (рис. 74, А, Б, Н, О). В пазухе листьев у *Andreaea* располагаются однорядные цилиндрические или булавовидные слизевые волоски, сходные с пазушными волосками бриевых мхов; у пазушных волосков *Andreaeobryum* верхушечная клетка клювовидная.

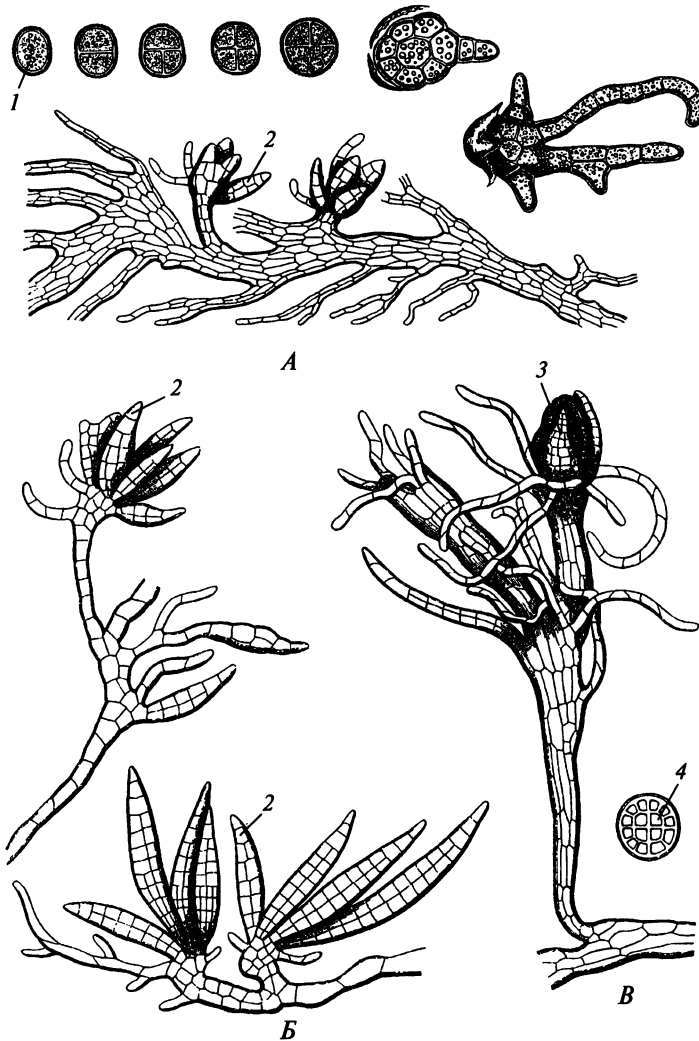


Рис. 72. Спора и протонема *Andreaea*:

А, В — *A. rupestris*; Б — *A. blyttii*; 1 — покоящаяся спора; 2 — листовидный вырост; 3 — почка гаметофора; 4 — поперечный срез «стволика» древовидного выроста протонемы

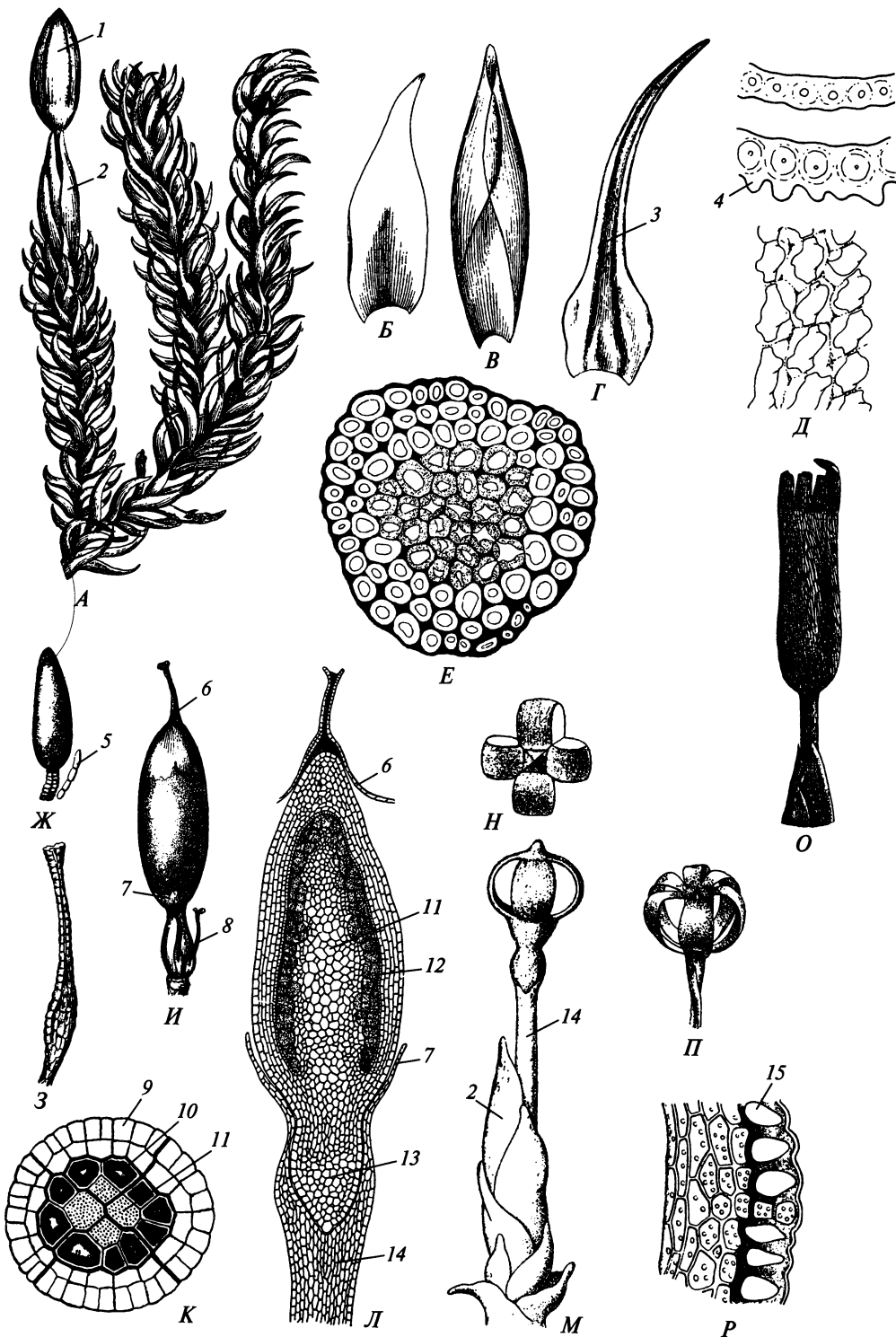


Рис. 73. Побег и спорогоний рода *Andreaea*:

A — побег *A. rupestris* со спорогонием; *B*, *B* — срединный (*B*) и перихециальный (*B*) листья *A. rupestris*; *Г* — срединный лист *A. rothii*; *Д* — поперечные срезы и клеточная сеть срединного листа *A. rupestris* с поверхности; *Е* — поперечный срез стебля *A. rupestris*; *Ж*, *З* — антеридий (*Ж*) и архегоний (*З*) *A. rupestris*; *И* — верхушка побега *A. rupestris* с молодым спорогонием; *К* — поперечный срез коробочки молодого спорогония *A. rupestris*; *Л* — продольный срез стебля *A. rupestris* с молодым спорогонием; *М*, *Н* — побег *A. rupestris* со спорогонием (*М*) и вскрывшаяся коробочка сверху (*Н*); *О* — вскрывшаяся коробочка *A. wilsonii*; *П* — вскрывшаяся коробочка *A. nivális*; *Р* — поперечный срез стенки коробочки *A. rupestris*; *1* — коробочка; *2* — перихециальный лист; *3* — жилка; *4* — папилла; *5* — парафиза; *6* — колпачок; *7* — влагалище; *8* — неоплодотворенный архегоний; *9* — стенка; *10* — археспорий; *11* — колонка; *12* — споры; *13* — стопа; *14* — ложная ножка; *15* — эпидерма



Поврежденные побеги андреевых легко образуют вторичную протонему, на которой возникают новые побеги. Вегетативное размножение осуществляется также при партикуляции побегов и с помощью легко отделяющихся от протонемы придатков.

Виды *Andreaea* — преимущественно однодомные растения, *Andreaeobryum* — растение двудомное. Собрания гаметангиев располагаются на верхушках ветвей, но андроеи иногда кажутся боковыми из-за смещения верхушки стебля с перигонием в сторону побегом возобновления. Слабо отличающиеся по величине и морфологии от срединных перигониальные листья окружают 4—10 эллипсоидальных, сидящих на длинных двурядных ножках антеридиев, между которыми располагаются простые или ветвящиеся нитчатые, а иногда и пластинчатые парафизы (см. рис. 73, *Ж*).

На верхушке стебля обычно образуется группа архегониев. Каждый из них сидит на массивной и длинной ножке. У *Andreaea* группа архегониев окружена перихециальными листьями, которые заметно крупнее срединных и обладают хорошо выраженным влагалищем (см. рис. 73, *A*, *B*). С началом роста спорогония перихециальные листья еще больше увеличиваются в размерах, образуя вокруг него трубковидную обертку. У *Andreaeobryum* архегонии до оплодотворения окружены лишь слизевыми волосками и листовыми примордиями, но после оплодотворения на разрастающемся в месте прорыва стопы спорогония стебле появляются многочисленные (до 30) разнообразие по морфологии, но не превышающие срединные листья по величине перихециальные листья (см. рис. 74, *П*, *Р*, *С*). При этом неоплодотворенные архегонии смещаются в сторону и занимают на стебле боковое положение.

Развитие и строение спорофита. В собрании архегониев обычно развивается только один спорогоний (см. рис. 73, *A*, *И*; 74, *Б*). У *Andreaea* он состоит из эллипсоидальной радиально-симметричной коробочки до 0,5—2 мм длиной и конусовидной стопы (см. рис. 73, *Л*) с передаточными клетками. Созревший спорогоний выносится за пределы перихеция вырастающей из верхушки стебля ложной ножкой длиной около 1 мм (см. рис. 73, *М*). У *Andreaeobryum* коробочка и ножка дифференцируются и растут одновременно, а слегка выступающий за пределы перихеция зрелый спорогоний состоит из яйцевидной, иногда слегка асимметричной, длиной около 1,5 мм коробочки, резко переходящей в короткую (длиной 1—2 мм) массивную при созревании слегка уплощенную и скрученную ножку (см. рис. 74, *Б*, *В*), за-

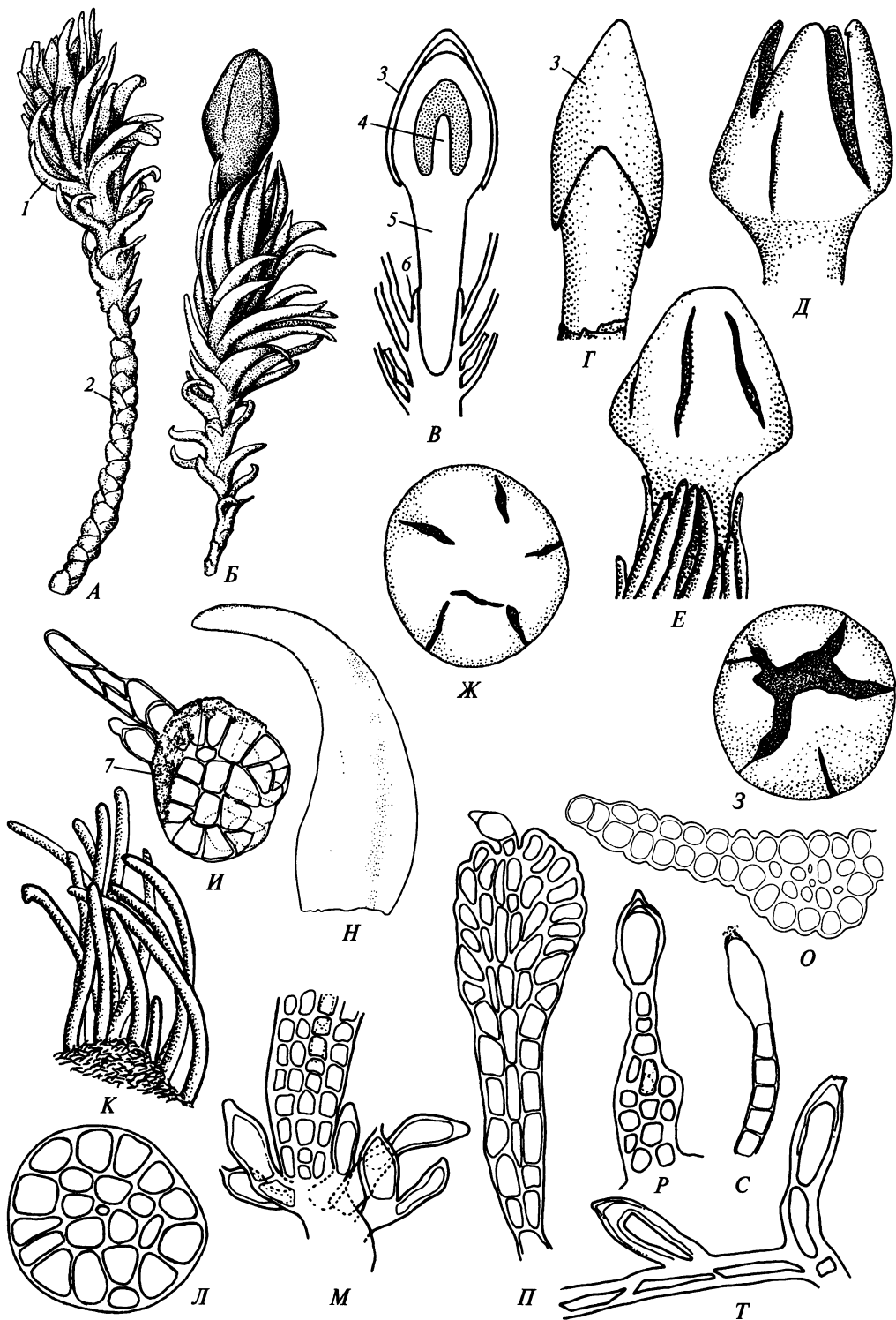


Рис. 74. *Andreaeobryum macrosporum*:

A — побег; *B* — побег со спорогонием; *B* — продольный срез верхушки побега со спорогонием (схема); *Г* — прикрытая колпачком молодая коробочка (перихециальные листья удалены); *Д*—*З* — вскрывшиеся коробочки (*Д*, *Е* — вид сбоку, *Ж*, *З* — вид сверху); *И* — молодая протонема; *К*, *Л* — цилиндрические придатки протонемы (*К*) и поперечный срез придатка (*Л*); *М* — слизевые волоски у основания цилиндрического придатка; *Н* — лист; *О* — поперечный срез листа; *П*—*С* — перихециальные листья; *Т* — ризоид со слизевыми волосками; *1* — срединный лист; *2* — низовой лист; *3* — колпачок; *4* — колонка; *5* — ножка; *6* — влагалище; *7* — экзоспорий



канчивающуюся конусовидной стопой с передаточными клетками. Стенка коробочки андреевых, как и коробочка *Sphagnum*, многослойна и археспорий куполообразно покрывает колонку, но у *Andreaea*, в отличие от *Sphagnum*, из амфитеция образуется только стенка коробочки и наружный споровый мешок, а археспорий и колонка — из эндотеция (см. рис. 73, *К*). Формирование коробочки у *Andreaeobryum* не изучено.

По мере роста спорогония эпигоний рвется поперек, и его верхняя часть в виде небольшого двуслойного на большем своем протяжении колокольчато-клубковидного колпачка нередко сохраняется у *Andreaea* на верхушке зрелой коробочки (см. рис. 73, *И*, *Л*). У *Andreaeobryum* растущий спорогоний иногда прорывает эпигоний сбоку, но оказавшаяся на открытом воздухе коробочка продолжает нормально развиваться, в то время как у обладающих перистомом мхов в таких случаях коробочка становится уродливой.

В эпидерме коробочки устьиц нет и большая ее часть состоит из клеток с неравномерно утолщенными стенками. У *Andreaea* в стенке коробочки дифференцируются клетки, по которым коробочка будет вскрываться при подсыхании (см. рис. 73, *Р*). У большинства видов она вскрывается четырьмя щелями, которые протягиваются почти по всей длине коробочки. Щелей может быть и больше (см. рис. 73, *П*). У южноамериканской *A. wilsonii* у верхушки коробочки образуется 8—10 щелей (см. рис. 73, *О*). При подсыхании коробочки ее створки выгибаются наружу и споры высыпаются через расширяющиеся щели. При увлажнении створки выпрямляются и щели закрываются, что предохраняет оставшиеся в коробочке споры от намочения. При повторяющихся гигроскопических движениях створок клетки на верхушке коробочки рвутся и створки становятся зубцами (см. рис. 73, *О*), но к этому времени спор в коробочке практически нет.

В эпидерме коробочки *Andreaeobryum* участков из тонкостенных клеток, по которым мог бы происходить разрыв стенки, нет, и коробочка, подсыхая, изменяет форму незначительно. Она вскрывается 4—6 более длинными и 1—2 более короткими, не достигающими до верхушки коробочки щелями. При дальнейшем подсыхании коробочки края образовавшихся створок слегка загибаются внутрь и щели таким образом становятся шире. После нескольких гигроскопических движений створок клетки на верхушке коробочки разрываются, створки превращаются в зубцы, которые нередко отпадают (см. рис. 74, *Д*—*З*).

Возникающие в коробочке тетрады спор довольно долго находятся в оболочке спорочита, и потому на проксимальной стороне спор после их разъединения сохраняется трехлучевой гребень. Ультраструктура спородермы у *Andreaeobryum* еще не изучена, а у *Andreaea* спородерма в области гребня не

отличается по строению от спородермы в других участках споры, что позволяет считать споры *Andreaea* безапертурными. Большинство видов *Andreaea* обладает мелкими или средними по размеру спорами диаметром 10—60 мкм, но у *Andreaea megistóspora* споры много крупнее и несколько уступают по величине спорам *Andreaebryum macrosporum* (у первого вида споры диаметром до 110 мкм, у второго — до 125 мкм).

Виды *Andreaea* встречаются чаще всего в полярных областях Южного и Северного полушарий, где они обычно приурочены к периодически смачиваемым скалам, сложенным силикатными породами, произрастая при этом или на голом камне, или на крупнозернистом субстрате. Встречается *Andreaea* и в горах более низких широт, в том числе вблизи экватора. *Andreaebryum macrosporum* известен пока лишь на Аляске, где этот мох растет на известняковых скалах.

Строение спорогония андреевых, с одной стороны, указывает на их отдаленные связи со сфагновыми и другими мхами, а с другой — с теми печеночниками, у которых в коробочке есть базальный элатерофор и коробочка которых вскрывается продольными щелями. Как отмечено выше (с. 109), некоторые исследователи сближают андреевые мхи с *Takakia*.

2.5.3. Classis Oedipodiópsida — класс эдиподиевые

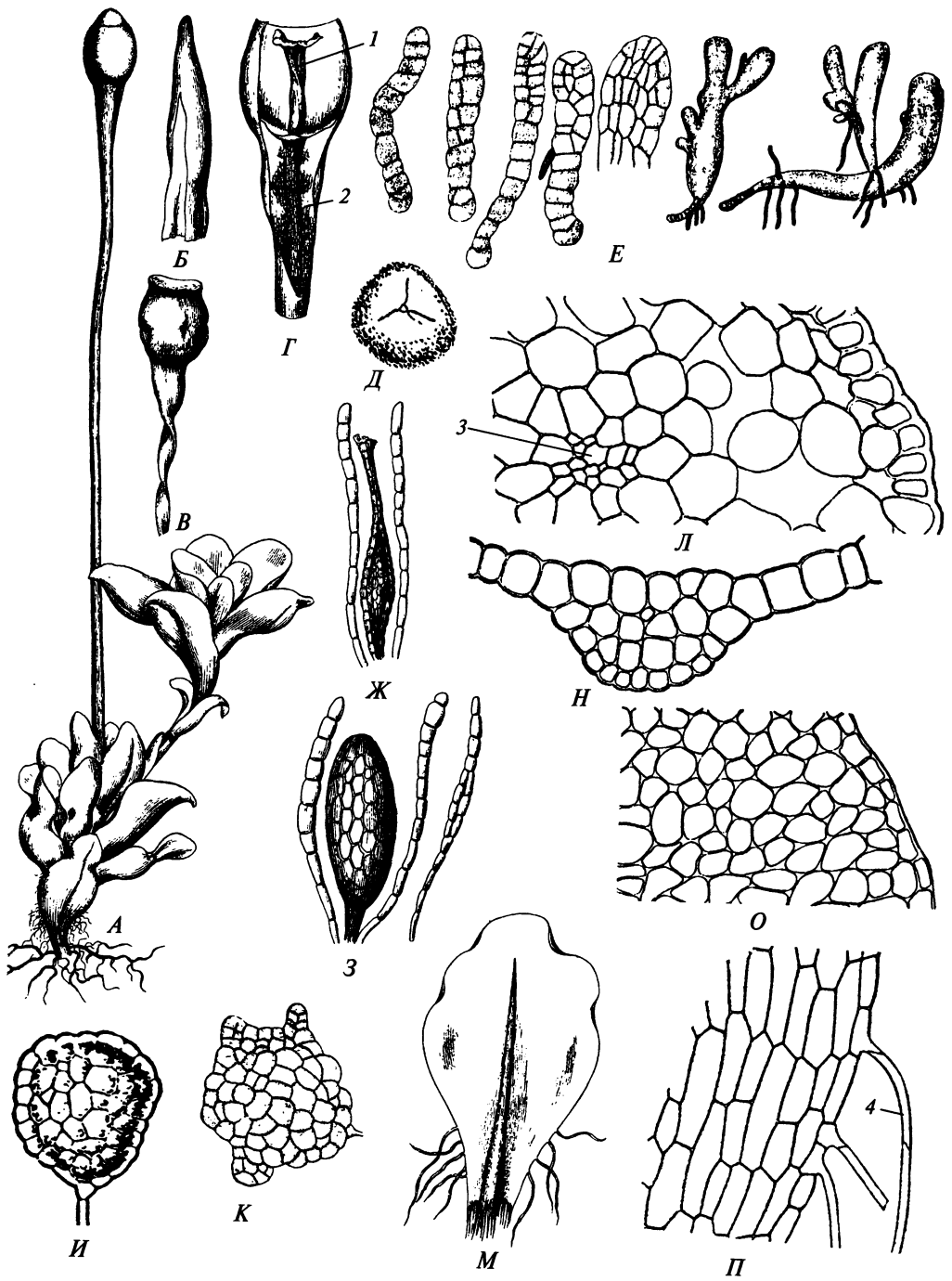
Класс представлен единственным родом *Oedipodium* с двумя видами.

Развитие и строение гаметофита. Ультраструктура спородермы *Oedipodium* не изучена, но у спор этого мха виден трехлучевой рубец (рис. 75, Д). Возникающая при экзоспорическом прорастании хлоронема дает начало однослойной продолговатой пластинке, которая благодаря деятельности краевой меристемы становится пальчато-раздельной. Из располагающихся по краю пластинки клеток могут образоваться пластинки второго, а затем и третьего порядков (см. рис. 75, Е), которые при разрушении инициальных клеток обособляются.

Достигающий 0,5—1 см в высоту побег развивается из почки, появляющейся по краю пластинки близ ее основания. Стебель прикрепляется к субстрату с помощью однорядных ризоидов и состоит из плотно сомкнутых между собой тонкостенных паренхимных клеток. Собранные на верхушке стебля в розетку лопатчатые листья длиной 1—5 мм имеют узкую многослойную жилку из тонкостенных клеток и однослойную пластинку с однорядными краевыми ризоидами при основании. В верхней части пластинка состоит из более или менее изодиаметрических клеток с утолщенными по

Рис. 75. *Oedipodium griffithianum* (А—Г, Е, Ж, З, К), *O. fuegianum* (Д, И, Л—П):

А — побег со спорогонием; Б — колпачок; В, Г — вскрывшаяся сухая коробочка (В) и продольный срез коробочки (Г); Д — спора; Е — протонема на последовательных (слева направо) стадиях развития; Ж, З — архегоний (Ж) и антеридий (З) с парафизами; И, К — выводковое тело (И) и прорастающее выводковое тело (К); Л — поперечный срез ножки спорогония; М—П — лист (М), поперечный срез листа (Н) и клеточная сеть у верхушки (О) и основания (П) листа; 1 — колонка; 2 — гипофиза; 3 — гидром; 4 — ризоид



углам стенками, а в основании — из вытянутых тонкостенных клеток (см. рис. 75, А, М—П).

Вегетативное размножение гаметофора осуществляется посредством многоклеточных линзовидных выводковых тел (см. рис. 57, И, К), которые вместе с булавовидными слизевыми волосками, а нередко и с антеридиями располагаются на верхушке побега в чашевидных вместилищах, образованных листьями. Выводковое тело, прорастая, дает начало вторичной пластинчатой протонеме, а затем и гаметофору.

Oedipodium — растение однодомное. Сидящие на короткой многорядной ножке эллипсоидальные антеридии (см. рис. 75, З) вместе с булавовидными парафизами располагаются под собранием архегониев или образуют однополное собрание на верхушке стебля. Перихециальные листья, окружающие архегонии с нитчатыми парафизами (см. рис. 75, Ж), слабо отличаются от срединных листьев (см. рис. 75, А).

Развитие и строение спорофита. После оплодотворения на побеге развивается один спорогоний, коробочка которого первоначально прикрыта конусовидно-клубковидным гладким колпачком.

Зрелый спорогоний достигает 1 см в длину. Его ножка, в центре которой располагается тяж из гидроидов (см. рис. 75, Л), постепенно переходит в расширяющуюся кверху гипофизу длиной 1—3 мм с многочисленными устьицами. Гипофиза в свою очередь плавно переходит в коротко-эллипсоидальную урночку длиной 1—1,5 мм с выпуклой крышечкой и коротким клювиком. Наружный споровый мешок вплотную примыкает к стенке урночки. Колонка, соединенная с крышечкой, после отделения крышечки остается в урночке, край которой, как и у *Sphagnum*, голый. Подсыхая, бурая урночка слегка расширяется и становится короче, а ножка спорогония спирально скручивается (см. рис. 75, В, Г).

O. griffithianum известен из единичных пунктов Западной Европы, Восточной Азии и Северной Америки, где он произрастает в прилегающих к океану горных районах на влажной, сильно гумусированной почве в трещинах скал. *O. fuegianum* описан с Огненной Земли и собран также на Фолклендских островах. Такой гиперокеанический ареал свидетельствует о большой древности рода.

Oedipodium сближали с бриевыми мхами, с семейством Splachnaceae, для которого характерны расширенная гипофиза и сложно устроенный перистом. Со сплахновыми сближали и клейстокарпный мох *Voitia*, что позволяло смотреть на *Oedipodium* как на промежуточное звено редуccionного ряда, который начинается с перистомных и заканчивается клейстокарпными мхами. Но на кладограммах, построенных по молекулярным данным, *Oedipodium* отходит после андреевых, располагаясь в основании группы мхов, обладающих перистомом, и далеко отстоит от бриевых. Это позволяет предполагать, что гимностомность *Oedipodium* не представляет собой результат абортирования когда-то существовавшего перистома, но унаследована от гимностомного же предка и что черты сходства в строении спор, протонемы, гаметофора и коробочки *Oedipodium* со *Sphagnum* или с *Tetraphis* не случайны, но отражают родство этих растений между собой. Поэтому *Oedipodium* целесообразно рассматривать в качестве представителя монотипного класса, очевидно, не менее древнего, чем сфагновые и тетрафисовые мхи.

2.5.4. Classis *Tetraphidópsida* — класс тетрафисовые

Класс представлен семейством *Tetraphidaceae* с двумя олиготипными родами — *Tetráphis* и *Tetrodontium*.

Развитие и строение гаметофита. При экзоспорическом прорастании каталептных сфероидальных спор *Tetraphis* образуется ветвящаяся хлоронема, веточки которой, израстая, превращаются в ризоиды либо дают начало приподнимающимся над субстратом обратнойцевидным или языковидным однослойным пластинкам до 1—1,5 мм длиной (рис. 76, *И, О*). Эти листочковидные пластинки возникают не на верхушках ветвей хлоронемы, как у *Sphagnum* или *Oedipodium*, а при их основании. Пластинки растут благодаря деятельности расположенной по их переднему краю меристемы, клетки которой периодически делятся в поперечном и продольном направлениях, а у основания «листочков» образуется каулонема. Изредка ветви хлоронемы дают начало древовидным выростам со «стволиками» в несколько клеток толщиной и с короткими боковыми «ветками» (см. рис. 76, *М*). На отходящих от хлоронемы «стеблях» образуются также линзовидные выводковые тела (см. рис. 76, *Н*). Таким образом, по степени дифференцировки протонемы *Tetraphis* не уступает *Andreaea*. Из возникающих на хлоронеме почек с тетраэдрической апикальной клеткой вырастают многолетние гаметофоры, после чего протонемные «листочки» отмирают.

Зрелые гаметофоры *Tetraphis* представлены прямостоячими, высотой до 1—3 см простыми или редко ветвящимися побегами (см. рис. 76, *А*), образующими рыхлые зеленые или буровато-зеленые дерновинки. Стебель с центральным пучком из немногочисленных гидроидов в основании несет однорядные многоклеточные ризоиды, а выше — листья. Редко расположенные, достигающие 1—2 мм в длину срединные листья яйцевидные или яйцевидно-ланцетные, цельнокрайние, с многослойной длинной жилкой и однослойной пластинкой, в верхней части состоящей из округло-многоугольных, довольно толстостенных клеток (см. рис. 76, *Г*).

В дерновинках, характеризующихся невысокой плотностью побегов, на верхушках стеблей из крупных широкояйцевидных листьев образуются чашевидные вместилища, или корзиночки, в которых наряду с многочисленными нитчатыми парафизами располагаются от нескольких десятков до двух сотен сидящих на однорядных длинных ножках линзовидных выводковых тел того же типа, что изредка образуются и на протонеме (см. рис. 76, *К, Л*).

Растения *Tetraphis* однодомные. Однополые, реже обоеполые собрания гаметангиев, располагающиеся на верхушке главного стебля или на возникающей под ней ветви замещения, состоят из немногочисленных антеридиев и нитчатых парафиз и из немногочисленных архегониев (см. рис. 76, *Д, Е*).

На хлоронеме *Tetrodontium* образуются пучки линейных, лопатчатых или пальчатораздельных многослойных в основании «листочков» (см. рис. 76, *П*), которые остаются зелеными и после того, как на протонеме появятся недолговечные сильно редуцированные гаметофоры. У мужских побегов стебель короткий, с тремя редуцированными перигониальными листьями, окружающими немногочисленные антеридии и нитчатые парафизы. Женские побеги почковидные, с немногочисленными яйцевидно-ланцетными, без жилки или с короткой жилкой перихециальными листьями, около 1 мм в длину, окру-

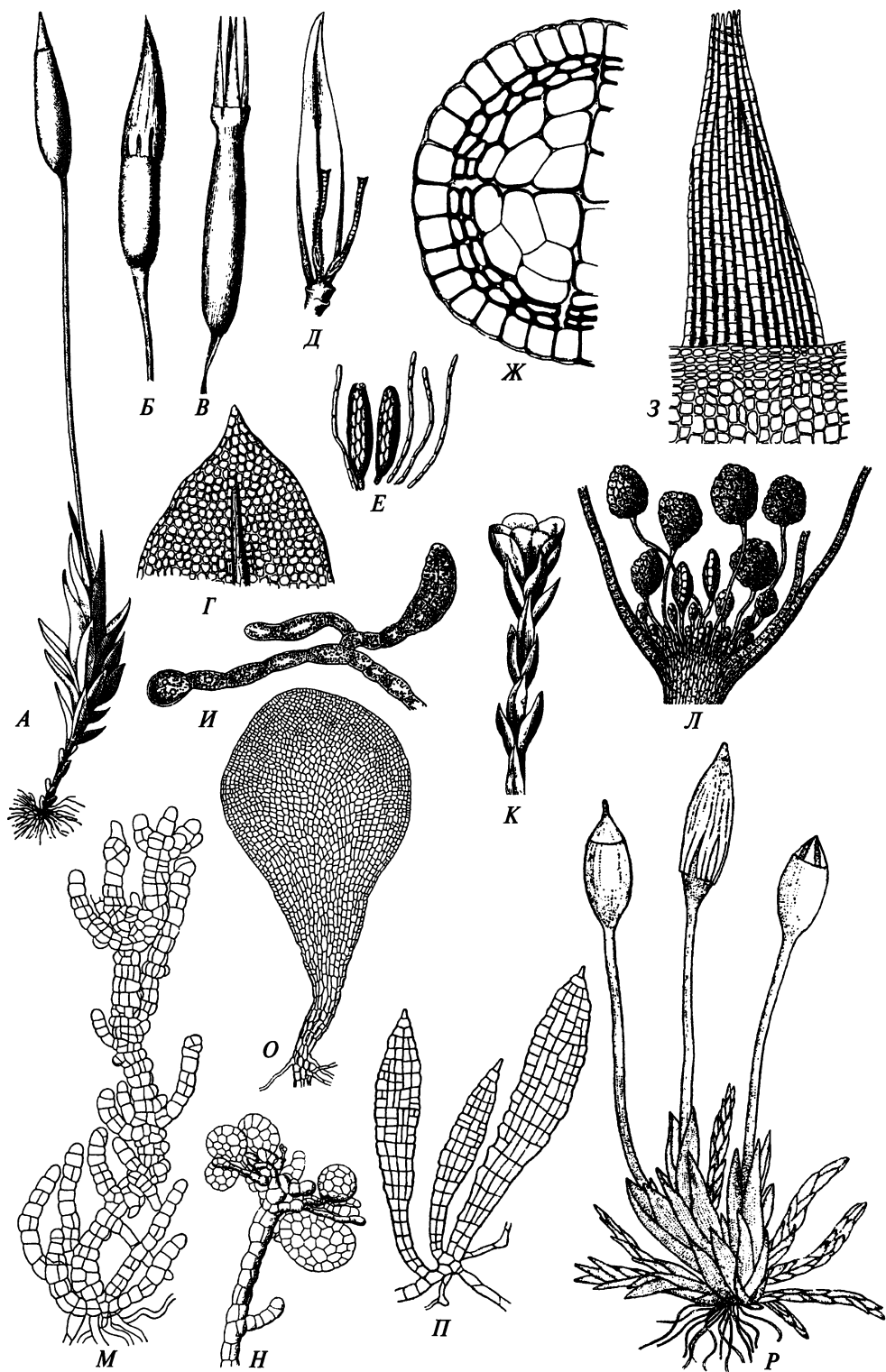


Рис. 76. *Tetraphis pellúcida* (А—О), *Tetrodontium repandum* (П, Р):

А — побег со спорогонием; Б — коробочка с колпачком; В — вскрывшаяся коробочка; Г — клеточная сеть у верхушки листа; Д — архегонии и перихециальный лист; Е — антеридии и парафизы; Ж — поперечный срез зрелой коробочки на уровне основания крышечки; З — зубец перистома; И — молодая протонема; К — побег с чашевидным вместилищем выводковых тел; Л — продольный срез чашевидного вместилища с выводковыми телами; М — древовидный вырост протонемы; Н — древовидный вырост протонемы с выводковыми телами; О, П — листовидные выросты протонемы; Р — побеги со спорогониями

жающими архегонии и нитчатые парафизы. Выводковых тел у *Tetrodontium* нет, но это растение успешно размножается вегетативно с помощью образующихся при основании женского побега многочисленных лежащих и «укореняющихся» побегов с мелкими листьями (см. рис. 76, Р).

Развитие и строение спорофита. Зрелый спорогоний *Tetraphis* имеет длинную, до 1,5 см, прямую или коленчато-согнутую и скручивающуюся при подсыхании ножку и прямостоячую, почти цилиндрическую коробочку длиной до 2—4 мм, на треть прикрытую продольно-складчатым голым колокольчатым колпачком (см. рис. 76, Б, В). Крышечка коробочки высокая, конусовидная, однослойная. Эпидерма коробочки без устьиц, а наружный споровый мешок в плотную, как и у *Oedipodium*, примыкает к стенке коробочки.

Спорогоний *Tetrodontium* обладает прямой, около 0,5 см в длину ножкой и продолговато-яйцевидной, почти полностью прикрытой колокольчатым колпачком коробочкой до 1,5 мм в длину (см. рис. 76, Р). Эпидерма коробочки с устьицами, а наружный споровый мешок отделен от стенки, как у политриховых, буксбаумиевых и бриевых мхов, воздухоносной полостью, пересекаемой пластиночками из хлорофиллоносных клеток.

Нематодонтный перистом тетрафисовых состоит из четырех длинных зубцов, в образовании которых участвуют клетки — производные не только амфитеция, но и эндотеция (см. рис. 76, Ж, З). Из амфитеция у *Tetraphis* возникают три перистомных слоя — НПС, ОПС и ВПС. На ранней стадии развития коробочки перистомная формула *Tetraphis* идентична формуле артродонтных диплолепидных мхов — 4|2|2, но в отличие от них не все, а только каждая вторая антиклинальная перегородка, разделяющая клетки ВПС, противостоит антиклинальной перегородке в ОПС. Это нарушение противостояния перегородок ОПС и ВПС сближает *Tetraphis* с артродонтными гаплотецными мхами. Позже клетки ВПС и НПС в основании перистома начинают делиться периклинально, и возникают два ВПС и два, а в некоторых участках коробочки и три НПС. Из-за асинхронности антиклинальных делений клеток этих слоев отразить строение перистома на этой стадии с помощью формулы нельзя, но если учитывать число клеток лишь в НПС₁, ОПС и ВПС₁, она будет выглядеть как 4|3-4|3-4. Таким образом, сформировавшийся ОПС у *Tetraphis* состоит из большего, чем у типичных артродонтных мхов, но меньшего, чем у политриховых, числа клеток.

Клетки каждого из 5—6 возникших перистомных слоев, равно как и многочисленные клетки, образовавшиеся к этому времени из эндотеция на уровне крышечки, затем удлиняются, стенки их более или менее равномерно и в незначительной степени утолщаются, после чего содержимое клеток отмира-

ет. Возникшие из эндотеция и находящиеся на уровне основания крышечки и верхушки урночки клетки затем разрушаются, и их место занимают спороциты, так что споровая масса в созревшей коробочке *Tetraphis* располагается не только вокруг, но и над колонкой, как у *Andreaea*. Лизис межклеточного вещества в определенных участках лежащей под крышечкой конусовидной массы клеток ведет к тому, что эта масса распадается на четыре массивных жестких длинных зубца, состоящих из цельных клеток. После сбрасывания колпачка и отделения крышечки зубцы, подсыхая, несколько уплощаются и отходят один от другого, что дает возможность спорам высыпаться из сжимающейся при подсыхании коробочки, когда она не плавно, а толчками поворачивается на скручивающейся ножке.

Виды *Tetraphis* распространены в Северном полушарии и обитают преимущественно в хвойных лесах на гниющей древесине. Виды *Tetrodontium* встречаются в трещинах и нишах не содержащих известняков скал в горах Западной Европы, Кавказа, Японии, Северной и Южной Америки.

Олиготипность, ареал и экология тетрафисовых свидетельствуют о древности этого таксона, что находит свое подтверждение и на построенных по молекулярным данным кладограммах, на которых тетрафисовые располагаются в основании клады, объединяющей все перистомные мхи. Развитие перистомы у тетрафисовых, политриховых, буксбаумиевых и артродонтных мхов, протекающее сходным образом до стадии двуслойного амфитеция, позволяет предполагать, что эти группы ведут свое начало от общего предка.

2.5.5. Classis Polytrichopsida — класс политриховые

Класс составляют объединяемые в порядок Polytrichales семейство Polytrichaceae, насчитывающее около 20 родов и примерно 200 видов, и монотипное семейство Dawsoniaceae примерно с 15 видами.

Развитие и строение гаметофита. Каталептные споры политриховых диаметром 5—25 мкм при экзоспорическом прорастании обычно образуют гетеротрихозную протонему, которая после появления на ней почеч гаметофоров либо отмирает, либо (некоторые виды *Pogonatum* и *Rhacelopus*) продолжает расти в течение нескольких лет.

Среди политриховых есть карликовые растения (см. рис. 79, 3) и растения с очень длинными надземными побегами (до 70 см высотой у *Dawsonia superba*). У многих политриховых побеги, нарастая в высоту и ветвясь, образуют кочки, сливающиеся затем в ковры, в нижней оторфованной части которых находятся горизонтальные и косовосходящие корневища, покрытые густым ризоидным войлоком и сидящими трехрядно чешуевидными листьями. Восходящие корневища переходят в надземные побеги с пяти-восьмирядно расположенными зелеными листьями, так что общая длина живой части побега может достигать значительной величины (50—60 см у *Polytrichum commune*). Надземные побеги обычно простые, но у *Dendroligotrichum dendroides* они похожи на миниатюрные деревья с раскидистой кроной (рис. 77, А, Ж).

По степени анатомической дифференцировки стебля политриховые не имеют себе равных среди мхов и напоминают примитивные сосудистые растения. Особенно сложно устроено корневище (см. рис. 78, А). Под эпидер-

мой с ризоидами располагается кора с «эндодермой», прерываемая тремя листовыми следами, в состав которых входят лептоиды и гидроиды и которые соединяются с эпидермой и с центральным пучком, состоящим из рассеянных среди стерейд гидроидов. По мере перехода корневища в наземный

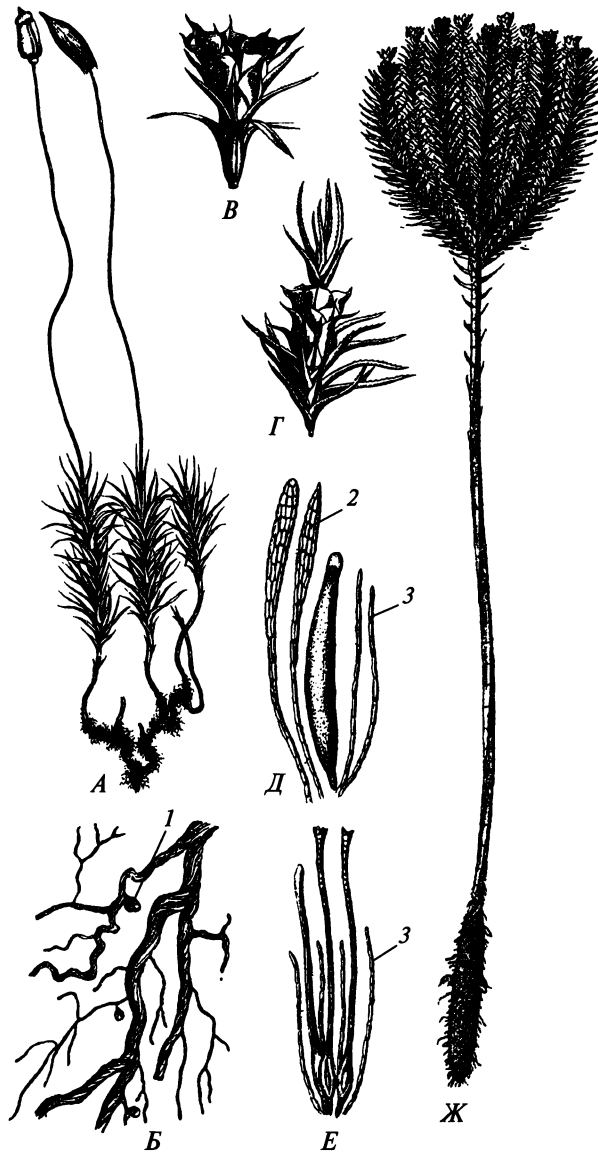


Рис. 77. Побеги и спорогонии Polytrichaceae:

A — побеги и спорогонии *Polytrichum commune*; *B* — ризоиды с почками гаметофоров; *B*, *Г* — верхушка побега с перигонием (*B*) и пролиферирующий мужской «цветок» (*Г*) *P. alpinum*; *Д*, *Е* — антеридий (*Д*) и архегоний (*Е*) *P. juniperinum* с парафизами; *Ж* — мужское растение *Dendroligotrichum dendroides* с перигониями; 1 — почка гаметофора; 2 — пластинчатая парафиза; 3 — нитчатая парафиза

фотосинтезирующий побег анатомическое строение стебля упрощается (см. рис. 78, Б).

Срединные листья политриховых обычно имеют вид ланцетной или линейной однослойной пластинки с хорошо развитым влагалищем и широкой многослойной жилкой, в которой есть проводящие элементы (рис. 79, А, Б, Д, Е; см. рис. 82, А, Б). У большинства политриховых на верхней, а у *Olygótrichum* и на нижней стороне пластинки имеются низкие или высокие продольные пластиночки-ассимиляторы (см. рис. 79, Б, В, Г, К; 81, Е), число которых у *Dawsonia* может достигать почти сотни. Клетки пластиночек содержат многочисленные хлоропласты. У видов, обитающих в условиях периодического водного дефицита, верхние клетки пластиночек сильно кутинизированы и расширены, что уменьшает испарение воды из щелевидных полостей между пластиночками. Этому же способствует и перекрывание пластиночек завернутыми прозрачными краями листа у некоторых видов (см. рис. 79, Е). Большую роль в гидратации тела политриховых играет вода, скапливающаяся при дожде или при выпадении росы между стеблем и влагалищем листа. Большая фотосинтезирующая поверхность, присущая политриховым, листья которых обладают пластиночками-ассимиляторами, позволяет этим мхам при благоприятных условиях быстро наращивать биомассу.

У некоторых политриховых срединные листья без влагалища, с широкой пластинкой и узкой жилкой, на которой располагаются невысокие пластинки-ассимиляторы (*Atrichum*). Встречаются среди политриховых и такие расте-

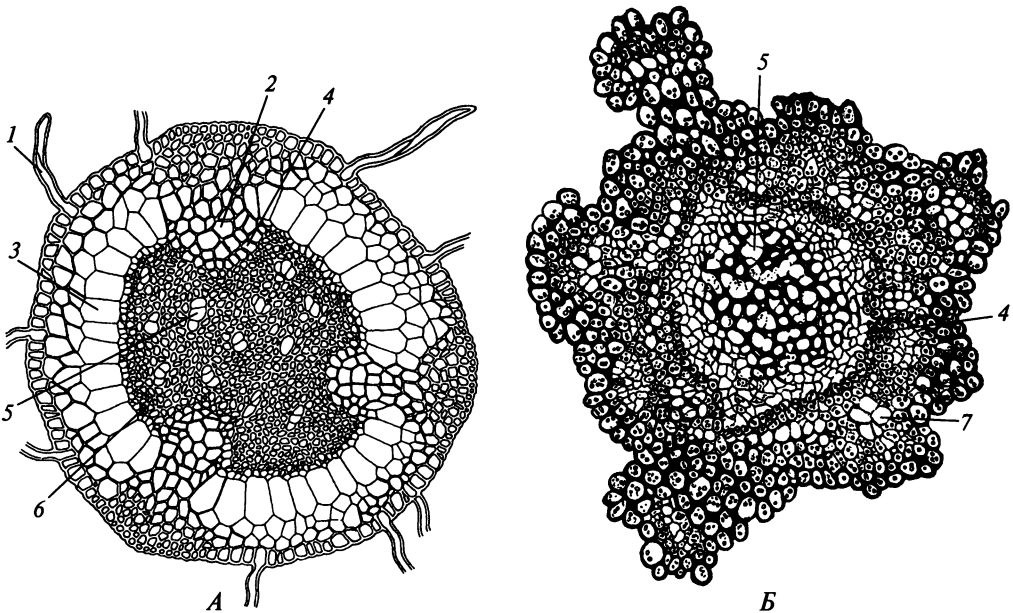


Рис. 78. Стебель *Polytrichum*:

А — поперечный срез корневища *P. formosum*; Б — поперечный срез надземного побега *P. commune*; 1 — ризоид; 2 — листовый след; 3 — «эндодерма»; 4 — крахмалоносное влагалище (амилом); 5 — гидроид; 6 — стерейды; 7 — лептоид

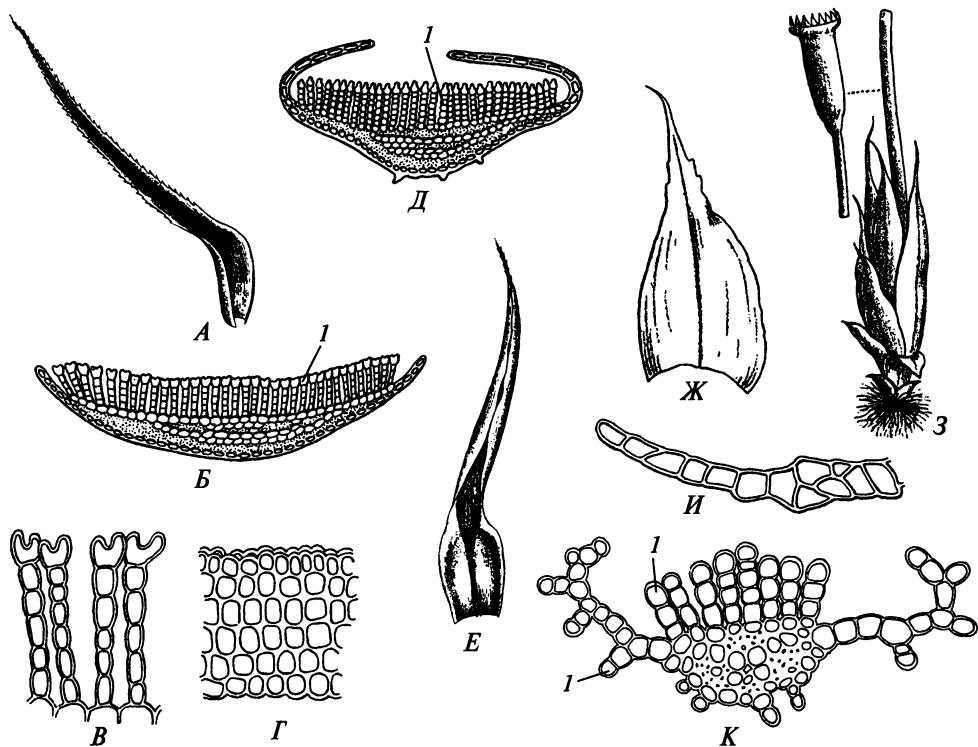


Рис. 79. Листья Polytrichaceae:

A—Г — срединный лист (*A*), поперечный срез пластинки срединного листа (*B*) и пластиночки-ассимиляторы *Polytrichum commune* на поперечном срезе (*B*) и в боковом положении (*Г*); *Д, Е* — поперечный срез пластинки срединного листа (*Д*) и срединный лист (*Е*) *P. juniperinum*; *Ж—И* — срединный лист (*Ж*), побег со спорогием (*З*) и поперечный срез срединного листа (*И*) *Rhacelopodopsis camúsi*; *К* — поперечный срез пластинки срединного листа *Oligotrichum aligerum*; *1* — пластиночка-ассимилятор

ния, у которых жилка листа еще более редуцирована и ассимиляторов вовсе нет (см. рис. 79, *Ж—И*).

Обычные способы вегетативного размножения политриховых — партикуляция побегов и образование вторичной протонемы из живых клеток побега. Специализированные органы вегетативного размножения — линзовидные выводковые тела — свойственны лишь *Alophosia azórica*.

Большинство политриховых — растения двудомные. Перигониальные листья с расширенным основанием и редуцированной пластинкой образуют на верхушке побега своеобразную чашу (см. рис. 77, *В*), окрашенную у некоторых видов в красный или буроватый цвет. В пазухах этих листьев располагаются многочисленные эллипсоидальные антеридии и находящиеся между ними нитчатые, а у некоторых родов и пластинчатые парафизы (см. рис. 77, *Д*). После вскрывания антеридиев мужские побеги пролиферируют (см. рис. 77, *Г*) и по имеющимся на стебле перигониям можно определить величину годовых приростов и относительный возраст побега. Перихециальные листья обычно слабо отличаются от срединных, а при заложении архегониев апикальная клетка стебля идет на образование архегония.

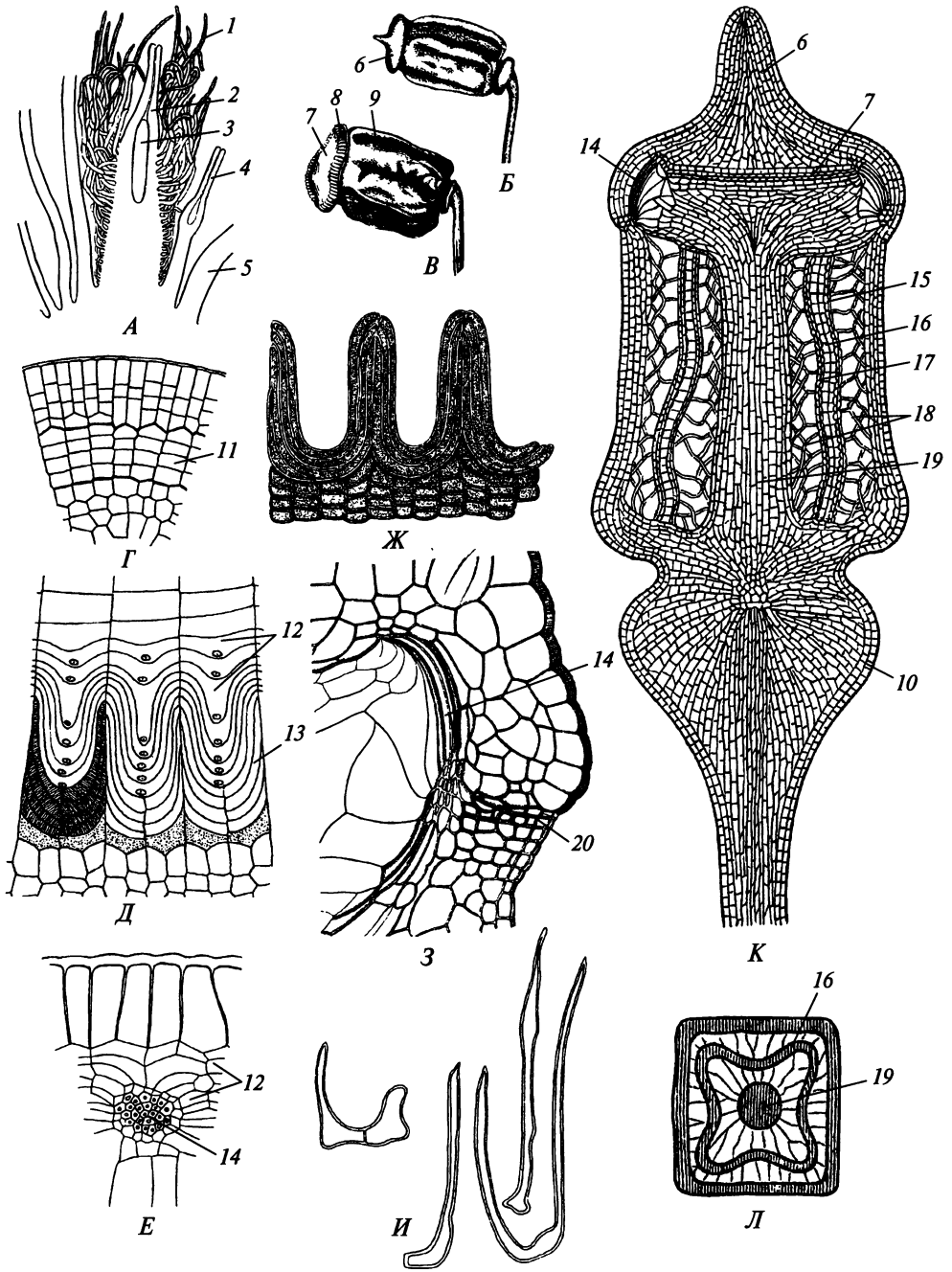
Развитие и строение спорогония. После оплодотворения на побеге обычно возникает лишь один спорогоний. Молодой спорогоний защищен голым или покрытым длинными волосками эпигонием (рис. 80, *А*). У зрелого спорогония стопа конусовидная с передаточными клетками, хорошо развита ножка с лептоидами и гидроидами, крупная коробочка прикрыта клубковидным голым или волосистым колпачком. Коробочка бывает радиально-симметричной (яйцевидная, цилиндрическая, четырех- или шестигранная) или дорсовентральной (см. рис. 80, *Б, В; 81, В, Г*). У большинства политриховых она дифференцирована на гипофизу, шейку, урночку и крышечку (см. рис. 80, *К, Л*). Между стенкой урночки и наружным споровым мешком и между колонкой и внутренним споровым мешком находится воздухоносная полость, пересекаемая нитями из клеток с многочисленными хлоропластами. В эпидерме коробочки у многих политриховых располагаются устьица, щель которых окружена иногда не двумя, а 4 или 6 замыкающими клетками. Верхушка колонки расширена и заканчивается эпифрагмой, а на границе крышечки и урночки имеются колечко и перистом.

Представителям Polytrichaceae свойствен *перистом тупа* Polytrichum. При его формировании из инициального слоя амфитеция под крышечкой образуются четыре перистомных слоя, состоящие из многочисленных клеток (см. рис. 80, *Г*). Эти клетки располагаются правильными радиальными рядами в несколько ярусов. Каждая клетка имеет форму правильной четырехугольной призмы, но затем клетки, удлиняясь в разной степени акропетально и косотангенциально, образуют (если рассматривать их в тангенциальной плоскости) вставленные одна в другую подковы, или буквы U (см. рис. 80, *Д*). Стенки U-образных клеток равномерно и сильно утолщаются (см. рис. 80, *Е—И*), суберинизируются, а протопласты отмирают, и возникают зачатки простого нематодонтного перистома. Одновременно с формированием зубцов располагающиеся между ними клетки дифференцируются, и из них возникает абсцизионный, или отделительный, слой (см. рис. 80, *Е*). На внутренней поверхности стенок клеток этого слоя, там, где они граничат с зубцами, образуются папиллы, и стенки суберинизируются. Несуберинизированные участки стенок клеток отделительного слоя при автолизе разрушаются, в результате чего по краю урночки обособляются соединенные с эпифрагмой зубцы простого нематодонтного перистома в числе 16, 32 или 64. На поверхности зубцов располагаются папиллы когда-то находившихся между ними клеток отделитель-

Рис. 80. Спорогоний Polytrichaceae:

А — продольный срез верхушки женского побега *Polytrichum* sp. с зародышем; *Б, В* — зрелая нескрывшаяся (*Б*) и вскрывшаяся (*В*) коробочки *P. commune*; *Г, Д* — поперечный срез молодой коробочки на уровне основания крышечки (*Г*) и продольный тангенциальный срез развивающегося перистома (*Д*) *P. juniperum*; *Е, Ж* — поперечный срез зрелой коробочки на уровне основания крышечки (*Е*) и зубцы зрелого перистома (*Ж*) *P. commune*; *З, И* — продольный срез коробочки на уровне основания крышечки (*З*) и клетки зубцов перистома (*И*) *P. commune*; *К, Л* — продольный срез коробочки (*К*) и поперечный срез урночки (*Л*) *P. piliferum*; *1* — волосок; *2* — эпигоний; *3* — зародыш; *4* — неоплодотворенный архегоний; *5* — перихециальный лист; *6* — крышечка; *7* — эпифрагма; *8* — перистом; *9* — урночка; *10* — гипофиза; *11* — клетки перистомных слоев амфитеция; *12* — клетки отделительного слоя; *13* — молодая клетка зубца перистома; *14* — клетки зубца перистома; *15* — наружный споровый мешок; *16* — археспорий; *17* — внутренний споровый мешок; *18* — хлорофиллоносные нити; *19* — колонка; *20* — клетки колечка

ного слоя. Вдоль срединной линии зубцов пролегает граница между U-образными клетками (см. рис. 80, Ж). У некоторых политриховых зубцы попарно «срастаются» между собой.



Созревшая, уже не прикрытая колпачком коробочка вскрывается кольцевой щелью. К этому времени разрушаются несуберинизированные участки стенок клеток отделительного слоя, расположенных между крышечкой и эпифрагмой, и клеток, лежащих на границе крышечки и кольца. Разрушается и колонка за исключением эпифрагмы, а когда крышечка отделится от урночки, эпифрагма, соединенная с верхушками зубцов перистомы, будет прикрывать устье урночки. У вскрывшейся коробочки зубцы перистомы в своей средней части выгибаются наружу и в щели между ними высыпаются споры, выталкиваемые из урночки при ее подсыхании сжимающимся споровым мешком. При увлажнении зубцы выпрямляются, щели между ними становятся

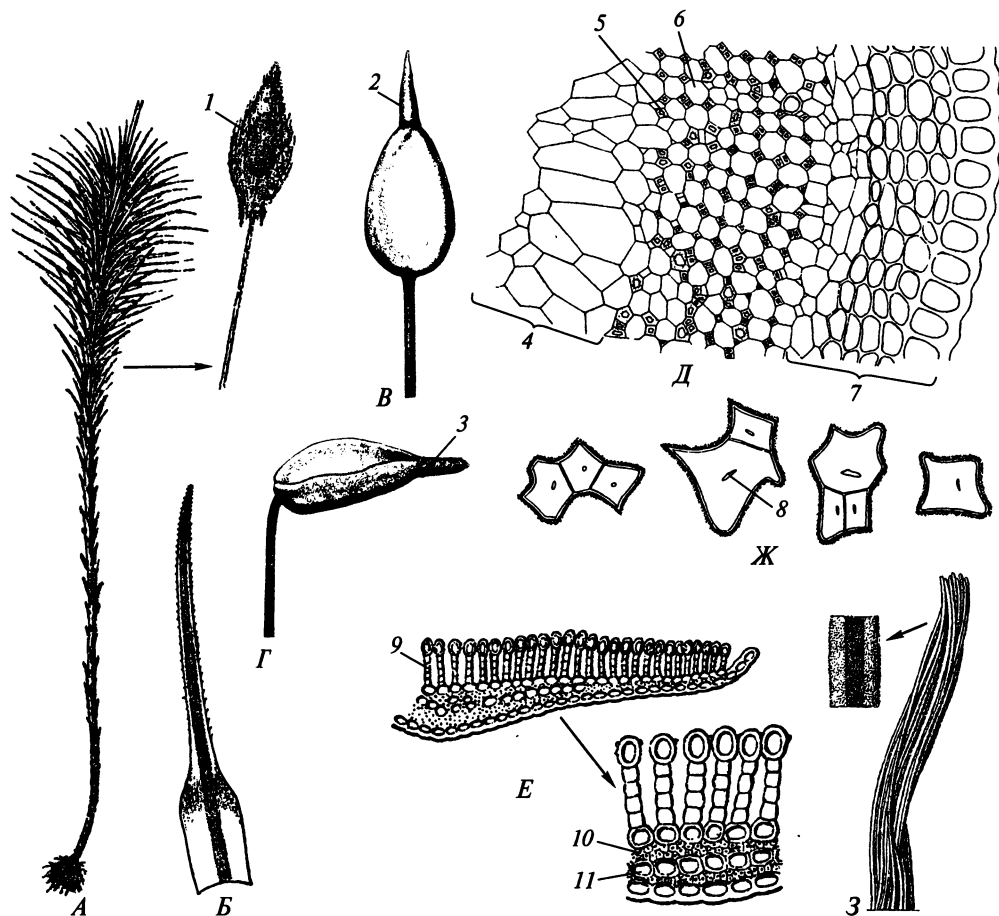


Рис. 81. *Dawsonia*:

A, B — побег со спорогонием (*A*) и лист (*B*) *D. polytrichoides*; *B, Г* — коробочка *D. superba* — вид сверху (*B*), вид сбоку (*Г*); *Д* — поперечный срез коробочки *D. superba* на уровне основания крышечки; *Е, Ж* — поперечный срез пластинки срединного листа (*Е*) и поперечные срезы щетинок перистомы (*Ж*) *D. superba*; *3* — щетинки перистомы *D. longiseta* в боковом положении; *1* — колпачок; *2* — крышечка; *3* — перистом; *4* — колонка; *5* — щетинка перистомы; *6* — клетка отделительного слоя; *7* — стенка крышечки; *8* — полость щетинки; *9* — пластиночка-ассимилятор; *10* — стереиды; *11* — клетка-указатель

уже, но полностью не закрываются. Тем не менее благодаря отталкивающим воду папиллам, находящимся на поверхности зубцов и эпифрагмы, капельно-жидкая вода в урночку через щели проникнуть не может, что предохраняет оставшиеся там споры от намокания и прорастания.

При образовании перистома у *Dawsonia* из инициального слоя амфитеция возникает около 10 перистомных слоев. Эти слои (если рассматривать их на поперечном срезе) состоят из крупных, располагающихся радиальными рядами клеток, между которыми «зажаты» 1—3 мелкие, узкопросветные клетки (см. рис. 81, Д). Последние затем удлиняются, их стенки равномерно и сильно утолщаются, а содержимое отмирает. Разделявшие их крупные клетки, оставаясь тонкостенными, также растут и превращаются в клетки отделительного слоя. После автолиза этих клеток образуется несколько сотен способных к гигроскопическим движениям щетинок, располагающихся многочисленными рядами по краю устья урночки. На их поверхности находятся папиллы клеток отделительного слоя, чья суберинизированная стенка так и осталась «приклеенной» к щетинкам (см. рис. 81, Ж, З). Многие детали развития такого нематодонтного перистома остаются неясными, но на одной из стадий развития на тангенциальном срезе коробочки можно увидеть характерные U-образные клетки, что указывает на возможную гомологию щетинок перистома *Dawsonia* зубцам перистома типа *Polytrichum*.

Зрелый перистом *Dawsonia* после отделения крышечки в сухом состоянии имеет вид кисточки со спирально скрученным хохолком (см. рис. 81, Г). При изменении относительной влажности воздуха скручивание и раскручивание хохолка позволяют спорам постепенно высыпаться из урночки.

Произрастающие на минеральных или торфянистых субстратах и поселяющиеся обычно в местах с нарушенным растительным покровом политриховые широко распространены по земному шару. Эти по большей части эндогидридные мхи можно встретить и в арктических пустынях, и во влажных тропических лесах.

Степень анатомо-морфологической дифференцировки тела, особенности развития перистома и ареал политриховых позволяют предполагать, что эти мхи произошли от общего с остальными обладающими перистомом мхами предка в палеозое во влажных и теплых районах Пангеи. В последующей эволюции большинства политриховых, по-видимому, большую роль играли как анаболия, так и прогенез, который был сопряжен с освоением политриховыми обнаженных субстратов, характеризующихся конкурентным вакуумом.

2.5.6. Classis *Vuxbaumiópsida* — класс буксбаумиевые

Класс составляют два небольших семейства: монотипное, примерно с 10 видами семейство *Vuxbaumiaceae*, и олиготипное, с тремя родами и примерно с 20 видами семейство *Diphysciaceae*.

Развитие и строение гаметофита *Vuxbaúmia*. Гаметофиты *V. aphylla* (буксбаумия безлистная) в отличие от спорогониев увидеть в природе невооруженным глазом нелегко. Не случайно открывший и описавший этот вид в начале XVIII в. член Санкт-Петербургской Академии наук по кафедре ботаники

И. Х. Буксбаум охарактеризовал его как *Muscus capillaceus aphyllus*, *capitulo crasso bivalvi*, т. е. мох безлистный, волосовидный, с толстой двустворчатой головкой. Позже А. Галлер назвал это растение в честь отца первооткрывателя, но отнес его к грибам. Ошибка эта затем была исправлена К. Линнеем, но и К. Линней и И. Гедвиг (с выхода в свет в 1801 г. книги которого «*Species muscogum frondosorum*» ведет свое начало биномиальная номенклатура мхов) полагали, что листьев у этого мха нет, что и нашло свое отражение в видовом эпитете.

Много позже было установлено, что споры *B. aphylla*, прорастая, дают начало обитающей в приповерхностном слое почвы многолетней протонеме, способной размножаться вегетативно благодаря образованию на хлоронеме четковидных нитей, распадающихся на шаровидные клетки. Мужской гаметофор *B. aphylla* являет собой пример крайней степени редукции гаметофора среди мохообразных. Он представлен одним шаровидным, как у *Sphagnum*, антеридием, сидящим на однорядной, отходящей от хлоронемы ножке. Антеридий окружен шлемовидной однослойной зеленой пластинкой, которая, очевидно, представляет собой единственный лист бесстебельного гаметофора (рис. 82, Ж, З).

Почковидный женский гаметофор обладает коротким, около 1 мм в высоту, стеблем, на верхушке которого располагается обычно один архегоний, окруженный бледно-зелеными яйцевидными или яйцевидно-ланцетными, около 1 мм длиной немногочисленными перихециальными листьями (рис. 82, А, Д). Краевые клетки листьев, израстая, образуют, как и у *Oedipodium*, ризоиды, а те, в свою очередь, дают начало вторичной протонеме.

Развитие и строение спорофита *Vuxbaumia*. У возникающего в конце лета спорогония развивается мощная с передаточными клетками стопа, погруженная в разросшийся стебель, на поверхности которого располагаются листья и нити вторичной протонемы, а на верхушке — эпигоний, прикрывающий коробочку. К началу зимы у спорогония почти полностью сформированы коробочка и ножка (см. рис. 82, Б, В). В центре бородавчатой жесткой ножки до 20 мм длиной проходит тяж из гидроидов, окруженных лептоидами. Основание ножки охвачено возникшим при разрыве эпигония влагалищем (см. рис. 82, Г, Е). Крупная зеленая коробочка имеет короткую гипофизу и небольшую крышечку, прикрытую маленьким клубковидным голым, легко спадающим колпачком (см. рис. 82, В). Значительную по объему часть коробочки с хорошо развитой колонкой занимает воздухоносная полость, располагающаяся между стенкой урночки и наружным споровым мешком и пересекаемая многочисленными нитями из хлорофиллоносных клеток (см. рис. 82, К). В эпидерме нижней части гипофизы есть немногочисленные, слегка погруженные устьица с одной двухъядерной кольцевидной замыкающей клеткой.

Весной следующего года коробочка *B. aphylla* созревает и спорогоний приобретает настолько своеобразный вид, что в некоторых странах Западной Европы этот мох называли жуком с посохом или горбатым эльфом. И действительно, крупная, до 7—9 мм в длину и до 4 мм в ширину, блестящая, косо или почти горизонтально прикрепляющаяся к красноватой ножке конусовидно-яйцевидная дорсовентральная коробочка несколько напоминает жука. Плоская буроватая верхняя сторона коробочки отделена узким ободком от выпуклой коричневой нижней стороны.

Среди видов *Vuxbaumia* есть и такие, у которых в перихеции находится до четырех архегониев, листья перихеция местами двуслойные, а коробочка почти радиально-симметричная и обладает поверхностными устьицами с двумя замыкающими клетками.

При созревании коробочки клетки, прилегающие к верхушке колонки, разрушаются, и споры, находящиеся между наружным и внутренним споровыми мешками, получают возможность после опадения крышечки высыпаться из урночки через возникшую на ее верхушке кольцевую щель. При отделении крышечки край урночки разрывается на лопасти и обнажается сложно устро-

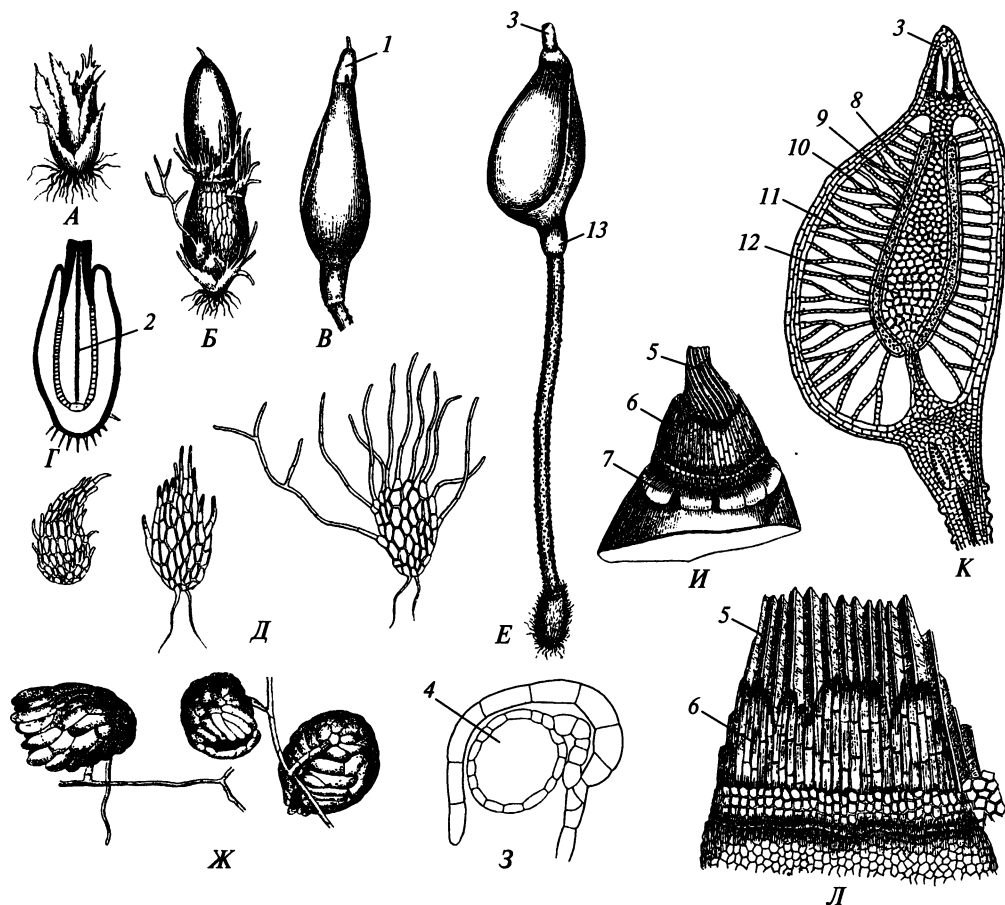


Рис. 82. *Vuxbaumia aphylla* (А, Б, В, Д, Е, И, К, Л), *V. viridis* (Г, Ж, З):

А — женский побег; Б — побег с молодым спорогонием; В — молодая коробочка (вид сбоку); Г — продольный срез женского побега и стопы спорогония; Д — слева направо: низовой, срединный и перихециальный листья; Е — зрелый спорогоний; Ж, З — протонема с мужскими гаметофорами (Ж) и продольный срез мужского гаметофора (З); И — верхушка вскрывшейся коробочки; К — продольный медианный разрез коробочки; Л — перистом; 1 — колпачок; 2 — стопа; 3 — крышечка; 4 — антеридий; 5 — внутренний перистом; 6 — наружный перистом; 7 — лопасть урночки; 8 — хлорофиллоносная нить; 9 — наружный спорный мешок; 10 — споры; 11 — внутренний спорный мешок; 12 — клетки колонки; 13 — гипофиза

енный перистом (см. рис. 82, И, Л). Он состоит из складчатой мембраны, образующей продырявленный на верхушке конус, окруженный достигающим трети высоты конуса трехслойным «забором», состоящим из «досок» — продольных рядов клеток разной длины, из-за чего по кромке «забора» обычно появляется 16 коротких неравновеликих зубцов.

На поперечном срезе молодой коробочки хорошо заметны четыре внутренних слоя амфитеция — НПС₁, НПС₂, ОПС и ВПС. Эти слои первоначально имеют вид колец, каждое из которых имеет одинаковую на всем своем протя-

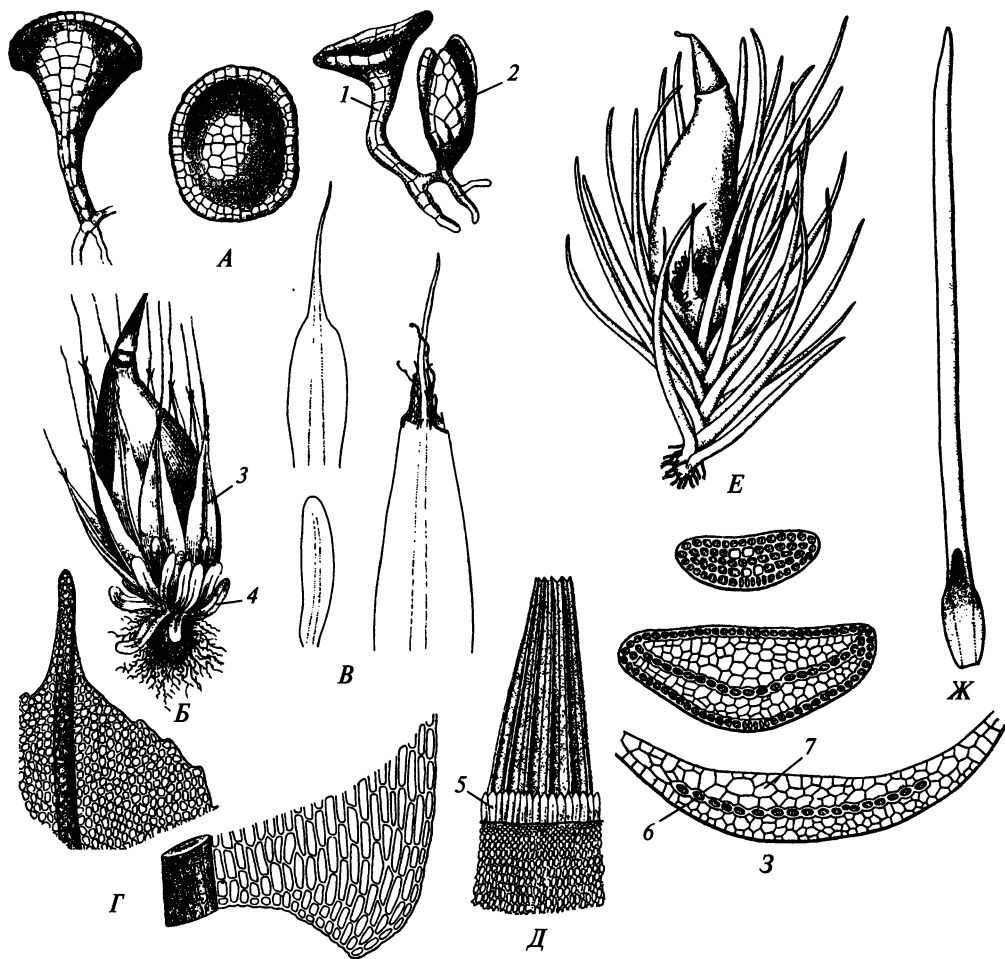


Рис. 83. *Diphyscium* (А—Д), *Theriotia lorifolia* (Е, Ж, З):

А — протонема *D. foliosum*; Б — побег *D. foliosum* со спорогонием; В — срединный лист (слева внизу) и перихециальные листья (сверху и справа) *D. foliosum*; Г, Д — верхушка (слева) и основание (справа) срединного листа (Г) и перистом (Д) *D. rupestris*; Е — побег со спорогонием; Ж — срединный лист; З — поперечные срезы срединного листа у его верхушки, в средней части и в основании; 1 — воронковидный вырост протонемы; 2 — почка гаметофора; 3 — перихециальный лист; 4 — срединный лист; 5 — колечко; 6 — хлороциста; 7 — гиалоциста

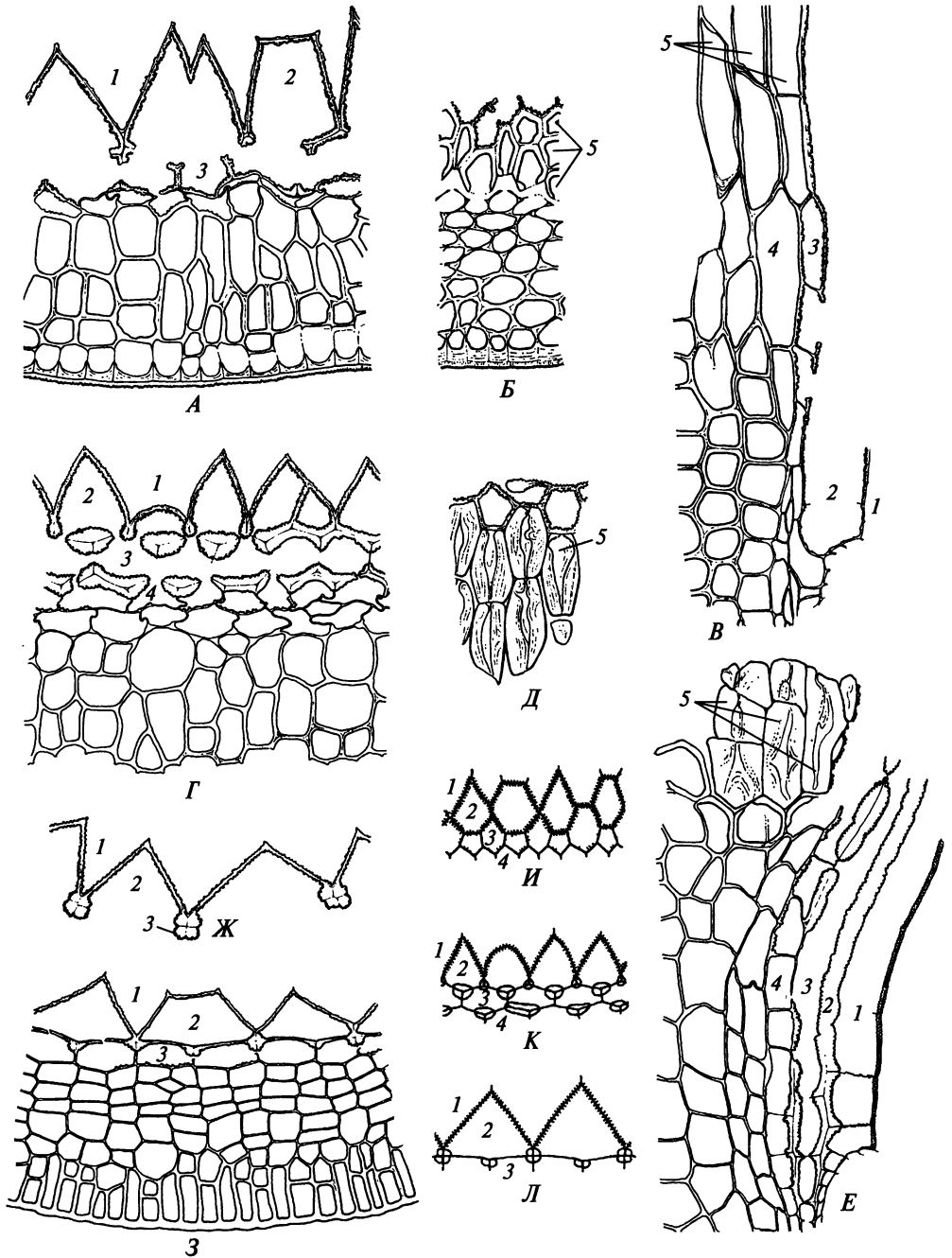
жении ширину. Впоследствии сильно увеличивающиеся в размерах клетки этих слоев смещаются относительно друг друга таким образом, что многие из клеток ВПС приобретают на поперечном срезе очертание треугольника, одна из вершин которого не только далеко вдается в промежуток между двумя клетками ОПС, но и достигает клеток НПС₁ (см. рис. 84, А, Б, В, И). Строение возникающей из этих слоев части перистомы отражает формула (8)|8|4|4 — 8с. Периклинальные и антиклинальные стенки клеток всех трех перистомных слоев местами слегка утолщаются, становятся папиллозными и суберинизируются, а неопробковевшие стенки при автолизе разрушаются. Из остатков стенок клеток ВПС, ОПС и небольшой контактирующей с ВПС части стенок клеток НПС₁ возникает складчатая мембрана. Большая же часть стенок клеток НПС₁ и клетки НПС₂ остаются соединенными с внутренней поверхностью располагающегося снаружи от мембраны трехслойного «забора» из «досок», состоящих из цельных клеток с равномерно утолщенными стенками.

У *Vuxbaumia viridis* также есть складчатая конусовидная мембрана, но снаружи к ней примыкает не «забор», как у *B. aphylla*, а невысокий ободок, состоящий из коротких толстостенных клеток. Обращенная к мембране поверхность ободка покрыта папиллами, а между ним и мембраной располагаются два ряда папиллозных с поверхности зубчиков, состоящих из остатков стенок клеток НПС₁ и НПС₂ (рис. 84, Г, Д, Е, К). Строение возникающей из четырех внутренних слоев части перистомы *B. viridis* отражает формула 4''|4''|4|4с.

Когда капля дождя ударяет по верхней, слегка выпуклой стенке коробочки *B. aphylla*, воздух в воздухоносной полости урочки сжимается, и давление через наружный спорный мешок передается на прилегающую к колонке полость со спорами, в результате чего часть спор выбрасывается из отверстия на верхушке складчатого конуса, играющего при этом роль наконечника спринцовки. Спустя мгновение, колонка, подобно клапану работающего двигателя внутреннего сгорания, перекрывает отверстие, а затем под действием силы тяжести опускается, и механизм выбрасывания спор возвращается в исходное состояние.

Складчатую мембрану и «забор» вокруг нее традиционно называют внутренним и наружным перистомами, но эти структуры не соответствуют эндо- и экзостому диплолепидных артродонтных мхов. Гомологизируя ВПС, ОПС и прочие слои перистомы *B. aphylla* с соответствующими слоями артродонтных мхов, следует признать, что перистом у *B. aphylla* как бы расщепляется тангенциально на две части — на складчатую мембрану и на «облицовку» внутренней стороны «забора». Большая часть складчатой мембраны этого вида, покрытой с обеих сторон папиллами, соответствует эндостому, и только внешние гребни складок с желобками — экзостому артродонтных мхов. Те стенки клеток НПС₁, которые у артродонтных мхов не принимают участия в построении зубцов экзостома, и клетки НПС₂ у *B. aphylla* прирастают к располагающимся снаружи от мембраны «забору» с зубцами.

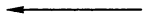
В последнее время некоторые авторы предлагают называть перистомом у *Vuxbaumia* только те структуры, которые возникают из четырех внутренних слоев амфитеция. То, что образуется из его более наружных слоев, т.е. «забор», состоящий из цельных клеток, они рассматривают в качестве структуры, располагающейся возле перистомы, и потому называют ее *параперистомом* или, сокращенно, *паратомом*. В то же время эти авторы полагают, что парастом



гомологичен всему или только части нематодонтного перистоста Polytrichaceae, а потому и нематодонтный перистост политриховых они называют парастостомом. Но лучше, видимо, придерживаться традиционной точки зрения на перистост, трактуя его как совокупность окаймляющих устье урночки выростов.

Рис. 84. Перистомы буксбаумиевых:

A—B — поперечный срез перистома у его основания (*A*), на чуть более высоком уровне (*B*) и продольный срез перистома (*B*) *Vuxbaumia aphylla*; *Г—E* — поперечный срез перистома у его основания (*Г*), на чуть более высоком уровне (*Д*) и продольный срез перистома (*E*) *B. viridis*; *Ж, З* — поперечный срез перистома *Diphysium foliosum* у его основания (*З*) и на более высоком уровне (*Ж*); *И—Л* — диаграммы $\frac{1}{8}$ поперечного среза перистома *B. aphylla* (*И*), *B. viridis* (*К*) и *D. foliosum* (*Л*); *1* — внутренний перистомный слой (ВПС); *2* — основной перистомный слой (ОПС); *3* — 1-й наружный перистомный слой (НПС₁); *4* — 2-й наружный перистомный слой (НПС₂); *5* — парастом



Однако называя «забор» вокруг складчатой мембраны наружным перистомом, следует помнить, что он не гомологичен экзостому диплолепидных мхов.

Большая часть видов *Vuxbaumia* распространена в Северном полушарии, где их можно встретить преимущественно в районах с океаническим типом климата и где они приурочены в основном к бореальным лесам, произрастая в качестве пионеров на почти обнаженных известковых, обычно гумусированных почвах или на гнилой древесине.

Строение Diphysciaceae. Гаметофоры у *Diphyscium* крупнее, чем у *Vuxbaumia*, а спорогонии более редуцированы (см. рис. 83, *B*). Многолетняя протонема *D. foliosum* сходна по строению с протонемой *Tetraphis*, но на хлоронеме у *D. foliosum* образуются не «листочки» и «деревца», а придатки, имеющие вид неглубоких воронок или тарелок (см. рис. 83, *A*). Вырастающие из возникающих на хлоронеме почек однополые гаметофоры имеют короткий стебель около 1 мм высотой без проводящего пучка. Многочисленные языковидные срединные листья (см. рис. 83, *B, B*), до 3—4 мм в длину, с хорошо развитой жилкой по строению сходны с листьями бриевых мхов из семейства Encalyptaceae. У основания пластинка обычно однослойная и состоит из продолговатых с немногочисленными хлоропластами клеток (см. рис. 83, *Г*), а на остальном протяжении — двух-, трехслойная, состоящая из изодиаметрических с многочисленными хлоропластами клеток, плоская, мамиллозная или папиллозная. В собраниях гаметангиев с многочисленными антеридиями или архегониями имеются нитчатые парафизы. Перихециальные листья до 6—8 мм в длину, яйцевидно-ланцетные до ланцетно-шиловидных и линейных, нередко с ресничками по краю у верхушки, с жилкой, выступающей в виде длинной ости (см. рис. 83, *Б, B*).

Перистом *Diphyscium* характеризует формула $4''|''2|2 - 4c$. Сравнение этой формулы с формулой перистома *B. aphylla* — $(8)|8|4|4 - 8c$ — позволяет считать перистом *Diphyscium* модифицированным в ходе прогенеза перистомом типа *Vuxbaumia*, который созрел на более ранней стадии развития, т.е. до того, как начался последний цикл клеточных делений в перистомных слоях. Как и у *Vuxbaumia*, из остатков стенок клеток трех перистомных слоев образуется конусовидная, с отверстием на верхушке конуса складчатая мембрана (см. рис. 83, *Д*), но не с 32, как у *Vuxbaumia*, а с 16 наружными желобчатыми гребнями. Эта мембрана состоит из остатков стенок клеток ВПС, ОПС и НПС. К основанию конуса, с его внешней стороны, «приросла» низкая мембрана, по кромке которой, чередуясь с гребнями конуса, располагаются очень короткие артродонтные диплолепидные зубчики, состоящие из остатков стенок клеток ОПС и НПС (см. рис. 84, *Ж, З, Л*). Отростков из цельных кле-

ток, которые можно было бы отнести к парастому и гомологизировать с нематодонтным перистомом политриховых, у *Diphyscium* нет, в связи с чем некоторые авторы сближают этот род не с *Buxbaumia*, а с бриевыми мхами.

Большинство видов *Diphyscium* распространено в Юго-Восточной Азии, немногие — в Южной и Северной Америке, два — на западе и на востоке Евразии, где они спорадически встречаются в горах в районах с океаническим типом климата.

Произрастающая на камнях в текущей воде в горах Восточной Азии *Theriotia lorifolia* (см. рис. 83, *E*, *Ж*, *З*) по строению протонемы и спорогония сходна с *Diphyscium*, но срединные листья *T. lorifolia* больше похожи на листья бриевых мхов из семейств Calyptrageaceae и Leucobryaceae (см. рис. 61, *З*, *И*). Большую часть пластинки этих линейных листьев составляет многослойная жилка. На поперечном срезе жилки в основании листа различим один слой хлороцист, над и под которым в несколько слоев располагаются гиалоцисты. В средней части листа гиалоцисты на поверхности жилки сменяются хлороцистами, а у верхушки листа жилка состоит почти исключительно из хлороцист. Однако у произрастающей на почве в Гималаях *T. kashmirensis* срединные листья сходны с листьями *Diphyscium*: они обладают двуслойной у верхушки пластинкой с узкой жилкой. Перихециальные листья у *T. lorifolia* короче срединных, с длинными ресничками у верхушки.

У найденной лишь в одном месте в Чили *Muscoflorschuetzia pilmaiquen* срединные листья с узкой жилкой и однослойной пластинкой, состоящей из клеток того же типа, что и у *Diphyscium*. Крупные, превышающие срединные перихециальные листья обладают длинными, как листья *Theriotia*, ресничками. Этот мох резко отличается от других буксбаумиевых тем, что перистому у него нет и край урночки совершенно голый.

Редукция и абортирование перистому у буксбаумиевых — скорее всего, следствие прогенеза, когда спорогоний в ряду поколений созрел на все более и более ранних стадиях онтогенеза, что характерно для растений, обитающих в неблагоприятных для жизни местах, где отсутствует конкуренция. Но если *B. aphylla* начинает этот редукционный ряд, то по степени редукции гаметофора этот вид, напротив, замыкает подобный ряд, иллюстрируя таким образом проявление *гетеробатмии*.

Наличие у буксбаумиевых перистому, представленного складчатой мембраной, состоящей из стенок клеток внутренних слоев амфитеция, позволяет некоторым авторам предполагать, что эти слои возникли при пролиферации свойственного Polytrichaceae отделительного слоя в ширину и высоту. Но учитывая заметную роль прогенеза в эволюции современных буксбаумиевых, появление перистомных слоев из клеток с суберинизированными, а потому сохраняющимися при автолизе участками стенок, вероятно, обусловлено прогенезом — с созреванием у предков буксбаумиевых перистому типа *Dawsonia* на более ранней стадии развития. Клетки четырех перистомных слоев, не «успев отделиться» от себя узкопросветные клетки, из которых у *Dawsonia* образуются щетинки нематодонтного перистому, стали развиваться согласно программе, отвечающей за появление отделительного слоя. Сходство в строении коробочек *Dawsonia* и *Buxbaumia* (сравните рис. 81, *B*, *Г* и рис. 82, *E*), скорее всего, обусловлено родством политриховых и буксбаумиевых.

О близком родстве буксбаумиевых и политриховых может, по-видимому, свидетельствовать и то обстоятельство, что спорогонии только *Polytrichum* и *Buxbaumia* способны накапливать ионы серебра в достаточном для анализа количестве на почвах, в которых обычными методами спектроскопии серебро выявить не удается.

2.5.7. Classis Bryópsida — класс бриевые

Самый крупный класс мхов, насчитывает от 10 до 12 тыс. видов, относимых примерно к 800 родам. Число родов будет, очевидно, расти, поскольку проводимые в последнее время исследования по филогенетике и геносистематике свидетельствуют о парафилии многих родов. В пределах бриевых различают около сотни семейств, которые объединяют примерно в 15 порядков, традиционно разделяемых на две группы — верхоплодных и бокоплодных мхов.

Развитие и строение гаметофита. Большинству бриевых свойственно экзоспорическое прорастание спор, а среди видов с эндоспорическим прорастанием есть мхи, у которых споры прорастают, находясь еще внутри коробочки (см. рис. 59, Б, В), и виды, чьи споры прорастают, выпавшие из нее. Первичная протонема у большинства и вторичная — у всех бриевых мхов представлена однорядной нитью. Двухмерной, или пластинчатой, протонемы у бриевых не найдено и лишь немногие из них имеют массивную, трехмерную протонему (см. рис. 59, Ж). Нитчатая протонема представляет собой гетеротрихозную систему, клетки которой проявляют признаки специализации. Наряду с часто встречающейся протонемой типа *Funaria* (см. с. 110 и рис. 59, А), свойственной мхам, обитающим на умеренно влажной почве и при хорошем освещении, у бриевых встречаются протонемы, приспособленные к жизни в экстремальных условиях. У распространенной в Северном полушарии и растущей в глубокой тени на влажном субстрате *Schistóstega pennáta* короткие нити протонемы образуют располагающиеся параллельно субстрату и перпендикулярно лучам света пластиночки, которые состоят по большей части из почти шаровидных клеток. Обращенная к свету выпуклая стенка клетки фокусирует рассеянный свет на располагающиеся в углублении противоположной стороны клетки хлоропласты (см. рис. 59, З). Когда отраженные от противоположной стенки и прошедшие через хлоропласты лучи попадают в глаз наблюдателя, возникает эффект «кошачьего глаза» — протонема выглядит подобно играющему в лучах света глазу кошки или изумруду, из-за чего этот мох получил название светящегося мха.

У растущего в полупустыне на северо-востоке Австралии *Archidium thalliferum* от располагающихся в песке на глубине около 1 см ризоидов отходит обладающая фототропизмом нить, которая интенсивно ветвится таким образом, что возникает массивная, до 1 мм в диаметре и около 0,5 мм высотой, подушка (см. рис. 59, Е), напоминающая по строению таллом напочвенных видов *Riccia*. Клетки нитей протонемы в основании подушки формируют «запасующую паренхиму». Большая часть подушки состоит из рыхло расположенных нитей, клетки которых богаты хлоропластами. Конечные, располагающиеся на обращенной к свету поверхности подушки три-четыре мертвые клетки образуют некое подобие щетинок, защищающих живые клетки от инсоляции.

Побег, или гаметофор, бриевых вырастает из почки, заложившейся на протоне. У большинства бриевых на верхушке побега располагается тетраэдрическая апикальная клетка (см. рис. 59, *И*). Побег бывает простым или разветвленным, ортотропным или плагиотропным, радиально- или билатерально-симметричным. У *Hypopterygiaceae* билатерально-симметричный побег несет два ряда крупных спинных и один ряд мелких брюшных листьев, иногда называемых амфигастриями (см. рис. 61, *Г*). У большинства бриевых побеги со стеблем от 0,5 до 5 см в длину, но есть как более крупные, так и более мелкие растения. Так, у растущего в текущей воде *Fontinalis antipyretica* побеги могут достигать 50 см в длину, а у обитающих на обнаженной почве на открытых местах видов *Ephemeraceae* стебли обычно не превышают 1 мм в высоту. В стебле многих бриевых есть центральный тяж из немногочисленных гидроидов (см. рис. 60, *В*), но лептоидов в стебле бриевых нет.

Бриевым свойственны очень разнообразные по морфологии и анатомическому строению листья, в том числе листья с пластиночками-ассимиляторами на верхней стороне мощно развитой жилки (см. рис. 61, *В*), как это свойственно большинству *Polytrichopsida*, и листья, состоящие, как у *Sphagnopsida*, из хлороцист и гиалоцист (см. рис. 61, *З, И*). Располагающиеся в пазухах листьев короткие однорядные слизевые волоски (см. рис. 59, *И*) обычно быстро разрушаются. На стебле некоторых бокоплодных мхов развиваются *парафиллы* (см. рис. 61, *Е*) и/или *псевдопарафиллы*. Отходящие от стебля однорядные, обычно ветвящиеся ризоиды не только прикрепляют растение к субстрату, но иногда образуют на поверхности стебля густой войлок. Ризоиды могут возникать и на листьях.

Из специализированных органов вегетативного размножения у бриевых встречаются выводковые тела, почки, клубеньки, которые образуются не только на стебле или листьях, но даже и на ризоидах гаметофора, а также на протоне (см. рис. 62).

Окруженные перигониальными или перихециальными листьями гаметангии вместе с нитчатыми, булавовидными или пластинчатыми парафизами у верхоплодных мхов располагаются на верхушке лидирующей оси, а у бокоплодных — на верхушке коротких боковых ветвей.

Развитие и строение спорофита. На верхушке побега из собрания архегониев у большинства бриевых развивается лишь один спорогоний. У спорогония *Archidium* ножки нет (см. рис. 63, *М*), а у большинства бриевых он имеет хорошо развитую ножку, нередко с гидроидами, а иногда и с лептоидами. Коробочка молодого спорогония бриевых зеленая, обычно с устьицами, приуроченными к ее нижней части (см. рис. 63, *З, И*).

Немногие бриевые — растения клейстокарпные, большинство же — стегокарпные, среди которых преобладают виды с артродонтным перистомом. Среди них есть дипло-, гапло- (сескви-) и гетеролепидные мхи, у которых различают несколько типов перистома. Есть среди бриевых и гимностомные мхи, предки которых скорее всего обладали перистомом.

Диплолепидным мхам свойственны перистомы типа *Funaria*, *Bryum*, а также перистомы, обладающие промежуточными между этими двумя типами признаками. Перистом типа *Funaria* и фунариоидные перистомы в своем развитии проходят стадию, на которой их строение отражает формула 4|2|4z. Перистом *muna* *Funaria* свойствен *Funaria hygrometrica* (см. рис. 64, *А; 85, А*,

Б, В). Он состоит из экзо- и эндостома. По краю 16 мощных зубцов экзостома, располагающихся слегка наискось к продольной оси коробочки, выступают окончания брюшных трабекул, а верхушки зубцов соединяются с эпифрагмой. Эндостом состоит из невысокой тонкой базальной мембраны с 16 сегментами, которые располагаются напротив более длинных зубцов экзостома. На внутренней, или брюшной, стороне сегмента видна зигзагообразная срединная комиссуральная линия, по которой проходит граница между двумя продольными рядами клеток ВПС, чьи периклиальные стенки образуют брюшную сторону сегмента. На наружной, или спинной, стороне сегмента, состоящей из периклиальных стенок одного ряда клеток ОПС, такой линии нет. Перистом типа *Funaria* ксерохазический. При подсыхании зубцы экзостома, будучи соединенными с эпифрагмой, выгибаются наружу, а весь экзостом раскручивается, и через образовавшиеся между его зубцами щели и через щели между сегментами эндостома высеиваются споры, выдавливаемые сжимающейся при подсыхании урночкой. Часть спор при этом остается на трабекулах, с которых они постепенно слетают, когда коробочка толчками движется по кругу при гигроскопических движениях ножки.

Модификациями перистома типа *Funaria* являются перистомы *Catoscopium* (см. рис. 85, К), *Tayloria* (рис. 86, В) и некоторых других родов, у которых эндостом редуцирован до низкой базальной мембраны или вовсе абортирован. Фунариоидным перистомом обладает *Timmia*, у которой эндостом состоит не из 16 сегментов, а из 64 ресничек.

Фунариоидным является и перистом *Splachnum* (см. рис. 86, Г). На ранних стадиях развития клетки трех перистомных слоев у этого мха располагаются так же, как у *Funaria*, но затем 16 клеток ОПС делятся антиклинальными перегородками, которые утолщаются, опробковывают, а потому и не разрушаются при автолизе. В результате этого возникают 16 располагающихся в один ряд полых зубцов, полость которых делится поперечными и продольными перегородками на отсеки. Строение перистома у других сплахновых позволяет предполагать, что *Splachnum* с его формально простым диплолепидным перистомом ведет свое начало от предков, обладавших двойным перистомом, экзостом и эндостом которых как бы срослись (в действительности перестали обособляться в ходе онтогенеза).

Перистом тина *Bryum* в своем развитии проходит стадию, на которой его строение отражает формула $4|2|6-8с$. Перистом этого типа свойствен большинству видов *Bryum* и состоит из 16 диплолепидных зубцов экзостома, которые чередуются с располагающимися по кромке тонкой складчатой мембраны 16 килеватыми сегментами эндостома (см. рис. 64, Б; 85, Г). У зубцов экзостома хорошо развиты брюшные трабекулы, концы которых выступают по краям зубцов. Между сегментами эндостома находятся по две или три реснички. У сегментов этого перистома в отличие от сегментов перистома типа *Funaria* комиссуральная продольная срединная линия располагается не на брюшной, а на спинной стороне сегмента, и обычно по этой линии он перфорирован. После отделения крышечки зубцы экзостома, подсыхая, начинают дуговидно выгибаться наружу, а затем кончики зубцов, совершая осцилляторные движения, заходят в промежутки между сегментами и ресничками эндостома, прогибая некоторые реснички внутрь образованного эндостомом конуса, где к этому времени скапливается выдавливаемая из спорового мешка подсыхаю-

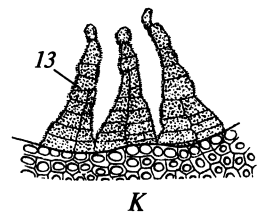
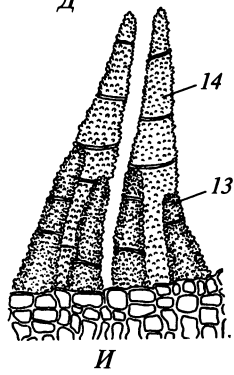
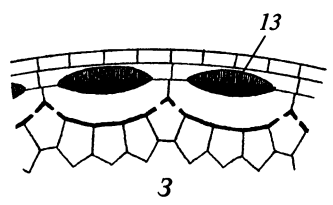
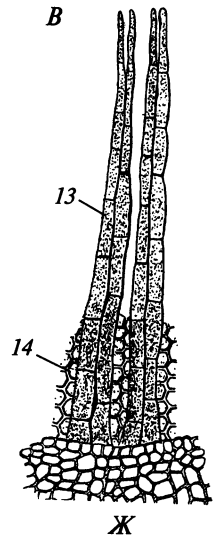
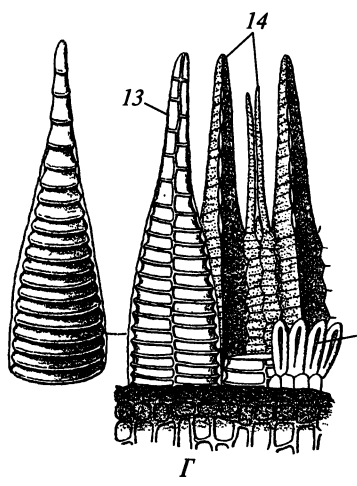
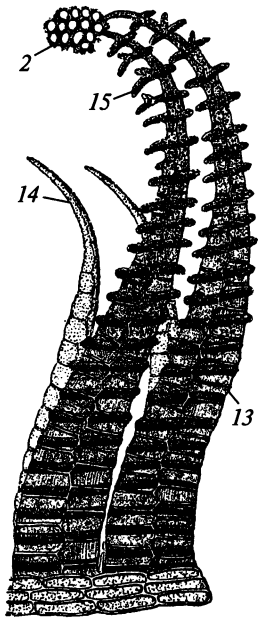
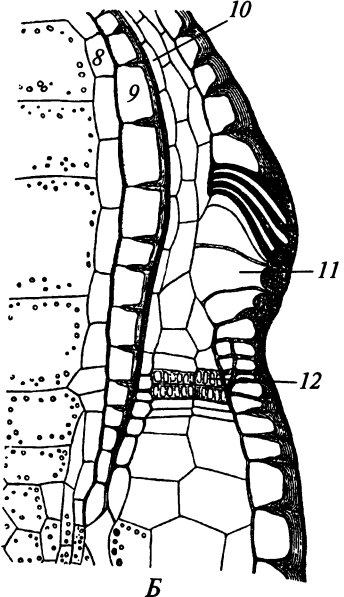
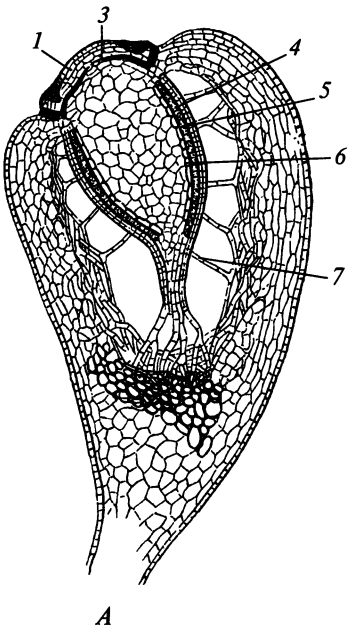


Рис. 85. Перистомы бриевых:

A—B — продольный срез коробочки (*A, B*) и перистом (*B*) *Funaria hygrometrica*; *Г* — перистом *Bryum calophyllum*, слева — зубец экзостомы с внутренней стороны, справа — перистом с внешней стороны; *Д* — перистом *Bárbus unguiculáta* во влажном (слева) и в сухом (справа) состоянии; *Е* — зубец перистомы *Cynodontium polycarpon*; *Ж* — перистом *Encalypta affinis*; *З* — поперечный срез перистомы *Plagiómnium cuspidátum*; *И* — перистом *E. raptocarpa*; *К* — перистом *Catoscopium nígritum*; 1 — крышечка; 2 — эпифрагма; 3 — перистом; 4 — наружный споровый мешок; 5 — археспорий; 6 — внутренний споровый мешок; 7 — хлорофиллоносная нить; 8 — внутренний перистомный слой (ВПС); 9 — основной перистомный слой (ОПС); 10 — наружный перистомный слой (НПС); 11 — колечко; 12 — кирпичеобразные клетки; 13 — зубец экзостомы; 14 — эндостом; 15 — трабекула

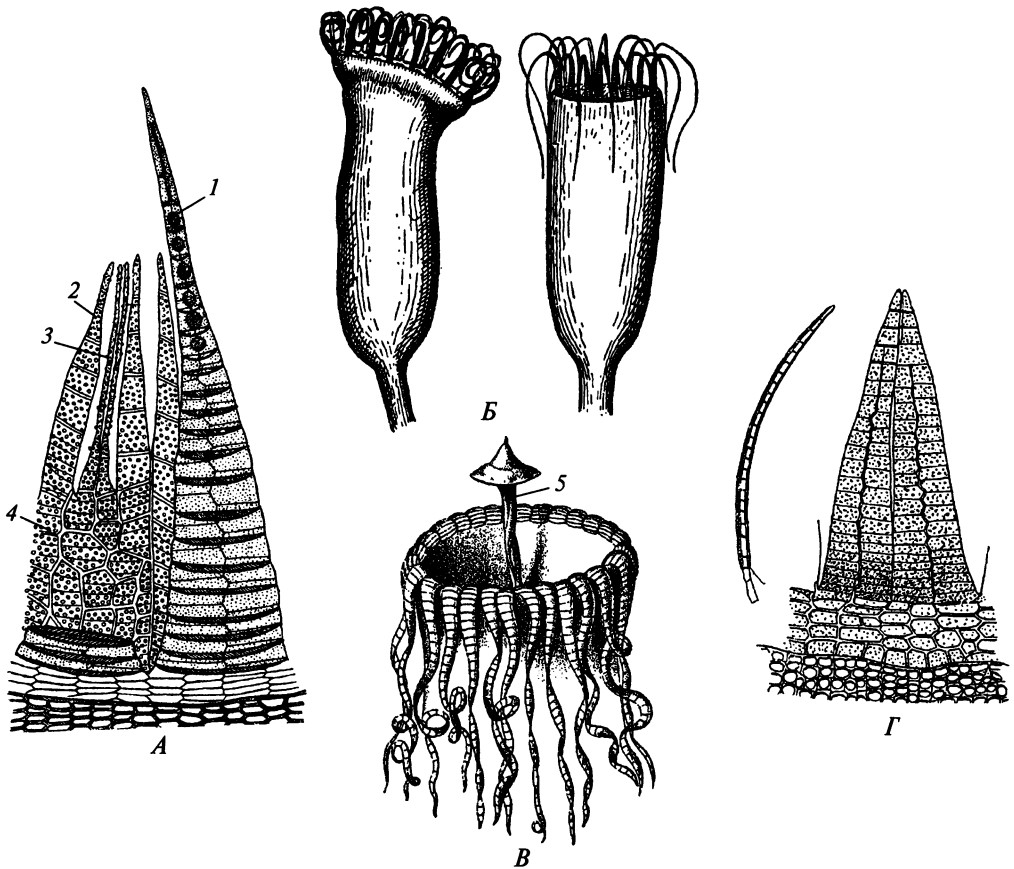


Рис. 86. Перистомы бриевых:

A — перистом *Philonótis fontána*; *Б* — коробочка *Mittenia plúmula* в сухом (слева) и во влажном (справа) состоянии; *В* — верхушка вскрывшейся сухой коробочки *Tayloria splachnoídes*; *Г* — зубцы перистомы с внешней стороны и продольный срез зубца *Splachnum ampullaceum* (слева); 1 — зубец экзостомы; 2 — сегмент эндостомы; 3 — ресничка эндостомы; 4 — базальная мембрана эндостомы; 5 — колонка

щей коробочкой споровая масса. При увлажнении кончик зубца еще глубже погружается в споровую массу, затем зубец резко выпрямляется и его верхушка с трабекулами, застрявшая между сегментами, «вырывается» из «ловушки», а приставшие к ней споры выбрасываются наружу.

Бриоидные перистомы, проходящие в своем развитии стадию, которой соответствует формула $4|2|6-8c$, но с редуцированным, реже абортированным экзо- или эндостомом, свойственны многим диплолепидным мхам. Бриоидный перистом иногда похож на фунариоидный. Так, у *Philonótis* из семейства *Vartramiaceae* сегменты эндостома располагаются напротив зубцов экзостома, а не чередуются с ними (см. рис. 86, А). Такой перистом образуется при недоразвитии ресничек и «расщеплении» сегментов эндостома на две части.

Среди диплолепидных мхов род *Orthotrichum* выделяется полиморфизмом перистома (рис. 87). Этот перистом может состоять из того же числа продольных рядов клеток, что и перистом других артродонтных мхов, но из-за иной локализации утолщенных участков стенок у клеток ОПС и ВПС или из-за иного расположения клеток ВПС полного совпадения структуры перистома *Orthotrichum* с перистомами этих мхов нет. Так, у перистома, строение которого отражает формула $8|4|2|4z$ (см. рис. 87, Ж), сегменты эндостома располагаются не напротив зубцов экзостома, как у перистома типа *Funaria* со сходной формулой, а чередуются с ними, причем комиссуральная продольная срединная линия имеется не только на брюшной, как у *Funaria*, но и на спинной стороне сегмента. При том же числе продольных рядов клеток в НПС₁, ОПС и ВПС, что и в предыдущем случае, клетки ВПС могут быть смещены относительно клеток ОПС, и соответственно комиссуральная продольная срединная линия проходит, как и в перистоме типа *Vrium*, только на спинной стороне сегмента (см. рис. 87, Д). Строение данного перистома отражает формула $4|2|4c$.

Есть в роде *Orthotrichum* и виды, перистом которых состоит из того же числа продольных рядов клеток, что и перистом типа *Vrium*, но антиклинальные перегородки, разделяющие пары клеток ОПС, продолжают в антиклинальные перегородки между клетками ВПС (см. рис. 87, Е). Эндостом у этих видов без ресничек, а сами сегменты неравновелики. Более широкие сегменты имеют, как и у видов *Orthotrichum* первой группы, комиссуральную продольную срединную линию на обеих сторонах, а более узкие, как и сегменты перистома типа *Vrium*, — лишь на спинной стороне. Строение этого перистома отражает формула $4|2|6c$. У некоторых видов *Orthotrichum* перистом состоит из того же числа продольных рядов клеток, что и перистом типа *Dicranum*, но в отличие от простого перистома *Dicranum* у этого вида *Orthotrichum* перистом двойной, а входящие в состав сегментов клетки ВПС не равны между собой и смещены относительно клеток ОПС, так что сесквилепидности, как у *Dicranum*, не наблюдается (см. рис. 87, Б, Г). У видов *Orthotrichum* можно встретить и другие типы перистома, в том числе и перистом, эндостом которого представлен высокой базальной перфорированной мембраной (см. рис. 87, А, В). Строение этого перистома отражает формула $4|2|2z$.

Одни исследователи исходным для *Orthotrichum* типом перистома считают перистом типа *Funaria*, другие выводят перистомы *Orthotrichum* от перистома типа *Vrium*, полагая, что основное различие между перистомами типа *Funaria* и *Vrium* заключается не в расположении клеток ОПС относительно клеток

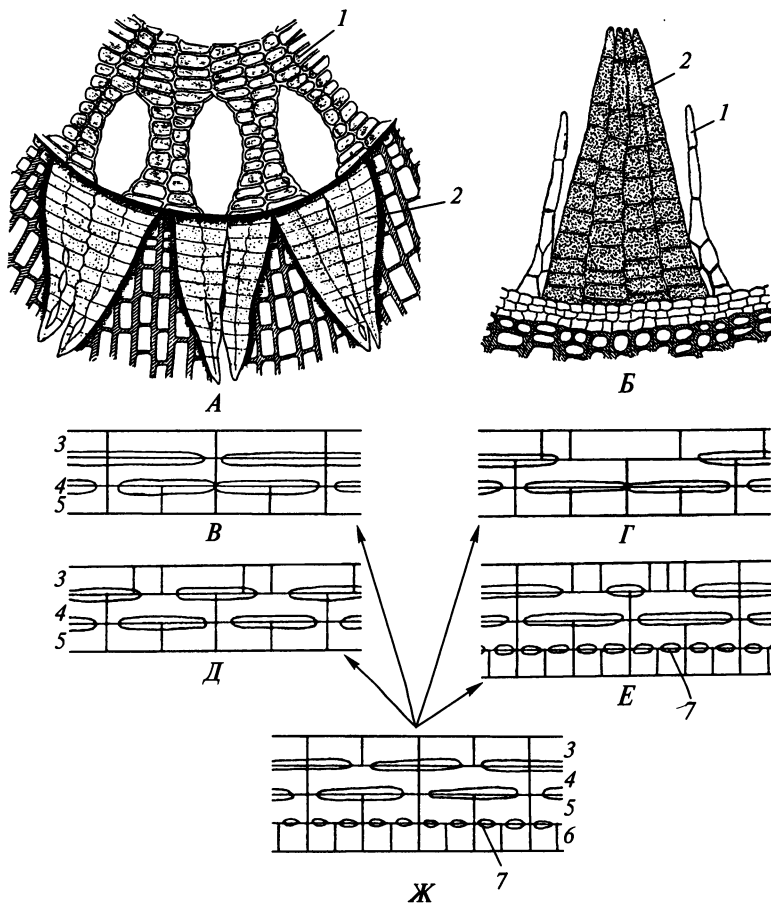


Рис. 87. Перистомы *Orthotrichum*:

A — перистом *O. callistomum* в сухом состоянии; *B* — перистом *O. pumilum*; *B–Ж* — диаграммы $\frac{1}{8}$ части поперечного среза перистомы у *O. callistomum* (*B*), *O. pumilum* (*Г*), *O. diaphanum* (*Д*), *O. aequatoreum* (*E*), *O. gigantiosporum* (*Ж*); 1 — эндостом; 2 — экзостом; 3 — внутренний перистомный слой (ВПС); 4 — основной перистомный слой (ОПС); 5 — 1-й наружный перистомный слой (НПС₁); 6 — 2-й наружный перистомный слой (НПС₂); 7 — зубчик простомы

ВПС, а в наличии или отсутствии комиссуральной продольной срединной линии на брюшной стороне сегмента.

В отличие от других диплолепидных мхов с двойным перистомом, у которых эндостом не гигроскопичен и играет лишь пассивную роль в распространении спор, у *Orthotrichum* гигроскопичны и зубцы экзостомы, и сегменты эндостомы. При подсыхании зубцы отклоняются наружу, а сегменты, напротив, склоняются к устью коробочки, почти полностью прикрывая его. С началом набухания зубцы и сегменты начинают двигаться навстречу друг другу, и лишь в этот короткий промежуток времени споры могут высыпаться из коробочки, устье которой спустя мгновение полностью прикроют набухшие зубцы экзостомы.

Гапложидными зубцами обладает *Dicranum* и многие другие представители семейства Dicranaceae (см. рис. 64, *B, Д; 85, E*). Этот простой перистом в своем

развитии проходит стадию, на которой его строение отражает формула $4|2|3$, но каждый из 16 зубцов перистоста состоит из межклеточного вещества и стенок клеток ОПС и ВПС. Таким образом, *перистом типа Dicranum* гомологичен эндостому диплолепидных мхов. На стадии трехслойного амфитеция антиклинальные перегородки в ВПС располагаются так, что каждая третья перегородка продолжается в каждую вторую перегородку в ОПС, т.е. на одну клетку ОПС приходится полторы клетки ВПС, из-за чего данный перистом называют также *сесквилепидным*. Зубцы этого перистоста иногда почти до основания разделены на два отростка, один из которых в два раза шире другого (см. рис. 64, В).

Зубцы перистоста типа *Dicranum*, подсыхая после отделения крышечки, отгибаются наружу. Набухая, они прикрывают устье урочки, при этом концы их могут погрузиться в споровую массу, а кончик одного из зубцов с выступающими по краю трабекулами может попасть в промежуток между двумя другими зубцами. При последующем подсыхании зубцы этого ксерохазического перистоста, разъединяясь, далеко отбрасывают приставшие к ним споры.

У некоторых *Pottiaceae* дикраноидный ксерохазический перистом представлен высокой базальной мембраной с 32 нитевидными зубцами, которые, будучи сцепленными между собой верхушками, при подсыхании выгибаются наружу, образуя некое подобие «китайского фонарика» (см. рис. 85, Д).

К гетеролепидным мхам относят энкалиптовые (*Encalyptaceae*), перистом которых по сути является перистомом фунариоидного типа, поскольку антиклинальные перегородки между клетками ОПС продолжают в антиклинальные перегородки между клетками ВПС. Но у одних видов *Encalypta* диплолепидные зубцы перистоста гомологичны зубцам экзостоста, а у других видов снаружи от гаплоглепидных зубцов, гомологичных сегментам эндостоста *Funaria hygrometrica*, располагаются короткие зубчики простоста, гомологичные зубцам экзостоста *F. hygrometrica* (см. рис. 85, Ж, И).

У распространенной в Тасмании и Новой Зеландии *Mittenia plumula* из порядка *Rhizogoniales* перистом, так же как у диплолепидных мхов, возникает из трех слоев клеток, но из них только два наружных происходят из амфитеция, внутренний же является производным эндотеция. Поэтому при написании формулы перистоста относящиеся к этим слоям аббревиатуры берут в кавычки — «НПС», «ОПС», «ВПС». На ранних стадиях развития строение перистоста отражает формула $2|1(2)|3-4c-z$. Сформировавшийся перистом состоит из 16 бичевидных с мощными трабекулами зубцов экзостоста, спинная сторона которых возникла из одного ряда клеток «НПС», а брюшная — из двух рядов клеток «ОПС». Эндостом представлен невысокой мембраной с отходящими от нее через неравные промежутки 24—36 короткими тонкими узловатыми отростками, часть которых противостоит, а часть чередуется с зубцами экзостоста. Гаплоглепидные зубцы экзостоста *M. plumula* можно гомологизировать с сегментами эндостоста диплолепидных мхов, а для эндостоста этого мха гомологий среди отростков перистоста других артродонтных мхов нет.

Перистом *M. plumula* представляет собой перистом гигрохазического типа. Прикрывающие в сухом состоянии устье наклоненной коробочки и завернутые спирально бичевидные зубцы, набухая, выпрямляются, отгибаются и понижаются (см. рис. 86, Б).

У стегокарпных бриевых мхов в коробочке образуются тысячи мелких диаметром 10—15 мкм приспособленных прежде всего к распространению воз-

душными потоками лептомных спор с мелкозернистой бородавчатой, остистой или сетчатой экзиной. Некоторым сплахновым (*Splachnaceae*) свойственна энтомохория. Гипофиза у некоторых энтомохорных видов зонтиковидно расширена и ярко окрашена (см. рис. 63, К). Мухи, привлекаемые цветом гипофизы и выделяемыми зонтиковидными или слабо расширенной гипофизой через особые устья пахучими веществами, садятся на коробочку, к их ногам пристают склеенные в массу споры, которые они затем могут перенести на гниющий органический субстрат животного происхождения — помет, погадки и разлагающиеся трупы мелких животных. В коробочке клейстокарпных мхов обычно образуется немного крупных спор. Так, у видов *Archidium* в коробочке образуется от 4 до 200 спор диаметром соответственно от 300 до 50 мкм. Крупные споры клейстокарпных мхов могут разноситься не только ветром, но и водой или животными вместе с приставшей к их телу почвой. Эти долго сохраняющие свою жизнеспособность в сухом состоянии споры, по-видимому, возникали в результате приспособления к распространению с помощью сильного ветра, развеивающего обнаженный субстрат, на котором поселяются клейстокарпные мхи.

Занесенные почвой споры мхов, оказавшись в темноте, не прорастают и, постепенно «погружаясь» все глубже и глубже в почву, могут войти в состав почвенного банка диаспор, что нередко и случается со спорами клейстокарпных или гимностомных мхов. Так, жизнеспособные споры гимностомного *Physcomitrium sphaericum* были обнаружены в почве на глубине 10 см.

Представляя собой самый многочисленный класс, бриевые мхи, подобно юнгерманиевым печеночникам, в ходе своей эволюции освоили все пригодные для жизни зоидиогамных растений места и субстраты на земном шаре. Их можно встретить даже в пустынях аридного пояса, где сезон дождей очень краток, но наибольшего обилия и разнообразия бриевые достигают во влажных тропиках, а в более высоких широтах — в районах с океаническим типом климата.

Развитие и строение перистома бриевых позволяют предполагать, что у их предка перистом, как и у *Diphyscium*, состоял только из абсцизионных клеток. Антиклинальные деления в перистомных слоях у этого предка еще не отличались той синхронностью, что свойственна большинству современных бриевых мхов, а возникающие при этом клетки росли не только симпластически, но и интрузивно, как это наблюдается и у буксбаумиевых. Поэтому на поперечном срезе развивающегося перистома у этого предка имелись участки, на которых антиклинальные стенки, ограничивающие две клетки ОПС, либо продолжались в антиклинальные стенки, ограничивающие две или три клетки ВПС, либо упирались в периклинальные стенки клеток ВПС. Стабилизация того или иного варианта расположения антиклинальных перегородок между клетками перистомных слоев в конечном счете привела к появлению перистомов типа *Funaria*, *Dicranum*, *Bryum* и перистомов, которые свойственны видам *Orthotrichum*.

НИЗШИЕ ТРАСНЕОРНУТА — СОСУДИСТЫЕ СПОРОВЫЕ РАСТЕНИЯ

3.1 ОСНОВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ТРАСНЕОРНУТА

Группа Tracheophyta объединяет весьма разнообразные растения как минимум трех отделов. Считается, что у всех Tracheophyta в жизненном цикле *преобладает спорофаза* и всегда самостоятельно существующий спорофит имеет более сложное строение, чем гаметофит. Такое соотношение поколений действительно свойственно всем современным их представителям и вероятнее всего было присуще и подавляющему большинству ископаемых форм Tracheophyta. Однако у самых древних известных сосудистых растений споро- и гаметофиты были, судя по их ископаемым остаткам, довольно похожими друг на друга, что наводит на мысль о меньшем преобладании спорофазы в жизненном цикле тех растений. У примитивных представителей автотрофные спорофиты имели теломную организацию, а у продвинутых форм есть побеги и корни. Большинство форм имеет *устьица*, но некоторые вторично их утратили. Спорофитам свойственна *сложная гистологическая дифференциация*, лишь у немногих видов утраченная вторично в связи с водным или паразитическим образом жизни.

Спорофиты Tracheophyta образуют более *прочную кутикулу*, чем спорофиты Bryophytae. Они способны синтезировать *суберин*. Для спорофитов этой группы характерны полифенольные соединения, значительно более полимерные, чем у Bryophytae, и обозначаемые общим названием *лигнин*. Лигнин откладывается в клеточной стенке. На базе этой способности спорофиты сосудистых растений выработали специализированные механические элементы — *склерейды* разных типов и *волокна*, представленные в теле растения идиобластами или массивами особой ткани — склеренхимы. Лигнификация клеточных стенок лежит и в основе образования специфических для этой группы растений водопроводящих *трахеальных* элементов: трахеид и производных от них члеников сосудов, что и отражено в названии группы.

Гаметофиты сосудистых растений находятся на *талломном* уровне организации¹ или сильно редуцированы. Тело гаметофитов, как правило, сложено эпидермой и гомогенной паренхимой. Кутикула у гаметофитов тонкая и легко разрушающаяся при фоссилизации или совершенно отсутствует, у них почти никогда *не бывает устьиц*. За редчайшими исключениями, гаметофиты Tracheophyta не синтезируют лигнин и соответственно не имеют склеренхимных и трахеальных элементов. Антеридии сосудистых растений чаще всего сидячие, а архегонии погружены брюшком в ткань гаметофита. Сильно редуцированные гаметофиты не образуют гаметангиев. Сперматозоиды сосудистых растений в большинстве случаев имеют многочисленные располагающие-

¹ Самые древние известные гаметофиты имели *теломную* организацию.

ся по спирали жгутики. Лишь у немногих представителей жгутиков два. Однако двухжгутиковый аппарат сперматозоидов Tracheophyta представляет собой результат крайнего укорочения спирали жгутиков и потому не идентичен таковому у сперматозоидов Bryophytae.

Почти все современные сосудистые растения *гомойогидриды*, и только у немногих их представителей спорофиты вторично пойкилогидриды. Гаметофиты, по-видимому, всегда гомойогидриды, хотя и не обладают столь же эффективными механизмами поддержания водного баланса, как спорофиты тех же видов. Тип водного обмена ископаемых форм неизвестен, но косвенные данные указывают на то, что уже верхнесилурийские сосудистые растения были гомойогидридными.

Низших представителей Tracheophyta объединяют в группу *сосудистых споровых растений*, так как у них репродуктивными диаспорами являются споры. Их спорофиты и гаметофиты существуют *раздельно*, причем у большинства форм гаметофиты автотрофны или микотрофны. Немногие сосудистые споровые растения имеют эндоспорические гаметофиты.

3.2. PROTACHEOPHYTA — ДРЕВНЕЙШИЕ СОСУДИСТЫЕ СПОРОВЫЕ РАСТЕНИЯ

Protacheophyta — полностью вымершая группа самых примитивных сосудистых растений, история которых прослеживается с верхнего силура. Уже в нижнем девоне представители данной группы были достаточно разнообразны и встречались в постоянно влажных биотопах в низких широтах по всей Земле¹, но к концу верхнего девона вымерли. Это были низкорослые растения, тело которых состояло из разветвленных до 2—5 порядков, как правило, однотипных теломов. Лишь у немногих форм (*Taenio-crada*, *Aglaophyton*) теломы были дифференцированы на спороносные и вегетативные. Ветвление теломов обычно описывают как апикальное дихотомическое, варьировавшее от изотомии у более примитивных форм до резкой анизотомии у наиболее продвинутых. Однако строение апексов теломов у всех этих растений неизвестно и соответственно апикальный характер их ветвления не доказан. Все сохранившиеся в ископаемом состоянии теломы сильно сплющены, но только у *Taenio-crada* они были прижизненно лентовидно уплощенными. У остальных форм при жизни теломы были цилиндрическими, а известная нам их уплощенность обусловлена сжатием в процессе окаменения. В центре теломов располагался центральный тяж проводящих элементов, который обычно описывают как гаплостелу. Все представители этой группы продуцировали однотипные трилетные гладкие или скульптурированные споры.

Большинство Protacheophyta были гелофитами или гигрофитами, населявшими болотистые места, прибрежные марши и мелководья. Некоторые виды были гидатофитами, скорее всего, вторично вселившимися в водную среду.

¹ Положение материков и океанов в прошлом сильно отличалось от современного. Поэтому территории, находившиеся в силуре и девоне в низких широтах, теперь могут располагаться довольно далеко от экватора. Одно из таких мест, в частности, находится в современной Шотландии.

Древнейшие сосудистые растения, по-видимому, еще не образовывали сообществ, а обитали в виде одновидовых зарослей или маловидовых группировок.

Классификация древнейших сосудистых споровых растений затруднена по целому ряду причин. Во-первых, бедность признаками вследствие общей простоты организации древнейших растений сильно сужает возможности их детального сравнения. Во-вторых, у этих растений встречаются такие типы организации, которые несопоставимы с теми, что характеризуют более поздние таксоны высокого ранга. В-третьих, ряд древнейших сосудистых споровых растений (так называемые «синтетические типы») сочетает признаки, по которым различаются позднейшие таксоны сосудистых растений очень высокого ранга. В-четвертых, спорофиты и гаметофиты сосудистых споровых растений не только живут раздельно, но и сохраняются в ископаемом состоянии раздельно, причем выявить взаимоотношения между ископаемыми спорофитами и гаметофитами в большинстве случаев не удастся. В-пятых, сходные особенности разных растений могут не отражать родственные отношения между ними, а быть следствием простоты и примитивности их организации. Поэтому лучше не пытаться «втиснуть» многие формы древнейших сосудистых растений в систему высших растений, а признать их таксонами неясного систематического положения, таксонами *incertae sedes* (*i. s.*).

Genus *Aglaophyton*, i. s. — род аглаофитон. Нижнедевонский *Aglaophyton major* (аглаофитон большой) (рис. 88) долгое время относили к роду *Rhynia* (риния), на представителей которого он внешне похож. Растения аглаофитона состояли из изотомически разветвленных теломов двух типов. Одни теломы были плагиотропные, частично дугообразно приподнимающиеся над субстратом. В местах соприкосновения с субстратом на теломе развивались одноклеточные ризоиды. В покрывавшей теломы эпидерме находились многочисленные устьица, ориентированные продольно. Теломы имели толстый кортекс с субэпидермальной многослойной хлоренхимой и внутренней паренхимой и тонкую протостелу с центральным тяжем водопроводящей ткани, вероятно, окруженным флоэмой (см. рис. 88, *Б*). Водопроводящая ткань состояла из прозенхимных клеток, тонкостенных в центральной части тяжа и толстостенных на его периферии. Стенки клеток были лигнифицированы и имели «сетчатую» структуру (см. рис. 88, *Д*), резко отличающуюся от структуры стенки трахеальных элементов ксилемы (рис. 88, *Е, Ж*). Стенка водопроводящего элемента аглаофитона не имела характерных для трахеальных элементов утолщений и была дифференцирована на два слоя, которые едва ли правомерно отождествлять с первичной и вторичной стенками (И-тип водопроводящих элементов). Наружный слой был сплошным, а внутренний пронизан многочисленными узкими слепо оканчивающимися углублениями, возможно остатками плазмодесменных каналов. По-видимому, эту ткань следует считать гидромом. В то же время она отличается и от типичных элементов гидрома *Bryomorphae сетчатой структурой стенок* клеток, их *лигнификацией* и *мелкими отверстиями во внутреннем слое*.

Некоторые веточки теломы росли ортотропно, достигали высоты не более 30 см и завершались массивными одиночными эвспорангиями веретеновидной формы. Спорангии имели многослойную стенку, гистологически сходную с периферией кортекса вегетативного теломе, и вскрывались продольной щелью. В спорангии формировались одинаковые мелкие трилетные споры.

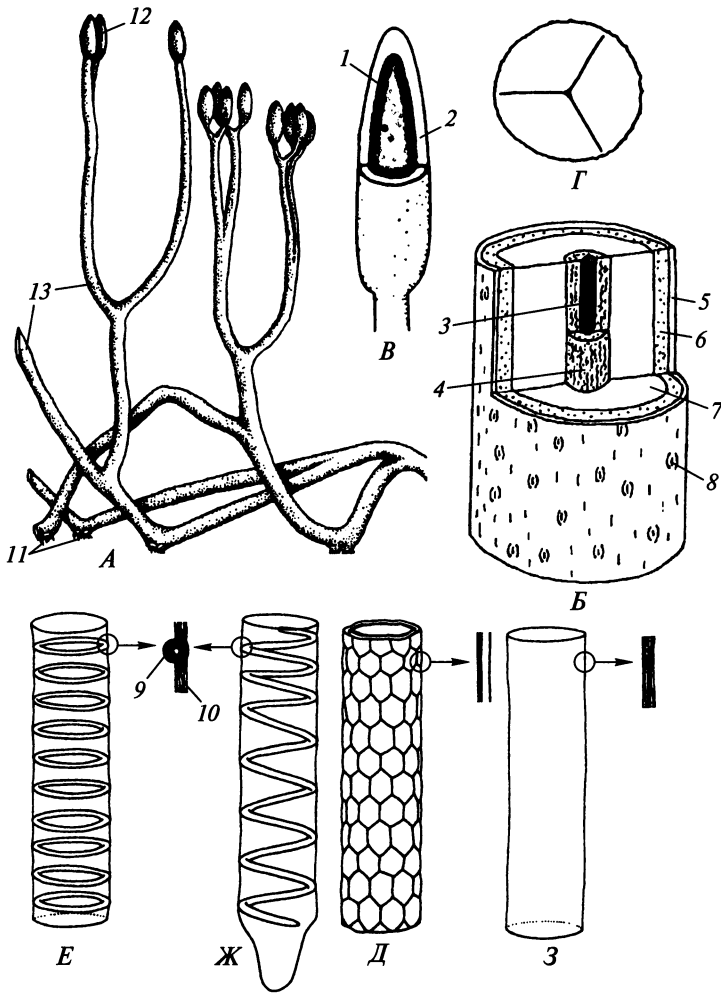


Рис. 88. *Aglaophyton major*:

A — реконструкция внешнего вида; *Б* — анатомическое строение тела; *В* — строение спорангия; *Г* — спора с проксимального полюса; *Д* — водопроводящий элемент и деталь строения его стенки (справа); *Е*, *Ж* — кольчатая и спиральная трахеиды верхнесилурийских-нижнедевонских растений и деталь строения их стенок; *З* — гидроид представителя Vriopsida и деталь строения его стенки; *1* — археспорий; *2* — стенка спорангия; *3* — тяж водопроводящей ткани; *4* — вероятная флоэма; *5* — эпидерма; *6* — хлоренхима; *7* — кортикальная паренхима; *8* — устьице; *9* — вторичная стенка; *10* — первичная стенка; *11* — ризоиды; *12* — спорангий; *13* — телом

Многочисленные устьица на плагиотропных теломх указывают на то, что аглаофитон был сухопутным растением, хотя, возможно, был способен переживать недолгое затопление. Ортоотропные спороносные веточки выносили спорангии над субстратом, тем самым обеспечивая лучшие условия для рассеивания спор ветром и может быть предохраняя их от заливания водой.

Уникальное строение водопроводящих элементов указывает на весьма отдаленное родство аглаофитона с остальными сосудистыми растениями. Пара-

доксально, но аглаофитон приходится признать *исходно бессосудистым* сосудистым растением неясного систематического положения.

Genus *Nothia*, i. s. — род нотия. Нижнедевонская *Nothia aphylla* (нотия безлистная) (рис. 89) имела плагиотропные ветвящиеся ризоиды с ризоидами на нижней стороне и ортотропные изо- и анизотомические и дихоподиально нарастающие ветви, вероятно, не превышавшие 20 см в высоту. Поверхность ортотропных теломов была бугристая вследствие локальных разрастаний кортикальных тканей. Поэтому в поперечном сечении теломы имеют звездчатое очертание.

В центре осевых органов располагается узкая стела. Ее центральный тяж водопроводящей ткани долгое время считали ксилемой с центрархной протоксилемой. Однако, как оказалось, водопроводящие элементы нотии были пред-

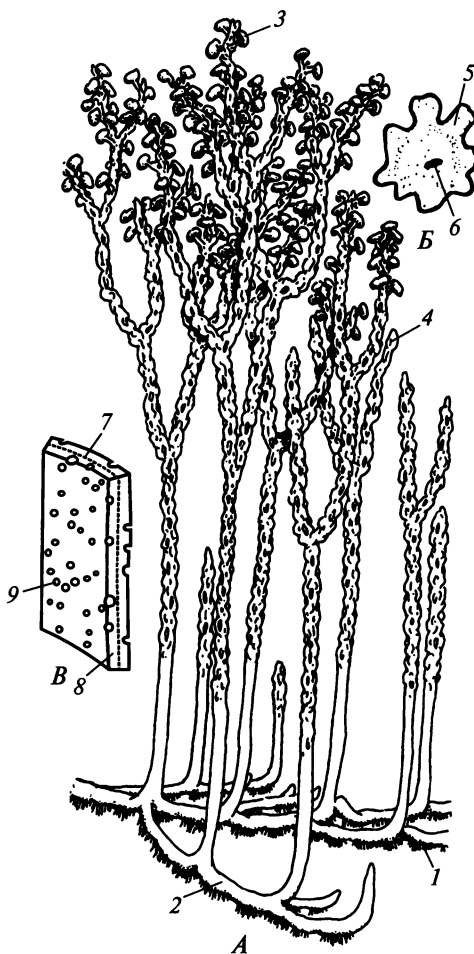


Рис. 89. *Nothia aphylla*:

A — реконструкция внешнего вида; *Б* — поперечный срез теломы; *В* — деталь строения стенки водопроводящего элемента; 1 — ризоиды; 2 — ризоид; 3 — спорангий; 4 — телом; 5 — кортекс; 6 — ксилема; 7 — (?) межклеточная пластинка; 8 — стенка; 9 — отверстия в стенке

ставлены прозенхимными клетками с равномерно утолщенными стенками, в которых различимы два слоя. Внутренний более темный слой, по-видимому, прижизненно был лигнифицирован, он пронизан тонкими отверстиями. Наружный более светлый, скорее всего нелигнифицированный, слой выглядит гомогенным. Соотнести эти слои с первичной и вторичной стенками в настоящее время невозможно. Водопроводящие элементы нотии больше всего похожи на гидроиды аглаофитона, но сетчатая структура стенки у них не выявлена.

Самые тонкие ответвления ортотропных ветвей завершались одиночными терминальными почковидными эвспорангиями¹, в которых развивались одинаковые трилетные споры.

Спорангии вскрывались, по-видимому, двумя створками продольной щелью, проходившей через верхушку спорангия.

Судя по облику, нотия была гело- или гигрофитом с наземными ризомоидами.

Основываясь на форме спорангиев, нотию обычно включают в отдел *Lusorodiophyta* (см. далее), но терминальное положение спорангиев и — главное — строение водопроводящих элементов не позволяют присоединиться к этому мнению. Нотия, как и аглаофитон, — это первично *бессосудистое* растение из группы сосудистых растений (*Tracheophyta*) неясного систематического положения.

Classis *Horneophytópsida*, i. s. — класс горнеофитовые. Нижнедевонский *Horneophyton lignieri* (горнеофитон Линье) (рис. 90) выделяют в отдельное семейство, порядок и класс, хотя его отличие от остальных современных ему сосудистых растений, пожалуй, меньше, чем отличие от них аглаофитона и нотии. Горнеофитон имел ортотропные дихотомирующие теломы высотой до 20 см, отраставшие от клубневидного основания, которое снизу было покрыто ризоидами и, по некоторым данным, не содержало проводящей системы. Возможно, что паренхиму такого основания заселял симбиотический гриб. Несколько клубневидных оснований составляют единую систему, которая, вероятно, нарастала дихоподиально или симподиально, но детали ее роста совершенно неизвестны. Тип ветвления ортотропных теломов также не выявлен. Анатомически теломы горнеофитона очень сходны с теломами аглаофитона: в них находилась субэпидермальная хлоренхима, окружавшая кортикальную паренхиму, и центральная гаглостела. Однако у горнеофитона была настоящая ксилема из кольчатых и, по-видимому, спиральных трахеид.

Различить в ней прото- и метаксилему не удастся. Тонкое строение стенки трахеид неизвестно.

Спорангии были внешне не выражены. На концах веточек ортотропного теломы вместо внутренней кортикальной паренхимы находился археспорий. Наружная зона кортекса в этом месте сохраняла то же строение, что и в вегетативной части теломы, в эпидерме находились устьица, а стела продолжалась в виде колонки стерильной ткани из прозенхимных клеток². Спороносные участки теломов могли ветвиться. Из археспория формировались трилетные споры. Способ вскрывания такого спорангия достоверно неизвестен.

¹ Некоторые ботаники считают спорангии нотии латеральными, но имеющими длинную *васкуляризованную ножку*.

² В некоторых учебниках эту ткань без достаточных оснований называют флоэмой.

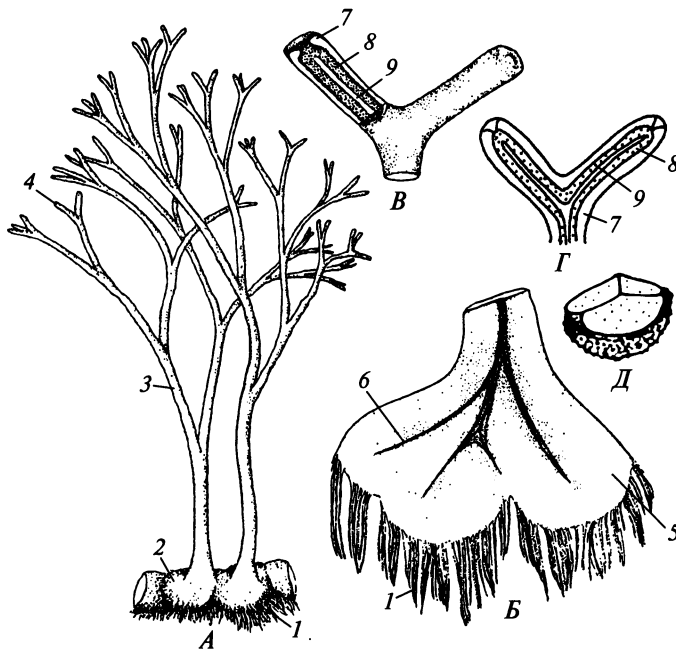


Рис. 90. *Horneophyton lignieri*:

A — реконструкция внешнего вида; *B* — разрез клубневидно утолщенных оснований теломов; *B* — продольный разрез спорангия; *Г* — продольный разрез разветвленного спорангия; *Д* — спора с экватора; *1* — ризоиды; *2* — клубневидно утолщенное основание теломы; *3* — телом; *4* — спорангий; *5* — паренхима; *6* — проводящая система; *7* — стенка спорангия; *8* — археспорий; *9* — колонка

Клубневидные основания теломов, очевидно, располагались на поверхности субстрата, так как несли ризоиды только снизу. Судя по особенностям строения, горнеофитон мог быть как сухопутным растением, так и населять места, залитые тонким слоем воды.

Благодаря колонке стерильной ткани в спорангии в горнеофитоне раньше видели родственную или даже предковую форму *Bryomorphae*, поскольку представителям отделов *Anthocerotophyta*, *Takakiophyta* и *Bryophyta* также присущи спорангии с колонкой стерильной ткани внутри. Однако колонки в спорангиях представителей *Bryomorphae* достаточно разнообразны (см. гл. 2) и вряд ли гомологичны друг другу и колонке спорангия горнеофитона. Возможные гаметофиты горнеофитона (см. далее) сильно отличаются от всех известных гаметофитов *Bryomorphae*. Поэтому нет достаточных оснований утверждать более близкое родство *Horneophyton* с *Bryomorphae*, чем с любыми другими *Embryophyta*.

Genus *Taeniochrada*, i. s. — род тэниокрада. Род известен с нижнего по верхний девон (рис. 91). Он включал примерно 10 видов, время существования каждого из которых было короче, чем время существования всего рода. Тэниокрады были теломными растениями с лентовидными уплощенными дихотомизирующими теломами, несколько утолщенными вдоль средней линии и тонкими по краям. Верхушки теломов по крайней мере у некоторых видов были

улиткообразно закручены. Строение апекса теломы и тип ветвления достоверно неизвестны. В нижней части теломы были покрыты многочисленными дихотомирующими придатками; не исключено, что это были ризоиды. Устьиц не было.

Центральную часть теломы описывают как гапlostелу с центрархной протоксилемой, но гистологический состав ее изучен недостаточно.

Трахеиды были, по-видимому, примитивные, С-типа: для них характерно отложение вторичной стенки по всей внутренней поверхности первичной стенки. Вторичная стенка была отчетливо двухслойная, лигнифицированная. Однако лигнификация наружного слоя была очень неравномерной, вследствие

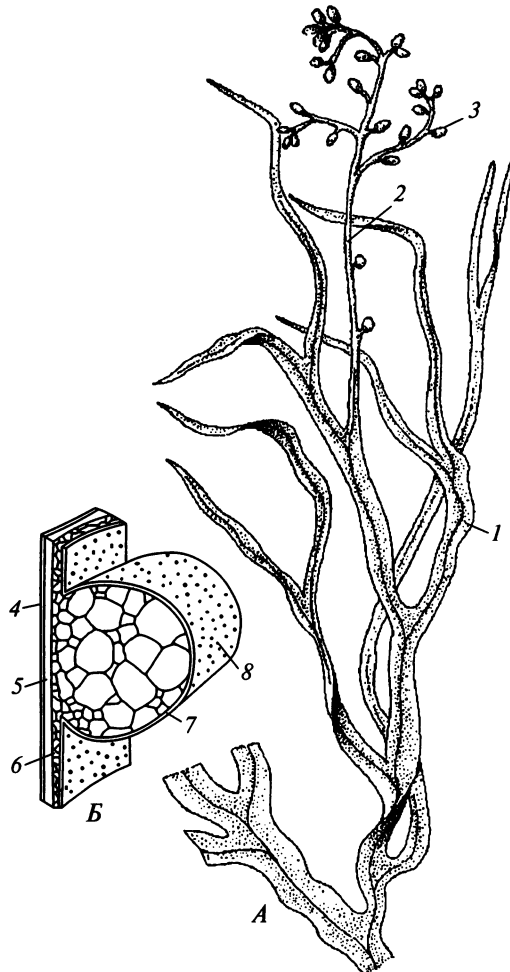


Рис. 91. *Taeniocrada* sp.:

A — реконструкция внешнего вида; *B* — тонкое строение стенки трахеиды; 1 — лентовидный подводный телом; 2 — цилиндрический надводный телом; 3 — спорангий; 4 — межклеточная пектиновая пластинка; 5 — первичная стенка; 6 — наружный слой вторичной стенки; 7 — внутренний перфорированный слой вторичной стенки; 8 — отверстия

чего лигнифицированные участки в виде тонких прослоек составляли ячеистую структуру; остальная часть этого слоя оставалась нелигнифицированной. Кольчатые и спиральные утолщения стенок трахейд были обусловлены неравномерной толщиной именно этого слоя. Внутренний слой вторичной стенки равномерно тонкий и выглядит гомогенным. Он пронизан очень узкими (не более 6 нм в диаметре) отверстиями как в утолщенных местах стенки, так и между утолщениями. Вероятно, эти отверстия представляли собой плазмодесменные каналы.

От лентовидных теломов ответвлялись цилиндрические ветвящиеся теломы, несшие терминальные эвспорангии у всех известных видов кроме *T. langii* (тэниокрада Ланга), спорангии которой были скорее всего латеральными вследствие редукции несших их веточек. Спорангии были эллиптическими, удлиненными продольно, имели массивную многослойную стенку и продуцировали однотипные споры.

Все виды этого рода, по-видимому, были гидатофитами и населяли каменистые мелководья. Их уплощенные лентовидные ветви располагались в толще воды, а цилиндрические спороносные ветви скорее всего выставлялись над водной поверхностью. Такому образу жизни тэниокрад соответствует отсутствие у них устьиц.

Сравнительно позднее, позже ряда наземных *Protracheophyta*, появление тэниокрад дает основание считать их вторично водными растениями, утратившими устьица в ходе приспособления к подводному образу жизни.

Однако нельзя полностью исключить и то, что в эволюции тэниокрад никогда не было стадии наземных растений и что они представляли собой реликты нижнесилурийских высших растений, которые еще вырабатывали весь набор признаков сухопутных или полуводных растений и сохраняли ряд водорослевых черт в биологии (водный образ жизни) и структуре тела (отсутствие устьиц).

Тэниокраду чаще всего относят к классу *Rhyniopsida*, но некоторые ботаники сомневаются не только в ее принадлежности к этому классу, но и вообще к *Embryophyta*, сближая ее с бурыми водорослями.

Familia *Cooksoniaceae*, i. s. — семейство куксониевые. Семейство включает несколько верхнесилурийских и нижнедевонских родов, описанных по изолированным верхним частям веточек не более 5 см длиной (рис. 92). Базальные части растений достоверно неизвестны, что не позволяет реконструировать облик целого растения¹. Теломы веточек дихотомируют (но способ ветвления не выявлен) и несут одиночные терминальные спорангии.

У некоторых видов *Cooksonia* (куксония, верхний силур — нижний девон) описаны отдельные веточки без спорангиев, которые иногда считают вегетативными теломами. Однако более вероятно, что это теломы, не развившие спорангий вследствие своей молодости или какого-то повреждения.

Сохранность ископаемых остатков большинства куксониевых не позволяет с необходимой полнотой выявить анатомическое строение их теломов. Судя по отдельным удовлетворительно сохранившимся экземплярам, представители этого семейства, как и другие теломные растения, имели покрытую кути-

¹ Приводимое во многих учебниках изображение куксонии в виде живописного кустика в научном отношении несостоятельно.

кулой эпидерму с устьицами, субэпидермальную хлоренхиму и внутреннюю кортикальную паренхиму. Толщина кортекса значительно превосходила диаметр гаплостелы.

Гаплостела состояла из кольчатых и сетчатых трахеид и имела, по-видимому, центральную протоксилему. Куксониевым были свойственны трахеиды Ц-типа, наиболее совершенные в то время. Они сходны с кольчатыми и сетчатыми трахеидами протоксилемы современных растений, но имели более толстую стенку между утолщениями. Тонкое строение стенки трахеид куксониевых, однако, не известно.

Спорангии были короткие, от шаровидных до почковидных (*Cooksonia*), линзовидные (нижнедевонская *Uskiella* — ускиелля) или усеченные эллипсоидальные (верхнесилурийская *Steganotheca* — стеганотека) и имели многослойную стенку.

Стенка спорангия у куксоний гистологически напоминала кортекс теломы, а у ускиелли и стеганотеки состояла из более специфично дифференцированных тканей.

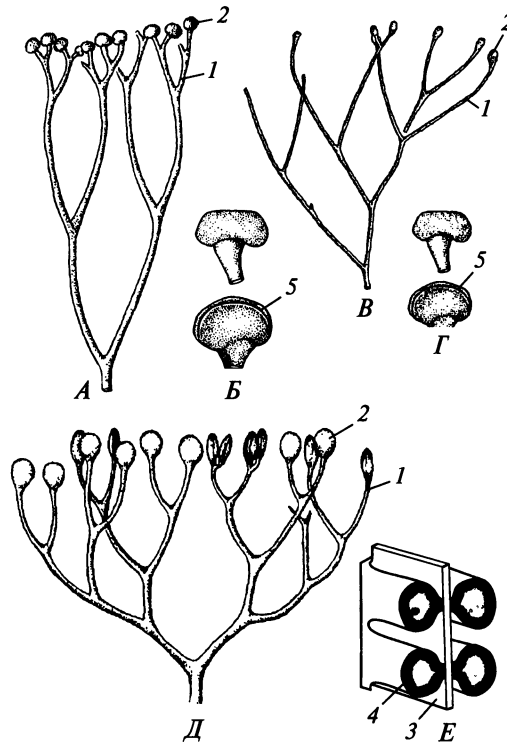


Рис. 92. Cooksoniaceae:

A — реконструкция внешнего вида *Cooksonia* sp.; *Б* — невоскрывшийся (вверху) и воскрывшийся (внизу) спорангии *Cooksonia* sp.; *В* — реконструкция внешнего вида *Steganotheca* sp.; *Г* — невоскрывшийся (вверху) и воскрывшийся (внизу) спорангии *Steganotheca* sp.; *Д* — реконструкция внешнего вида *Uskiella* sp.; *Е* — строение стенки трахеиды; 1 — телом; 2 — спорангий; 3 — первичная стенка; 4 — вторичная стенка; 5 — щель, которой воскрывается спорангий

Спорангии вскрывались, по-видимому, двумя створками щелью, проходившей через верхушку спорангия. В спорангиях образовывались однотипные гладкие трилетные споры.

Все куксониевые были гигро- или гелофитами.

По форме спорангиев и особенностям их вскрывания куксониевые сходны с представителями отдела *Lycopodiophyta*, а по их терминальному положению — с представителями отдела *Pteridophyta*. Однако по строению трахеид они значительно отличаются от примитивных представителей обоих отделов и потому едва ли могли быть в числе их предков.

Ordo *Barinophytáles*, i.s. — порядок баринофитовые. Баринофитовые известны с нижнего девона по нижний карбон. Это были теломные растения (рис. 93), облик которых целиком реконструировать не удастся. Им было свойственно, по-видимому, дихоподиальное нарастание систем теломов, в которых развивалась гаплостела с эндархной протоксилемой. Ксилема состояла из кольчатых и спиральных трахеид Г-типа. Они имели двухслойную стенку. Наружный слой оставался нелигнифицированным и был локально утолщен в виде отдельных колец или спиральной ленты. Основание этих выступов было такой же ширины, что и свободные окончания. Поэтому окаймления не было. Внутренний лигнифицированный гомогенный слой имел одинаковую толщи-

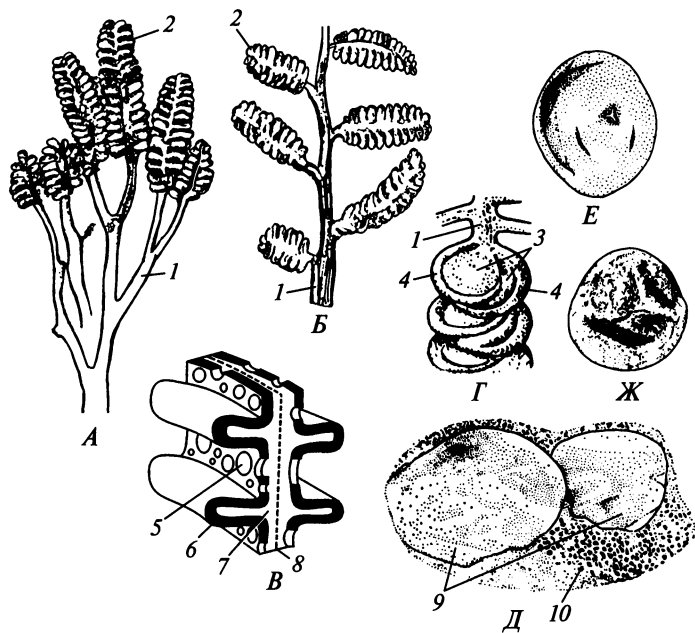


Рис. 93. Barinophytáles:

A — фертильная ветвь *Protobarinophyton obrutschevii*; *Б* — фертильная ветвь *Barinophyton obscurum*; *В* — тонкое строение стенки трахеиды; *Г* — стробил *Barinophyton* sp.; *Д* — споры в полости спорангия *B. citrulliforme*; *Е* — мегаспора *B. richardsonii*; *Ж* — микроспора того же вида (масштаб изображений спор разный!); *1* — телом; *2* — стробил; *3* — спорангий; *4* — ножка спорангия; *5* — отверстие; *6* — лигнифицированный слой стенки; *7* — нелигнифицированный слой стенки; *8* — (?) межклеточная пластинка; *9* — мегаспора; *10* — микроспора

ну как на утолщенных участках стенки, так и между утолщениями. Между утолщениями он был перфорирован, причем не все отверстия в смежных трахеидах располагались друг против друга. Диаметр отверстий на порядок превышал диаметр плазмодесменных каналов. Отношение этих слоев стенки к первичной и вторичной стенкам трахеиды неизвестно.

Латеральные эвспорангии находились в компактных группах, или *стробилах*, на теломат. Стробилы располагались терминально на дихотомирующих веточках (*Protobarinophyton* — протобаринофитон, *Krithodeophyton* — критодеофитон) или перисто (*Barinophyton* — баринофитон). Сильно уплощенные линзовидные спорангии были ориентированы поперечно относительно оси стробила и имели длинную серповидно изогнутую ножку, на $\frac{3}{4}$ охватывающую спорангий. Спорангии располагались на оси стробила двумя продольными рядами, но вследствие изгибания ножек оказывались все строго друг над другом, а стробил становился односторонним. Характер вскрывания спорангиев изучен недостаточно.

В спорангиях формировались трилетные споры. Часть баринофитовых (*Protobarinophyton*, *Krithodeophyton*) была гомоспоровыми растениями, но уже со среднего девона среди них встречались гетероспоровые представители (*Barinophyton*). Мега- и микроспоры развивались у них в *одной* спорангии, что, по-видимому, уникально для сосудистых растений.

Баринофитовые, по-видимому, были невысокими гигрофитами.

Гаметофиты сосудистых растений

Из нижнедевонских отложений известны гаметофиты нескольких родов. Некоторые остатки сохранились настолько полно, что позволяют реконструировать практически полный онтогенез растений. Сравнение строения спор, из которых вырастали эти гаметофиты, и спор в спорангиях *Protracheophyta*, особенности совместного захоронения разных гамето- и спорофитов, а иногда и анатомические признаки гаметофитов нередко позволяют связать роды гаметофитов с определенными таксонами, описанными по спорофитам. Однако во всех случаях такая связь гипотетична, и прямых доказательств принадлежности конкретных гамето- и спорофитов к разным фазам жизненного цикла одного и того же вида нет.

Все известные нижнедевонские гаметофиты были мелкими растениями, высотой не более 2 см.

Типичную теломную организацию, вероятно, имел *Sciadophyton* (сциадофитон, спорофит неизвестен¹). Однако сохранность растений этого рода не позволяет выявить многие важные черты его внешнего и внутреннего строения. Известны густые кусты анизотропных теломов сциадофитона (рис. 94, А), но не ясно, были ли это отдельные разветвленные растения или заросль неветвящихся растений. Так же не ясно, был ли в основании теломат (теломов) протокорм. В некоторых теломат сциадофитона обнаружены трахеиды

¹ Под этим родовым названием, вероятно, описывают гаметофиты нескольких неродственных друг другу сосудистых растений.

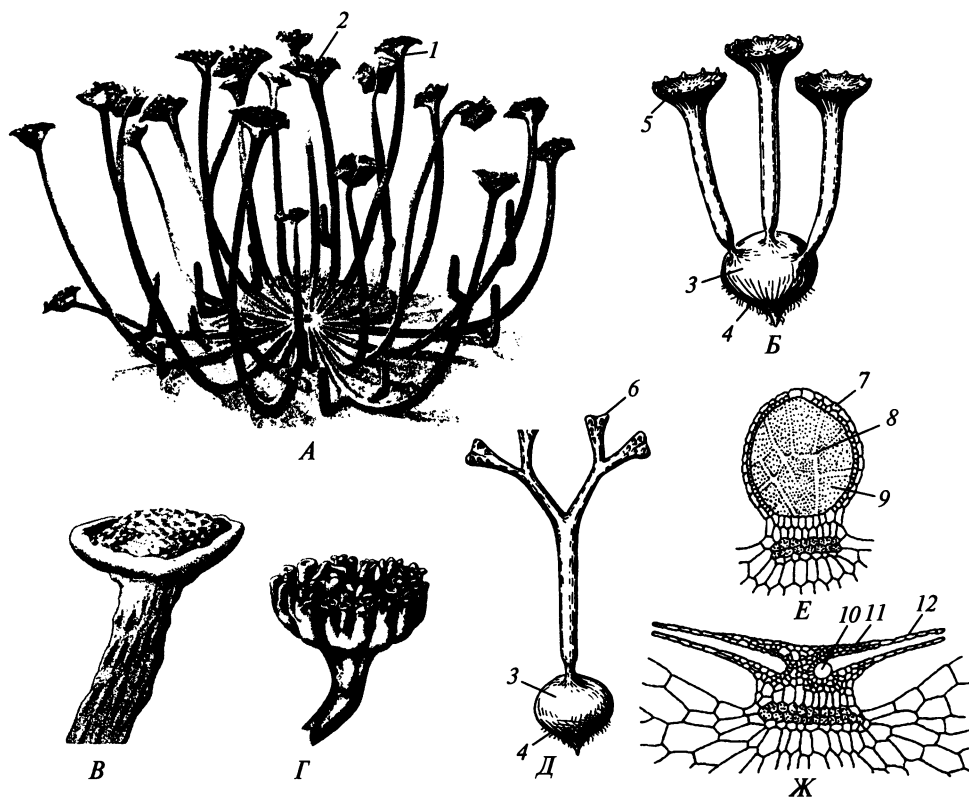


Рис. 94. Гаметофиты древнейших сосудистых споровых растений:

А — реконструкция внешнего вида *Sciadophyton* sp.; Б — реконструкция внешнего вида мужского растения *Lyonophyton rhyniense*; В — антеридиофор *Kidstonophyton discoides*; Г — гаметангиофор *Langiophyton mackiei*; Д — реконструкция женского растения *L. rhyniense*; Е — продольный срез антеридия *L. rhyniense*; Ж — продольный срез участка архегониофора (?) *L. rhyniense* с двумя архегониями; 1 — гаметангиофор; 2 — антеридий; 3 — протокорень; 4 — ризоиды; 5 — антеридиофор; 6 — архегониофор; 7 — стенка антеридия; 8 — трабекулы; 9 — сперматогенная ткань; 10 — яйцеклетка; 11 — брюшко архегония; 12 — шейка архегония

С-типа. Ортотропные окончания теломов завершались блюдцевидными гаметангиофорами, на верхней стороне которых располагались, по-видимому, и антеридии, и архегонии.

Остальные известные гаметофиты были раздельнополыми. Лучше всех сохранились растения *Lyonophyton rhyniense* (лионофитон райниевый, спорофит — *Aglaophyton major*). Вначале из спор вырастали каплевидные протокорни, состоявшие из однослойной эпидермы с устьицами и однородной основной паренхимы, между клетками которой находились гифы гриба (*Glomites*), вероятно, находившегося в симбиозе с растением. В основании протокорня развивались густые ризоиды. Взрослым растениям этого вида был свойствен половой диморфизм (см. рис. 94, Б, Д).

Протокорень мужского растения со временем становился чашевидным. От центра или по верхнему краю такого протокорня отрастали 2—7 антеридиофоров. Антеридиофор представлял собой ортотропный неразветвленный те-

лом, завершавшийся чашевидным расширением с лопастным краем. На верхней стороне расширения развивалось до 40 шаровидных антеридиев.

У женских растений протокарм либо прорастает в архегониофор, либо единственный архегониофор отрастает от его верхушки подобно антеридиофорам мужских растений. Архегониофор 2—3 раза дихотомирует на верхушке, причем конечные веточки слабожелобчатые сверху. На дне желобков располагаются архегонии, погруженные брюшком в ткань архегониофора.

Гаметофиты обоих типов содержат гапlostелу с водопроводящими элементами того же типа, что и у спорофитов аглаофитона.

Гаметофиты других родов также имели протокарм с гаметангиофорами. У *Langiophyton mackiei* (лангиофитон Мак-Ки, спорофит — *Horneophyton lignieri*) и женские, и мужские гаметофиты образовывали чашевидно расширенные на верхушке гаметангиофоры со сложной системой лопастей по краю (см. рис. 94, Г). Чашевидное расширение антеридиофора *Kidstonophyton discoides* (кидстонофитон дисковидный, женские экземпляры не известны, спорофит — *Nothia aphylla*) было цельнокрайним (см. рис. 94, В). Гаметангиофоры *Remyophyton delicatum* (ремиофитон нежный, спорофит — *Rhynia gwynnevaughanii*, см. с. 223) были неветвящиеся, причем антеридиофоры, блюдцевидно или щитовидно расширенные на верхушке, несли на верхней стороне антеридии, верхушки архегониофоров были слегка вздуты, а архегонии располагались терминально или субтерминально. Некоторые гаметангиофоры этого вида росли анизотропно.

Антеридий, по-видимому, имел *двухслойную* стенку за исключением небольшого участка на верхушке, где в один слой располагалось несколько особо крупных клеток (см. рис. 94, Е). Возможно, что это *оперкулярные клетки*. В основании антеридия находился массив паренхимы, который трактуют как *колонку*, а толщу спороцитов пронизывали тяжи стерильных клеток — *трабекулы*. Судя по остаткам сперматозоидов, они были спирально извитыми и многожгутиковыми. Архегонии имели очень длинную шейку с однослойной стенкой и слабо утолщенное брюшко с 2—3-слойной стенкой (см. рис. 94, Ж). В некоторых архегониях найдены яйцеклетки.

Механизм определения пола древнейших гаметофитов неизвестен. У всех примитивных силурийских и нижнедевонских растений размеры спор варьируют, но различия значительно меньше (1,5—2 раза), чем между самыми слабо различающимися достоверными микро- и мегаспорами. Кроме того, не выявлены связи женских гаметофитов с более крупными спорами.

3.3. DIVISIO LYCOPODIOPHYTA — ОТДЕЛ ПЛАУНОВИДНЫЕ

Отдел возник не позднее начала девона и существует в настоящее время (1 000—1 200 видов). Он включает как теломные, так и побеговые формы. Большинство побеговых плауновидных — *первично гоморизные* растения с придаточными корнями, развивающимися *апигиально* на стебле или на особом осевом органе *ризофоре*. Общая особенность плауновидных — *короткие споран-*

гии, вскрывающиеся двумя створками щелью, проходящей через вершину спорангия; *тапетум секреторного* типа. У теломных форм спорангии располагаются поодиночке *латерально* на теломе. У побеговых форм они находятся по одному¹ *латерально* на стебле, в пазухах листьев или на *адаксиальной* стороне *спорофиллов*. Протоксилема в осевых органах *экзархная* или почти *экзархная*. В начале карбона разнообразие плауновидных резко возросло, многие из них стали эдификаторами лесных болот и основным источником карбонового каменного угля. Однако уже с рубежа карбона и перми началось угасание этого отдела.

3.3.1. Classis Zosterophyllópsida — класс зостерофилловые

Класс представлен наиболее примитивными девонскими плауновидными, имевшими теломную организацию (рис. 95). У растений были стелющиеся по субстрату разветвленные ризоиды и ортотропные слабо разветвленные или неветвящиеся спороносные теломы, по-видимому, не превышавшие 20—30 см в высоту. У ряда форм (*Oricilla* — орицилла и в меньшей степени у *Gosslingia* — госслингия, *Sawdonia* — содония, *Ventarúra* — вентарура и *Ensivalia* — энсивалия) верхушки теломов улиткообразно закручены (см. рис. 95, 3, *H*), что не характерно для отдела Лусородиорфита. Ризоиды и ортотропные теломы видов *Zosterophyllum* (зостерофиллум, нижний девон) были лентовидно уплощенными. На теломе *Ensivalia*, *Kaulangiophyton* и *Sawdonia* находились мелкие эмергенцы (см. рис. 95, *Г, Д, М, Н*), в которых многие ботаники видят начальный этап эволюции энационных листьев. Около развилок теломов госслингии развивалось по одному бугорку, в который входил проводящий пучок от стелы. Морфологическая природа и функция бугорков неизвестны.

Анатомически ортотропные теломы и плагиотропные ризоиды зостерофилловых не различались. И те, и другие были покрыты эпидермой и имели толстый кортекс, на периферии которого находилась хлоренхима, а в глубине — кортикальная паренхима. У зостерофиллумов устьица не обнаружены, а остальные известные представители класса имели устьица, у которых не удается выявить стенку между замыкающими клетками. Палеоботаники склонны считать такие устьица одноклеточными. Гапlostела, уплощенная у *Zosterophyllum* (см. рис. 95, *К*), содержала диффузную экзархную протоксилему из кольчатых и метаксилему из спиральных и сетчатых трахеид. Трахеиды были примитивного Г-типа. Они имели двухслойную стенку (см. рис. 95, *А*), причем соответствие этих слоев первичной и вторичной стенкам неизвестно. Наружный нелигнифицированный слой был локально утолщен в виде колец или спиральной ленты, иногда с перемычками. Утолщения по внутреннему краю были такой же ширины, как и в основании, вследствие чего окаймления не было. Внутренний слой равномерной толщины лигнифицирован. Он находился как на утолщенных участках наружного слоя, так и между утолщениями. Между утолщениями этот слой перфорирован. Отверстия в нем варьировали в диаметре от 1 до 4 мкм и располагались без определенного порядка. Возможно, что они образовывались на месте плазмодесм, но во много раз превышали диаметр

¹ За единственным исключением — *Estinnophyton* (см. с. 199).

плазмодесменных каналов. Строение апексов и тип ветвления достоверно неизвестны.

Короткие эллипсоидально-линзовидные эвспорангии вскрывались двумя створками щелью, проходившей через их верхушку (см. рис. 95, Д), и были очень похожи на спорангии куксониевых, но располагались латерально, а не терминально. Группы латеральных спорангиев орицилли, каулангиофитона и содонии располагались зонами на веточках теломов (см. рис. 95, Г, М, О), а у остальных зостерофилловых находились скученно на концах теломов, составляя терминальные *стробилы* (см. рис. 95, Б, В, Л, П). Расположение спорангиев в стробиле могло быть спиральным, супротивным, двухрядным и однорядным у разных видов. Спорангии были ориентированы поперечно по отношению к несущему их телому у всех представителей кроме *Oricilla* и *Ventarura*, у которых они были ориентированы соответственно продольно (см. рис. 95, Ж) и косо. Ножки спорангиев содонии с проводящим пучком в центре напоминали окончания теломов. Ножки спорангиев остальных зостерофилловых были неваскуляризованными. По бокам от линии вскрывания стенка спорангия состояла из особой крупноклеточной ткани. Гигроскопическая деформация ее клеток, как полагают, обуславливала разрыв стенки спорангия после созревания спор. Все представители класса были гомоспоровыми растениями и продуцировали трилетные споры (см. рис. 95, И).

Гаметофиты достоверно неизвестны. Возможно, что к зостерофилловым следует относить *некоторые* виды *Sciadophyton*, найденные в ассоциации с молодыми растениями некоторых видов *Zosterophyllum*.

Как и другие известные теломные растения, зостерофилловые населяли постоянно влажные биотопы. Все виды зостерофиллумов были гидатофитами, чему соответствует отсутствие (вероятно, вторичное) у них устьиц на ризоидах и теломов. Остальные зостерофилловые были скорее всего гело- и гигрофитами.

Включение класса Zosterophyllopsida в отдел Lycopodiophyta не вызывает сомнений, но родственные связи их с другими Tracheophyta не ясны. Теломная организация и строение спорангиев, казалось бы, четко указывают на близкое родство зостерофилловых с Cooksoniaceae и *Nothia*¹. Легко представить, как в ряду Cooksoniaceae → *Nothia* → *Sawdonia* → остальные Zosterophyllopsida исходное терминальное положение спорангия путем усиления анизотомии преобразовалось в латеральное, а спорангиеносная веточка редуцировалась в первоначально васкуляризованную (у содонии), а затем и лишённую проводящей системы ножку спорангия. Однако *Nothia* жила одновременно с типичными зостерофилловыми и очень сильно отличалась от них строением водопроводящих элементов. Поэтому она не могла быть связующим звеном между Cooksoniaceae и Zosterophyllopsida. Для куксониевых характерны центрархная протоксилема и более продвинутый тип трахеид, чем у зостерофилловых. Обе особенности делают весьма проблематичным мнение о возможном происхождении Zosterophyllopsida от Cooksoniaceae.

Среди зостерофилловых есть формы с энациями на теломов, что наводит на мысль о происхождении от них остальных, побеговых Lycopodiophyta. Однако самые древние известные побеговые плауновидные с хорошо развитыми

¹ *Nothia* часто включают в класс Zosterophyllopsida.

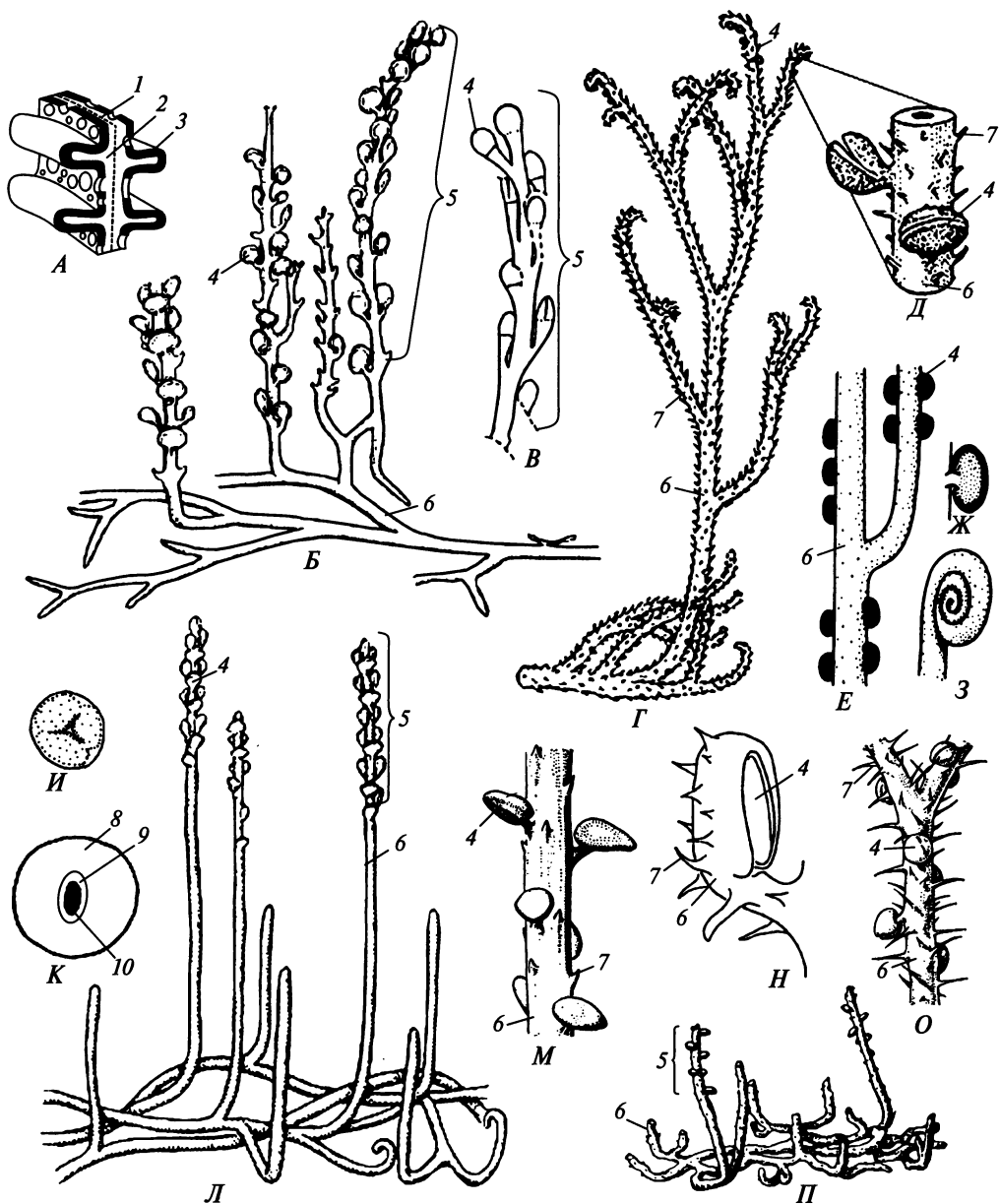


Рис. 95. Zosterophyllopsida:

А — строение стенки трахеиды; Б, Л — варианты реконструкции внешнего вида *Zosterophyllum* sp.; В — стробил *Hicklingia edwardii*; Г — реконструкция внешнего вида *Sawdonia* sp.; Д — деталь теломы *S. acanthotheca*; Е — деталь теломы *Oricilla bilinearis*; Ж — продольный срез спорангия *O. bilinearis*; З — верхушка теломы *O. bilinearis*; И — спора *Sawdonia acanthotheca* с проксимального полюса; К — поперечный срез теломы *Zosterophyllum* sp.; М — участок теломы *Kaulangiophyton akantha*; Н — верхушка теломы *Ensivalia deblondii*; О — участок теломы *Sawdonia ornata*; П — реконструкция внешнего вида *Kaulangiophyton akantha*; 1 — межклеточная пластинка; 2 — нелигнифицированный слой стенки; 3 — лигнифицированный слой стенки; 4 — спорангий; 5 — стробил; 6 — телом; 7 — энаций; 8 — кортекс; 9 — флоэма; 10 — ксилема

васкуляризованными листьями (см. ниже) существовали одновременно с теломными *Zosterophylloids* и потому едва ли были потомками этого класса. Скорее всего *Zosterophylloids* — особая, не получившая развития эволюционная линия древних плауновидных.

3.3.2. *Classis Lycopodiopsida* — класс плауновые

Класс, известный с нижнего девона, включает растения (рис. 96—98) с побегами и (за исключением наиболее примитивных форм) *апицигенными* придаточными корнями. Листья *без лигулы* и снабжаются *одиночными* проводящими пучками. Плауновидным свойственны *множественные* инициали апикальной меристемы побега и корня (рис. 99, А, Д) и *апикальное ветвление* побегов и корней. Анатомически стебли и корни сходны (см. рис. 99, Г, Е). У всех представителей имеется протостела в форме актино- или плектостелы с экзархной или мезархной протоксилемой, причем актиностела и плектостела могут преобразовываться друг в друга на протяжении одного органа соответственно изменению диаметра его стелы (см. рис. 99, С—Х). Ксилема сложена кольчатыми, спиральными и пористыми (лестничными и точечными) трахеидами. У девонских представителей были трахеиды П-типа, более продвинутые, чем трахеиды зостерофилловых. Для этих трахеид характерно отложение вторичной стенки только в местах утолщений, причем ширина утолщения увеличивалась от места контакта с первичной стенкой внутри клетки. Поэтому край вторичной стенки нависал над свободным участком первичной стенки, представляя собой окаймление. Лигнифицировался только поверхностный слой вторичной стенки, а ее глубинная часть оставалась нелигнифицированной. Более поздним, в том числе и современным, плауновым присущи трахеиды современного типа с полностью лигнифицированной вторичной стенкой. Однако и у некоторых современных форм в ходе морфогенеза трахеиды проходят стадию, на которой их вторичные стенки устроены примерно так же, как у трахеид П-типа. Это можно рассматривать как проявление *рекапитуляции*, сохраняющейся в течение 400 млн лет.

Спорангии многих представителей имеют короткую колонку. В пределах класса возникали *спорофиллы* с одиночными спорангиями на *адаксиальной* поверхности. Все плауновые — гомоспоровые растения. Гаметофиты известны только у современных представителей.

В классе обычно выделяют два порядка: включающий большинство девонских форм порядок *Drepanophycáles* (дрепанофикусовые) и порядок *Lycopodiáles* (плауновые), к которому относят верхнедевонский *Lycopodites* и разнообразные более поздние плауновые, в том числе 200—500 современных видов из 2—5 родов. Однако четко разграничить эти порядки не удается.

Ordo Drepanophycáles — порядок дрепанофикусовые

Asteroxylon (астероксилон, семейство *Asteroxylaceae*), известный с верхнего нижнего девона по верхний девон включительно, вероятно, имел плагиотропные стелющиеся по субстрату ветвящиеся ризоиды, от которых отрастали ортотропные дихоподially нарастающие побеги до 30 см высотой (см. рис.

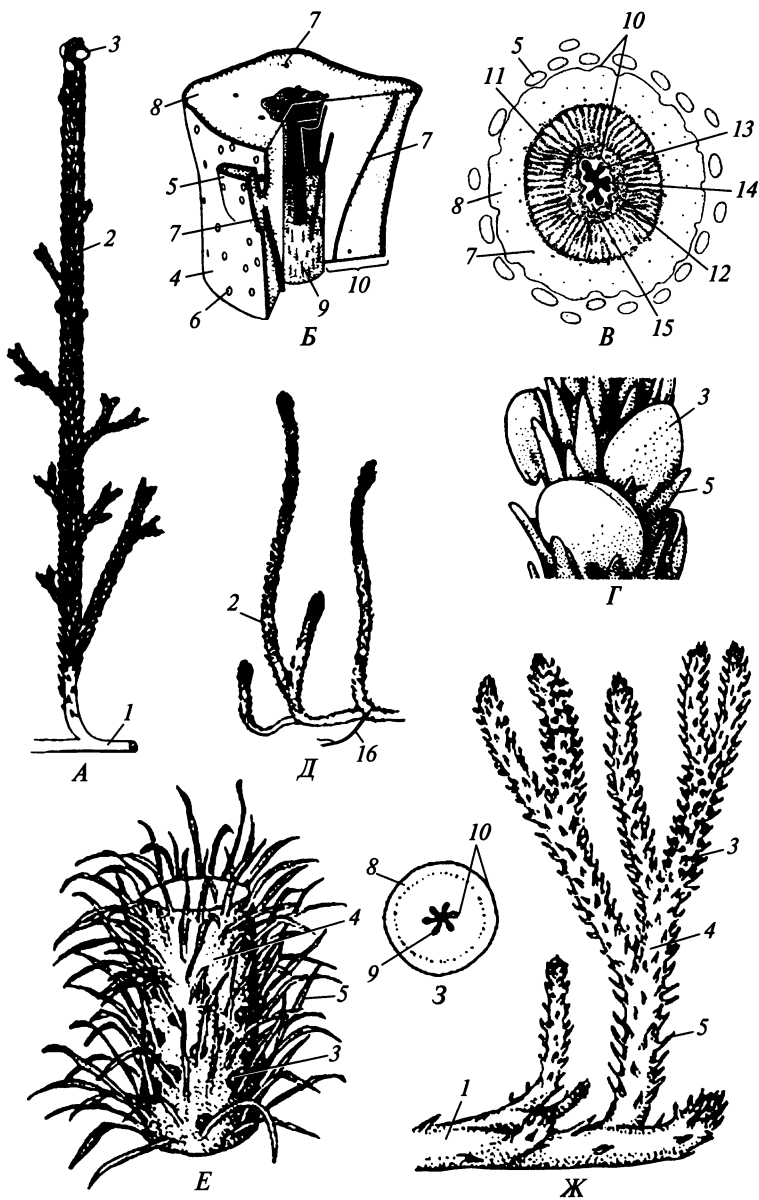


Рис. 96. Drepanophycales:

A — Г — Asteroxylon mackiei (*A* — реконструкция внешнего вида; *B* — блок-диаграмма анатомического строения побега; *B* — анатомия стебля; *Г* — спороносная зона побега); *Д, E — Barragwanathia longifolia* (*Д* — гипотетическая реконструкция внешнего вида; *E* — участок побега); *Ж, З — Drepanophycus spinaeformis* (*Ж* — реконструкция внешнего вида; *З* — анатомия стебля); 1 — ризоид; 2 — побег; 3 — спорангий; 4 — стебель; 5 — лист; 6 — устье; 7 — листовая след; 8 — хлоренхима; 9 — стела; 10 — кортекс; 11 — аэренхима; 12 — кортикальная паренхима; 13 — протоксилема; 14 — метаксилема; 15 — флоэма; 16 — корень (наличие корней гипотетично)

96, А). Согласно более ранним реконструкциям, от плагиотропных ризоидов ответвлялись более тонкие дихотомирующие ветви, проявлявшие слабый геотропизм. В них видели прообраз придаточных корней. Однако последующие исследования заставили усомниться в реальности дифференциации ризоидов астероксилон на плагиотропные «корневища» и слабогеотропные «корнеподобные» ветви. Ризоиды не выявлены, но в тканях ризоидов найдены грибные гифы, что, вероятно, указывает на симбиоз астероксилон с грибами.

Листья ранних видов напоминали простые эмергенцы. В эволюции рода они становились все более листовидными.

В эпидерме стебля были развиты столь же многочисленные устьица, что и в эпидерме листьев (см. рис. 96, Б). Это означает, что стебель играл существенную роль в фотосинтезе растения. Основной объем осевых органов занимал толстый кортекс, дифференцированный на три зоны (см. рис. 96, В). В наружной зоне в ризоидах находилась паренхима, а в стеблях, вероятно, хлоренхима. Среднюю зону кортекса занимала аэренхима с крупными воздухоносными полостями. Внутренняя зона кортекса была представлена довольно плотной паренхимой. В осевых органах развивалась актиностела с мезархной или экзархной протоксилемой, в стебле от стелы, против ее ксилемных ребер, отходили одиночные пучки листовых следов, слепо оканчивавшихся в узлах и не проникавших в листья (см. рис. 96, Б).

На побегах формировались фертильные зоны, в которых *на стеблях над листьями* на коротких ножках располагались эллипсоидальные спорангии, ориентированные поперек стебля (см. рис. 96, Г).

Листья астероксилон могли бы стать хорошей иллюстрацией гипотезы энационного происхождения листьев, поскольку в структурном отношении как раз «заполняют брешь» между невакуляризованными эмергенцами более примитивной содонии и типичными листьями более продвинутых плауновидных, имеющих жилку, доходящую до кончика листа. Однако уже из низов нижнего девона известны представители семейства *Drepanophycaceae* (дрепанофикусовых) — *Barragwanathia* (баррагванатия) и чуть позднее *Drepanophycus* (дрепанофикус) с полностью вакуляризованными листьями.

Просуществовавшие почти весь девон дрепанофикусы (см. рис. 96, Ж, З) обликом напоминали астероксилон, но были несколько крупнее (до полуметра в высоту), а побеги их ветвились изотомически. Листья у наиболее примитивных форм были цилиндрическими, у более продвинутых — уплощенными. Спорангии, подобные спорангиям астероксилон, располагались в фертильных зонах побега по одному в пазухах листьев или на адаксиальной поверхности спорофиллов, в остальном не отличавшихся от трофофиллов.

Нижнедевонские баррагванатии¹ (см. рис. 96, Д, Е) сохранились в виде фрагментов побегов, так что реконструировать облик всего растения достоверно не удастся. Судя по диаметру побегов (до 6,5 см), это могли быть растения высотой в несколько метров. Толстые линейные листья достигали длины 4 см при ширине 1 мм. Почковидные спорангии располагались по одному в пазухах листьев фертильной зоны побега.

¹ Возможно, что самые древние остатки происходят из верхнего силура.



Рис. 97. Lycopodiales:

A—Г — *Huperzia saururus* (*A* — внешний вид, *Б* — спорофилл с адаксиальной стороны, *В* — спорофилл сбоку, *Г* — верхушка побега, увеличено); *Д* — выводковые почки на побеге *H. selago*; *Е—К* — *Lycopodiella cernua* (*Е* — стробил, *Ж* — внешний вид, *З* — спорофилл сбоку, *И* — верхушка побега, увеличено, *К* — спорофилл с адаксиальной стороны); *Л—П* — *Urostachys strictus* (*Л* — внешний вид, *М* — стробил, *Н* — верхушка побега, увеличено, *О* — спорофилл сбоку, *П* — спорофилл с адаксиальной стороны); *Р, С* — *Lycopodium clavatum* (*Р* — внешний вид, *С* — спорофилл с адаксиальной стороны); *Т* — поперечный срез стебля *L. pityoides*; *1* — корень; *2* — побег; *3* — трохофилл; *4* — спорофилл; *5* — спорангий; *6* — стробил; *7* — абаксиальный вырост спорофилла; *8* — основание спорофилла; *9* — стела; *10* — кортекс; *11* — перерезанный корень; *12* — выводковая почка

Дрепанофикусовые были болотными или околотовидными растениями, а астероксилонеры скорее всего представляли собой гелофиты, на что указывает мощно развитая у них аэренхима.

По строению листьев и особенностям расположения спорангиев Дрепанопхисеае эволюционно более продвинуты, чем появившийся в более поздних отложениях *Asteroxylon*. Возможно, что *Asteroxylon* представлял собой реликтовую форму, по каким-то причинам резко увеличившую численность к концу нижнего девона и потому попавшую в «палеонтологическую летопись». Менее вероятна альтернативная оценка: *Asteroxylon* — результат редукционной, регрессивной эволюции дрепанопхисеаевых. В любом случае самые древние известные представители Дрепанопхисеаевых имели типичные побеги и даже спорофиллы, в чем проявлялась их значительно более высокая организация, чем организация современных им *Zosterophylloids*. Поэтому порядок Дрепанопхисеаевых не может быть потомком известных нам зостерофилловых. Дрепанопхисеаевые, вероятно, были прямыми предками Lycopodiales.

***Ordo Lycopodiales* — порядок плауновые**

Современные плауновые — разнообразные первично гоморизные наземные или эпифитные, главным образом многолетние травянистые растения с дихотомически или дихоподиально нарастающими побегами. Большинство наземных видов — ползучие травы, не превышающие в высоту 30 см, хотя длина побеговых систем может быть более 10 м. Одни из них (*Huperzia* — баранец) имеют однотипные ортотропные, но полегающие побеги, у других (*Lycopodium* — плаун) наряду с ортотропными есть плагиотропные побеги (рис. 97, *А, Л, Р*). Плагиотропные побеги некоторых видов (*Diphasiastrum*) менее густо олиствены, чем ортотропные, и вполне могут быть названы эпигеогенными корневищами (рис. 98, *Н*). Растения немногих видов растут ортотропно, опираясь ветвями на соседние растения (*Lycopodiella cernua*) (см. рис. 97, *Ж*). Они могут вырастать в высоту до 1,5 м. Длинные, до 10 м длиной дихоподии свойственны лианам (*Pseudodiphasium volubile*) (рис. 98, *Ж*). У эпифитов (см. рис. 98, *А, П*) свисающие ветви бывают до 0,5 м длиной. *Phylloglossum drummondii* (филлоглоссум Драммонда) — вегетативный однолетник с покрытым ризоидами клубневидным протокормом, от верхней части которого отходит пучок листьев и несколько придаточных корней (рис. 98, *Л*). Ежегодно образуется новый протокорм, а старый отмирает.



Рис. 98. Lycopodiales:

A—Г — *Huperzia linifolia* (*A* — внешний вид, *B* — вегетативная зона побега, *B* — фертильная зона побега, *Г* — спорофилл с адаксиальной стороны); *Д—К* — *Pseudodiphasium volubile* (*Д* — спорофилл с абаксиальной стороны, *Е* — спорофилл сбоку, *Ж* — внешний вид растения, *З* — верхушка побега, увеличено, *И* — стробил, *К* — спорофилл с адаксиальной стороны); *Л, М* — *Phylloglossum drummondii* (*Л* — внешний вид, *М* — спорофилл с адаксиальной стороны); *Н, О* — *Diphasiastrum complanatum* (*Н* — внешний вид, *О* — веточка, увеличено); *П—У* — *Phlegmariurus phlegmaria* (*П* — внешний вид, *Р* — стробил, *С* — спорофилл с адаксиальной стороны, *Т* — трофофилл, *У* — спорофилл с абаксиальной стороны); *1* — корень; *2* — побег; *3* — ветвь растения-опоры; *4* — трофофилл; *5* — спорангий; *6* — спорофилл; *7* — абаксиальный вырост спорофилла; *8* — основание спорофилла; *9* — стробил; *10* — протокорм; *11* — новый развивающийся протокорм; *12* — столон

Апицигенные придаточные корни на плагитропных побегах сразу врастают в субстрат. Корни, возникающие на ортотропных побегах, вначале растут базипетально в кортексе стебля (см. рис. 97, *Т*) и лишь в области его контакта с субстратом прорастают наружу и выглядят как пучок корней в основании побега (см. рис. 97, *А, Ж, Л* и 98, *А, П*). Корень ветвится изо- или анизотомически, причем при каждом разветвлении диаметр дочерних корней все более уменьшается. Поэтому ветвление корней ограничено 5—6 порядками. Поврежденные корни регенерировать не могут. Анатомо-гистологическое строение корней плауновых сходно со строением их стеблей (рис. 99, *Г* и *Е*) и сильно отличается от строения корней у представителей Pterydophyta и Spermatorphyta. Под ризодермой корней плауновых находится многослойная одревесневшая ткань, центрипетально постепенно переходящая в паренхиму. Внутренняя зона кортекса представлена многослойной склерифицированной тканью. Эндодерма не выражена. Внутри от склерифицированной ткани располагается несколько слоев паренхимных клеток, которые, по-видимому, соответствуют перициклу. Строение стелы меняется в зависимости от диаметра корня. В наиболее толстых корнях это плектостела, в более тонких — актиностела (см. рис. 99, *Б, В*). Протоксилема экзархная. Апицигенное заложение корней и их внутреннее строение указывают на то, что плауновые выработали корни независимо от папоротниковидных и семенных растений и что их корни, следовательно, не гомологичны корням этих растений.

Анатомия стебля различается у разных родов и групп видов, а также у стеблей одного растения, имеющих разный диаметр (см. рис. 99, *Е—Р, С—Х*). Кортекс бывает целиком паренхимным, но значительно чаще в нем наряду с паренхимой развита склеренхима, занимающая его внутреннюю или и внутреннюю, и самую наружную зоны. У ряда видов кортикальная паренхима очень рыхлая и по строению приближается к азренхиме. Преобладающий тип стелы — плектостела, хотя в более тонких ветвях она часто переходит в актиностелу. У немногих представителей и в наиболее толстых ветвях развита актиностела. Протоксилема экзархная. В стебле филлоглоссума дифференцируется медуллированная актиностела (см. рис. 99, *Э—Я*) с мезархной протоксилемой.

Длина листьев бывает от 0,7 мм (*Lycopodium vestitum*) до 3 см (*Phylloglossum drummondii*). Листья обычно очередные, но у *Diphasiastrum* супротивные и триморфные (см. рис. 98, *О*): так называемые брюшные и спинные листья, располагающиеся на противоположащих ортостихах, мельче и отличаются формой от боковых листьев двух соседних с ними ортостих. Листья всех плауновых про-

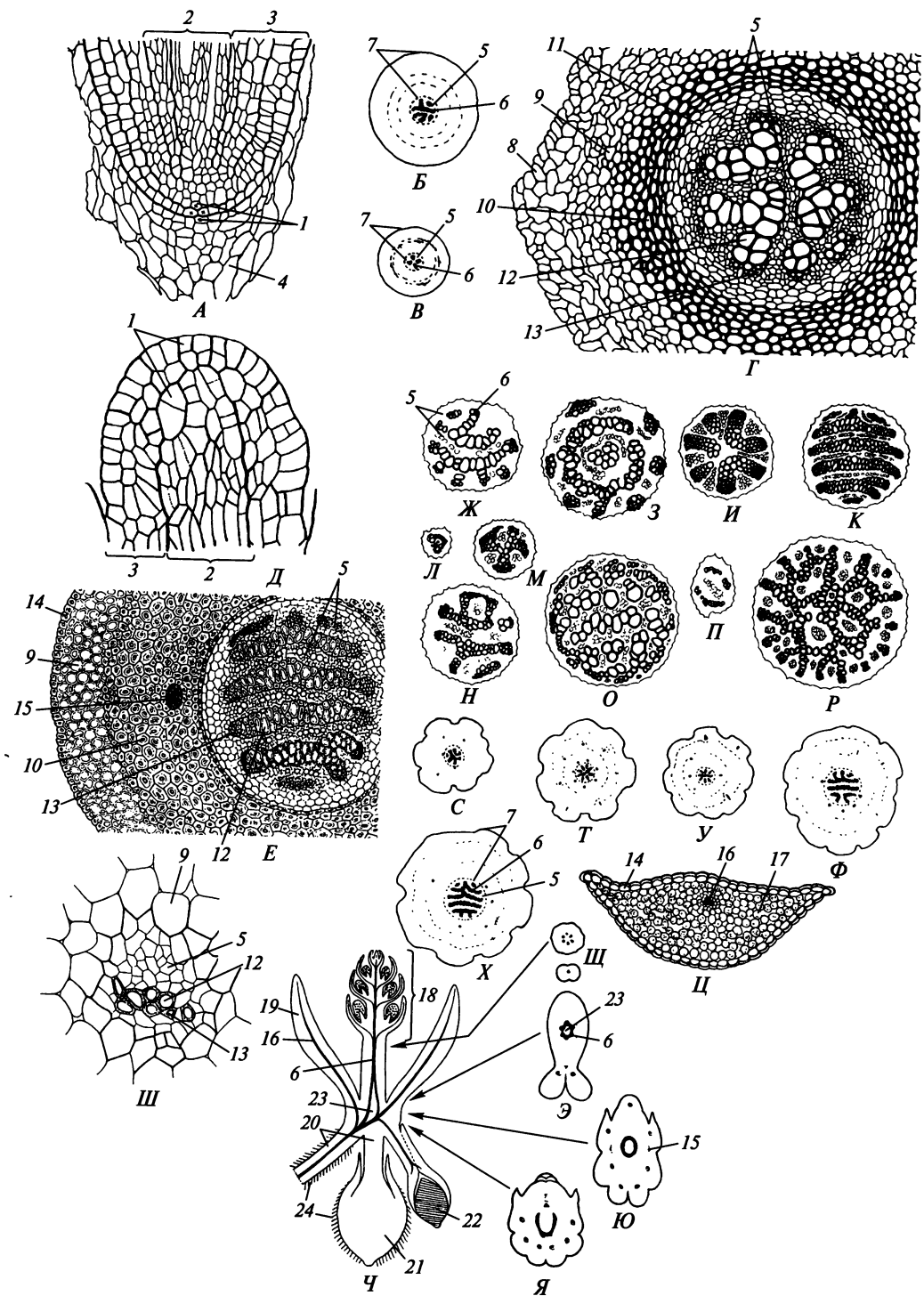


Рис. 99. Lycopodiales. Анатомическое строение вегетативных органов:

A — продольный срез апекса корня *Lycopodium clavatum*; *B, B* — изменение строения стелы корня *L. clavatum* в зависимости от его диаметра; *Г* — поперечный срез корня *Lycopodium* sp.; *Д* — продольный срез апекса побега *Diphasiastrum complanatum*; *Е* — поперечный срез стебля *D. complanatum*; *Ж—P* — разнообразие стел стебля (*Ж* — *Phlegmariurus phlegmaria*, *З* — *Lycopodium billardiéri*, *И* — *L. annótinum*, *К* — *Diphasiastrum complanatum*, *Л* — *Huperzia verticilláta*, *М* — *Lycopodium varium*, ось стробила, *Н* — *H. holstii*, *О* — *Lycopodiella cernua*, *П* — *L. varium*, стебель, *Р* — *Phlegmariurus squarrosus*); *С—X* — изменение строения стелы стебля *Lycopodium clavatum* с зависимости от его диаметра; *Ц* — поперечный срез листа *Diphasiastrum complanatum*; *Ч, Ш—Я* — проводящая система *Phylloglossum drummondii* на продольном и поперечных срезах стебля; *Ш* — стела корня *Ph. drummondii*; *1* — инициальные клетки; *2* — дифференцирующаяся стела; *3* — дифференцирующийся кортекс; *4* — корневой чехлик; *5* — флоэма; *6* — ксилема; *7* — кортекс; *8* — ризодерма; *9* — кортикальная паренхима; *10* — склеренхима; *11* — внутренняя кортикальная (?перичиклическая) паренхима; *12* — метаксилема; *13* — протоксилема; *14* — эпидерма; *15* — пучок листового следа; *16* — проводящий пучок; *17* — хлоренхима; *18* — стробил; *19* — лист; *20* — столон; *21* — старый протокорм; *22* — новый протокорм; *23* — сердцевина; *24* — ризоид

←

стые, цельные, цельнокрайние или мелкозубчатые по краю, с одной жилкой, доходящей до кончика листа, амфистомные. Мезофилл представлен гомогенной хлоренхимой (см. рис. 99, *Ц*).

Растения большинства видов способны партикулировать с образованием клонов. У некоторых форм *Huperzia* время от времени на побеге образуются карликовые дочерние веточки (их называют выводковыми почками), служащие вегетативными диаспорами¹ (см. рис. 97, *Д*). Филлоглоссум размножается вегетативно протокормами и обломившимися листьями.

У некоторых видов спорангии пазушные, но подавляющее большинство плауновых имеет спорофиллы (см. рис. 97, 98), у *Lycopodiella* сходные с трофофиллами, у остальных в большей или меньшей степени отличающиеся от трофофиллов. У некоторых видов (*Lycopodium clavatum* и др.) на абаксиальной стороне спорофилла образуется вырост, прикрывающий спорангии нижележащих спорофиллов. У *Huperzia*, как и у дрепанофикусовых, на побеге образуются спороносные зоны (см. рис. 97, *A—Г*; 98, *A—Г*), остальные плауновые имеют терминальные стробилы, у *Phlegmariurus* ветвящиеся (см. рис. 98, *П—У*). Длина стробила у разных видов от 0,5 до 40 см.

Спорангий развивается из 2—5 протодермальных клеток, в ходе многократных делений которых образуются многослойная стенка и массивный археспорий (рис. 100, *A—Д*). В результате делений клеток под археспорием возникает короткая «колонка». Из внешних клеток археспория дифференцируется однослойный тапетум, клетки которого выделяют питательные вещества для развивающихся спорозитов и спор.

Споры разных видов различаются скульптурой поверхности экзоспория (см. рис. 100, *Е—З*). Они мелкие (~30 мкм), трилетные. У одних видов высеявшиеся споры имеют хорошо развитые хлоропласты и прорастают в течение нескольких недель на поверхности субстрата, а у других — через 3—8 лет в темноте. За это время они пассивно перемещаются с просачивающейся дождевой и талой водой, а также вследствие засыпания опадом и роющей деятельности

¹ Эти веточки часто ошибочно считают пазушными.

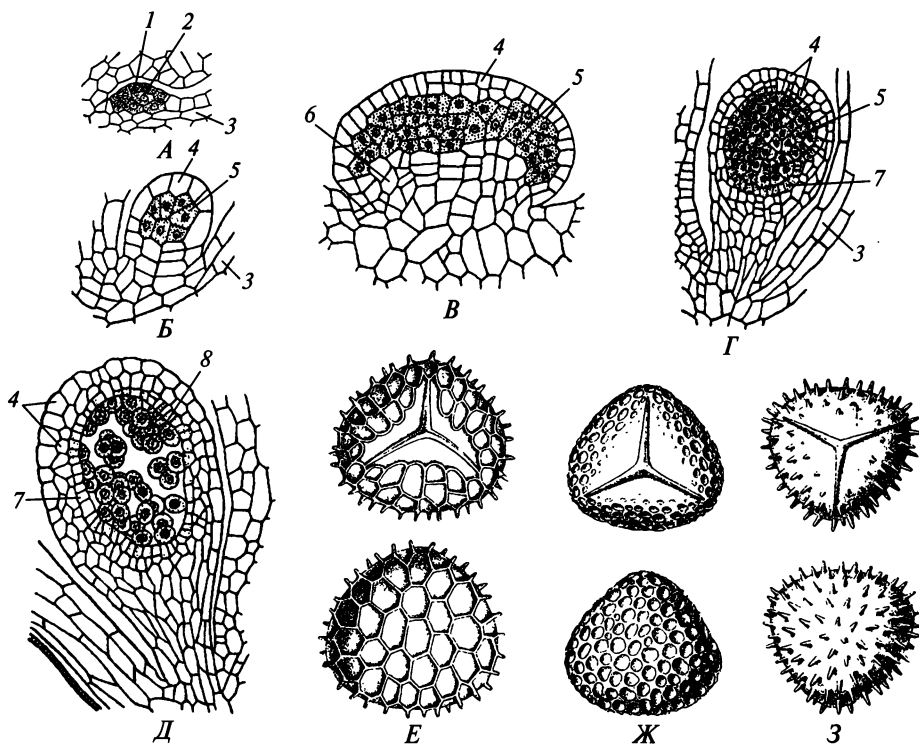


Рис. 100. Lycopodiales. Спорангии и споры:

A—D — развитие эвспорангия, срезы в медианной (*A, Б, Г, Д*) и трансверсальной (*В*) плоскостях; *E—З* — споры *Lycopodium clavatum*, *Phlegmariurus phyllanthus* и *L. deuterodensum* (вверху — с проксимального полюса, внизу — с дистального); 1 — инициали стенки спорангия; 2 — инициали археспория; 3 — мезофилл спорофилла; 4 — стенка спорангия; 5 — археспорий; 6 — формирующаяся «колонка»; 7 — тапетум; 8 — спороциты

животных в глубь субстрата. Гаметофиты большинства видов развиваются только в симбиозе с грибами (рис. 101, *Б, В, Д, И, К*). При наземном прорастании спор образуются пластинчатые многослойные гаметофиты длиной 2—3 мм, способные фотосинтезировать. Такие гаметофиты обычно односезонные. У некоторых видов они могут вегетативно размножаться выводковыми почками.

Из спор, прорастающих в глубине субстрата, формируются веретеновидные, цилиндрические или кубаревидные гаметофиты, у ряда видов достигающие 2 см в длину. Гаметофиты одних видов — целиком погруженные в почву микотрофные голопаразиты. Гаметофиты других видов — полупаразиты, которые верхней частью выступают над субстратом. Выступающая часть становится лопастной, зеленеет и фотосинтезирует (см. рис. 101, *Г*). Подземные гаметофиты живут до 15 лет, а возможно и дольше, причем становятся половозрелыми поздно — к 6 годам. Нижняя часть гаметофита покрыта ризоидами, верхняя часть несет гаметангии.

Гаметофиты (см. рис. 101, *Г—И*) обоеполые, но полупогруженные в ткань гаметофита антеридии развиваются раньше архегониев, что благоприятствует перекрестному оплодотворению. Развитие антеридия (см. рис. 101, *К*) начинается с *периклинального* деления эпидермальной клетки. Зрелый антеридий

вскрывается посредством разрушения особой *оперкулярной* клетки в стенке. Сперматозоиды маложгутиковые (до 20) у *Phylloglossum* и двужгутиковые у остальных представителей порядка (см. рис. 101, *Л*). Половой процесс происходит в присутствии воды, в которой сперматозоиды плывут к вскрывшимся архегониям. Наземные гаметофиты имеют архегонии с короткими шейками, а подземные — с длинными. Архегонии созревают поочередно (см. рис. 101, *М*). Зрелый архегоний вскрывается благодаря расхождению четырех концевых клеток шейки. После оплодотворения яйцеклетки в одном из архегониев развитие других архегониев прекращается и на гаметофите формируется единственный спорофит (см. рис. 101, *И, У*).

В ходе нескольких делений, следующих за образованием зиготы, возникают 3 яруса клеток, из которых формируются соответственно обращенный к шейке архегония подвесок, ножка, выполняющая гаусториальную функцию, и апикальная часть зародыша (см. рис. 101, *Н—П*).

У зародышей, развивающихся на подземных гаметофитах, образуется крупная ножка, в многоклеточном массиве апикальной части формируются области дифференциации первого листа и апекса побега (рис. 101, *Р, С*). Сбоку от области первого листа на границе между ножкой и апикальной частью зародыша закладывается первый корень (см. рис. 101, *Р*) (по традиции его считают придаточным, хотя в отличие от последующих апицигенных корней он возникает *экзогенно*).

У зародышей, развивающихся на наземных гаметофитах, суспензор и ножка небольшие, а апикальная часть зародыша разрастается в протокорм (см. рис. 101, *Т*). На его нижней стороне образуются ризоиды, а на верхней — пучок неваскуляризованных листьев — *протофиллов*. Между протофиллами возникает апекс побега (см. рис. 101, *У*), но детали этого процесса не изучены.

У *Phylloglossum* апикальная часть зародыша также разрастается в протокорм, а из клеток среднего яруса вырастают довольно крупная ножка и лист.

Разнообразие эмбриогенеза плауновых отражает эволюционное усиление микотрофности их зародыша. Исходный тип эмбриогенеза сохранился у видов с подземными гаметофитами, где зародыш развивает побег непосредственно из апикального яруса своих клеток. Протокорм — особый орган для симбиоза с грибом. Поэтому образование из апикального яруса клеток зародыша протокорма вместо побега представляет собой *ценогенез*, т. е. зародышевое приспособление (в данной случае к микотрофии). Изменение проспективного значения клеток апикального яруса привело к тому, что они перестали давать начало апексу побега, а область дифференциации первого листа сместилась в зону производных среднего яруса клеток, как это свойственно филлоглоссуму. Завершающим этапом ценогенетической эволюции стала полная утрата зародышем способности образовывать апекс побега и листья, которые стали возникать значительно позднее в результате дифференциации определенных частей протокорма, как это свойственно плауновым с наземными гаметофитами.

Эволюционные преобразования зародышей плауновых происходили независимо от эволюционных изменений взрослых растений. Различия взрослых особей разных видов не коррелируют с различиями их зародышей.

Современные представители *Lusopodiopsida* распространены от дождевых тропических лесов до тундры и высокогорий. Отдельные их виды местами встречаются массово и представляют собой характерные растения ряда типов

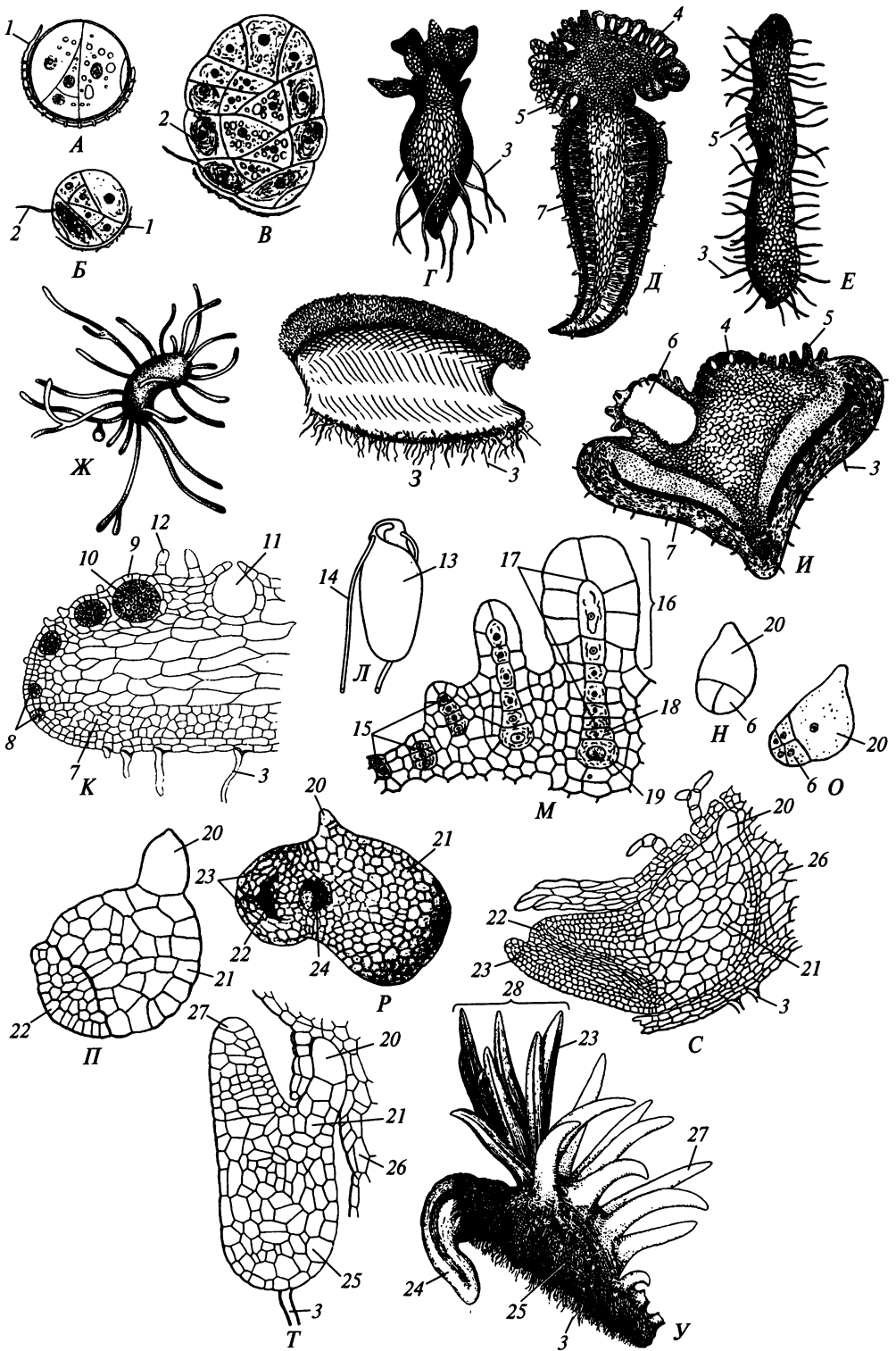


Рис. 101. Lycopodiales. Развитие гаметофита и половое воспроизведение:

A—B — прорастание споры и инфицирование проростка *Lycopodium clavatum* грибом; *Г* — внешний вид гаметофита сепиум-типа; *Д* — продольный срез гаметофита complanatum-типа; *Е* — внешний вид гаметофита selago-типа; *Ж* — внешний вид гаметофита phlegmaria-типа; *З* — внешний вид гаметофита *Phylloglossum drummondii*; *И* — продольный срез гаметофита clavatum-типа; *К* — развитие антеридиев *Huperzia selago*; *Л* — внешний вид сперматозоида *Lycopodiella cernua*; *М* — развитие архегониев *L. clavatum*; *Н—П* — сагиттальные срезы зародышей *Lycopodium* sp. на разных стадиях, развивающихся на подземном гаметофите; *Р* — внешний вид зародыша *Diphasiastrum complanatum*, развивающегося на подземном гаметофите; *С* — сагиттальный срез зародыша *Huperzia selago*, развивающегося на подземном гаметофите; *Т* — сагиттальный срез зародыша *Lycopodiella cernua*, развивающегося на наземном гаметофите; *У* — проросток *L. ramulosa*; *1* — экзоспорий; *2* — грибные гифы; *3* — ризоид; *4* — антеридий; *5* — архегоний; *6* — зародыш; *7* — паренхима гаметофита, заселенная симбиотическим грибом; *8* — зачатки антеридиев; *9* — стенка антеридия; *10* — сперматоциты; *11* — вскрывшийся пустой антеридий; *12* — парафиза; *13* — ядро; *14* — жгутик; *15* — зачатки архегониев; *16* — шейка архегония; *17* — шейковые канальцевые клетки; *18* — брюшная канальцевая клетка; *19* — яйцеклетка; *20* — суспензор (подвесок); *21* — ножка; *22* — апекс побега; *23* — лист; *24* — первый корень; *25* — протокорм; *26* — паренхима гаметофита; *27* — протофилл; *28* — побег

фитоценозов, но никогда не играют существенной ценотической роли. Это гигро- и мезофиты, как правило, реализующие жизненную стратегию пациентов. Филлоглоссум Драммонда реализует стратегию эксплорента. Все плауновые плохо переносят антропогенное влияние и во многих местах требуются специальные меры охраны. Экономического значения в настоящее время они не имеют. Все виды в большей или меньшей степени ядовиты для человека.

3.3.3. Группа лигульных плауновидных

В группу входят разнообразные побеговые растения, на *адаксиальной* стороне листьев которых имеется *ямка*, со дна которой отрастает пленчатая *лигула* (рис. 102, *Г*, *З*; см. рис. 104, *К*). От проводящего пучка жилки к ней подходит тяж трахеид. Лигуле принято приписывать функцию рекреции воды или секреции, но на самом деле ее роль не известна. Возможно, что у современных форм она уже утратила свою функцию и сохраняется как атавизм. У большинства представителей группы есть особые вегетативные органы — *ризофоры*, которые возникли, по-видимому, независимо в разных таксонах. На ризофорах образуются апицигенные придаточные корни. Большинству лигульных плауновидных свойственны гетероспория и сильно редуцированные *эндоспориические*, т. е. развивающиеся в оболочке споры, раздельнополюе гаметофиты. Микро- и мегаспоры формируются в *разных* спорангиях.

Ordo Protolapidodendrées, i. s. — порядок протолепидодендроновые

Порядок существовал в нижнем девоне — самом начале нижнего карбона. Его представители (см. рис. 102), вероятно, были стелющимися растениями с дихотомирующими лежащими побегами. Ветвление побегов могло быть апикальным. Корни протолепидодендроновых не известны. В стебле находилась актиностела с экзархной или мезархной протоксилемой (см. рис. 102,

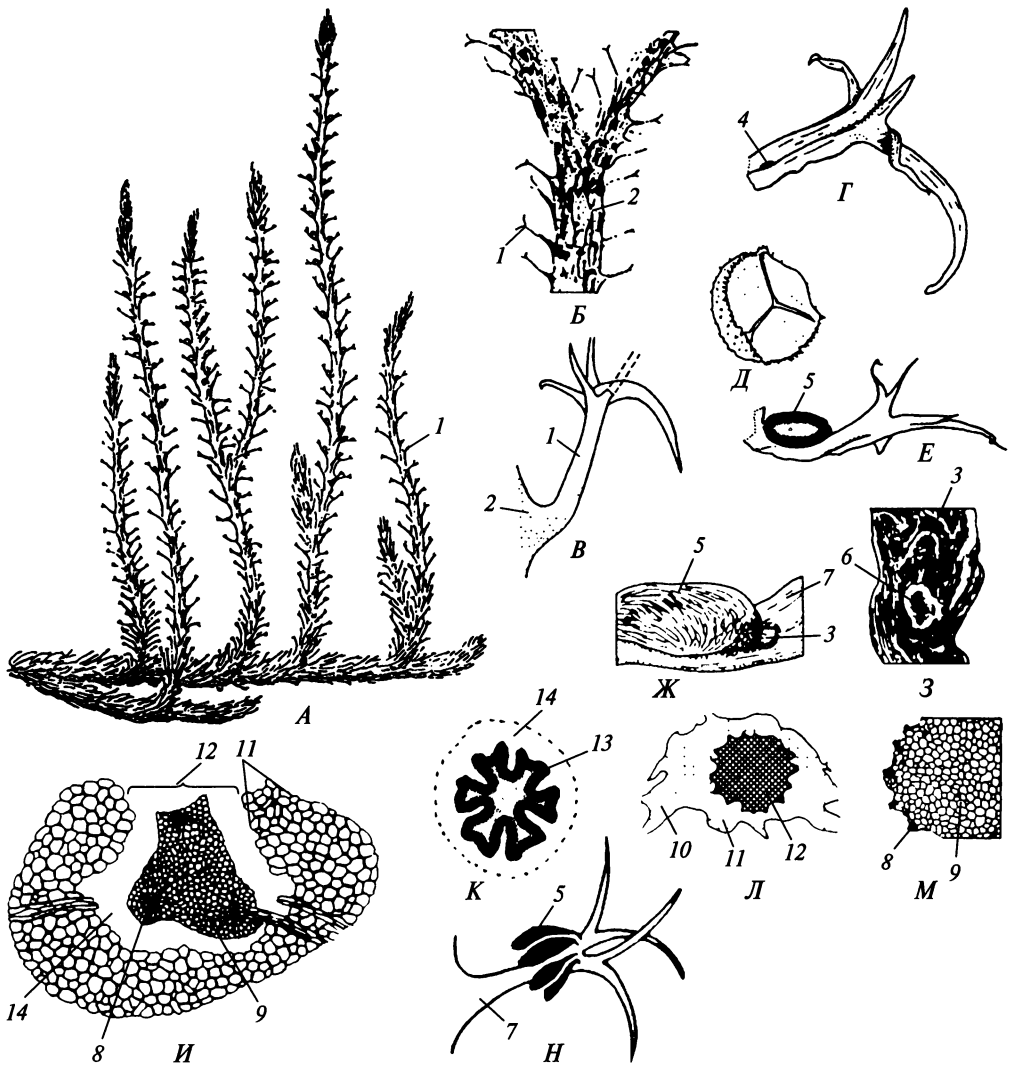


Рис. 102. Protolpidodendroides:

A — реконструкция внешнего вида *Protolpidodendron scharianum*; *Б* — участок побега *Leclercqia complexa*; *В* — трофофилл *Protolpidodendron scharianum*; *Г* — трофофилл *L. complexa*; *Д* — спора *L. complexa* с проксимального полюса; *Е* — спорофилл *L. complexa*; *Ж* — часть спорофилла *L. complexa* со спорангием и лигулой; *З* — участок спорофилла *L. complexa*; *И* — анатомическое строение стебля *P. scharianum*; *К* — анатомическое строение стелы *Colpodoxylon deatsii*; *Л, М* — анатомическое строение стебля и стелы *L. complexa*; *Н* — спорофилл *Estinnophyton wahnbachense*; *1* — трофофилл; *2* — стебель; *3* — лигула; *4* — лигульная ямка; *5* — спорангий; *6* — место прикрепления спорангия; *7* — спорофилл; *8* — протоксилема; *9* — метаксилема; *10* — основание листа; *11* — кортекс; *12* — стела; *13* — ксилема; *14* — предполагаемая флоэма

И—М). Ксилема состояла из лестничных трахеид П-типа. Наиболее древние протолепидодендроновые имели простые листья с 2—5 лопастями на верхушке (рис. 102, *A—Г*), васкуляризованные одним пучком с ответвлениями в каждую лопасть. Поздние представители обладали цельными листьями. Эволю-

ция листа в этом порядке указывает на *теломную природу листьев плауновидных*. Лигула располагалась в основании листа, на его адаксиальной стороне (см. рис. 102, Г).

На побегах протолепидодендроновых формировались фертильные зоны со спорофиллами, мало отличавшимися от трофофиллов (сравните рис. 102, В и Е). У большинства родов одиночные эллипсоидальные спорангии располагались между лигулой и основанием листа (см. рис. 102, Е, Ж). Они были ориентированы вдоль листа и вскрывались продольной щелью. Нижнедевонский *Estinnophyton* (эстиннофитон) имел дваждывильчатые спорофиллы, на адаксиальной стороне каждой первичной лопасти которых располагалась пара веретеновидных спорангиев на длинных ножках (см. рис. 102, Н). Такое строение и расположение спорангиев уникальны во всем отделе Lycopodiophyta. Все известные протолепидодендроновые были гомоспоровыми растениями, образовывавшими трилетные споры с характерной скульптурой экзоспория в виде оторочки по экватору (см. рис. 102, Д). Гаметофиты неизвестны.

Протолепидодендроновые еще недостаточно изучены, их происхождение неясно. Поскольку в этом порядке прослеживается четкая тенденция к упрощению листа и самые примитивные листья были наиболее сложно расчленены, то Protolapidodendrales невозможно «вывести» от Lycopodiopsida (Drepanophycales), все представители которых, включая самые древние, имели цельные линейные листья. Неизвестны и промежуточные формы между протолепидодендроновыми и зостерофилловыми. Protolapidodendrales могли быть предками классов Selaginellopsida и Isoëtopsida (см. далее) или какого-либо одного из них.

Classis Selaginellopsida — класс селлагинелловые

В класс входит известный с нижней перми род *Selaginella* (селлагинелла) и, вероятно, несколько вымерших мезозойских и карбоновых родов. В современной флоре описано около 700 видов селлагинелл. Все они — травянистые растения (рис. 103). Значительное большинство видов — напочвенные, реже эпилитные и эпифитные мелкие травы с плагиотропными побегами, достигающие 15—20 см в длину; длина растений наиболее мелких видов не превышает 5 см, а растения наиболее крупных видов бывают длиной до 3 м. Длина побеговых систем лиан доходит до 20 м. Часть видов представлена наземными и эпилитными травами с анизо- или ортотропными побегами; высота таких растений от 5 до 30 см. Покрываемые мелкими листьями и обильно разветвленные в верхней части побеговые системы ряда видов обликом напоминают вайи (см. рис. 103, А). Побеги ископаемых и некоторых современных видов радиально-симметричные (см. рис. 103, Г), с располагающимися по спирали одинаковыми листьями. У большинства современных видов побеги билатеральные с четырехрядными листьями. В отличие от плауновых с билатеральными побегами у селлагинелл листья одного типа располагаются не на противоположных, а на смежных ортостихах (см. рис. 103, Ж; 105, А). На билатеральных плагиотропных побегах ортостихи мелких листьев всегда оказываются на верхней стороне, а ортостихи крупных листьев — по бокам. Поэтому мелкие листья называют спинными, а крупные — боковыми.

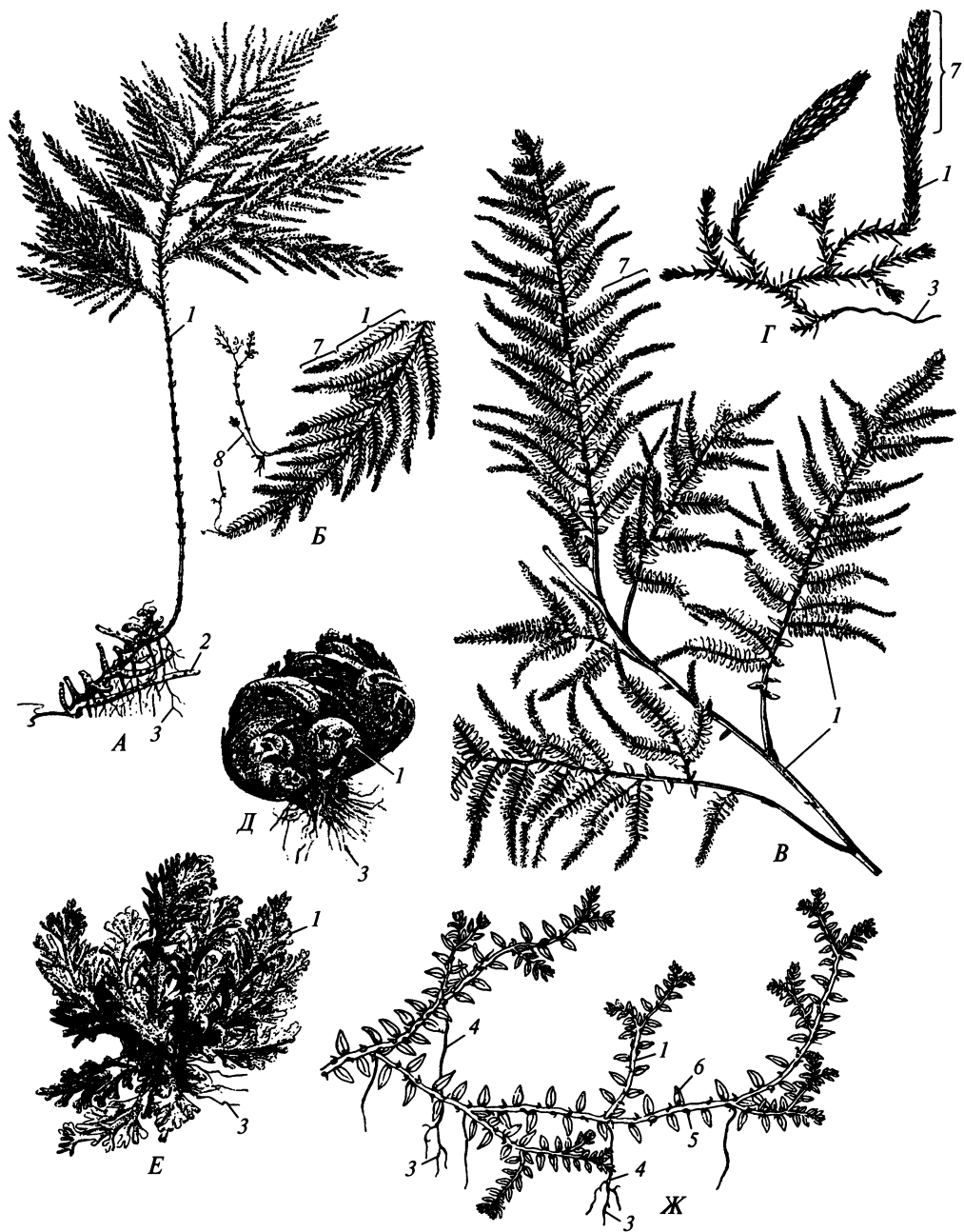


Рис. 103. Selaginellales:

A, B — анизофильная *Selaginella lyalli* с филломорфными (подобными вайе) ветвями (*A* — внешний вид, *B* — деталь ветви с дочерними растениями); *B* — анизофильная лианоидная *S. myosurus*; *Г* — изофильная *S. selaginoides*; *Д, E* — пойкилогидричная анизофильная *S. lepidophylla* (*Д* — в воздушно-сухом состоянии, *E* — в тургесцентном состоянии); *Ж* — анизофильная *S. kraussiana* с плагиотропными побегами; *1* — побег; *2* — корневище; *3* — корень; *4* — ризофор; *5* — дорсальный лист; *6* — вентральный лист; *7* — стробил; *8* — дочерние растения

В апексе побега находится единственная инициальная клетка. Ветвление побега обычно описывают как апикальное анизотомическое или, реже, изотомическое. Однако разделение апикальной клетки на две апикальные клетки дочерних побегов не доказано, и ветвление побега в действительности может быть латеральным. Эпидерма стебля без устьиц. Кортекс плагиотропных побегов паренхимный, а у ортотропных побегов и в ортотропных участках анизотропных побегов он дифференцирован на субэпидермальную склеренхиму и внутреннюю паренхиму (рис. 104, А—Д). В центре стебля чаще всего находится крупная воздухоносная полость, в которой проходит стела, «подвешенная» на *трабекулярных нитях* (производных эндодермы) к кортексу. Стела может быть гапlostелой (обычно уплощенной), плектостелой или полистелой из нескольких меристел, анастомозирующих с области развилки побега (см. рис. 104, Е). Протоксилема занимает экзархное или, редко, центрархное (см. рис. 104, Б) положение и состоит из кольчатых и спиральных трахеид. Трахеиды метаксилемы лестничные и точечные. Все трахеиды современного типа. Кроме того, в метаксилеме некоторых видов могут развиваться сосуды с простыми перфорационными пластинками.

Листья всех слагаинелл простые, сидячие, цельные, с одной неветвящейся жилкой и тонкой лигулой в базальной части листа. У разных видов длина листовой пластинки варьирует от 0,5 до 5 мм. Мезофилл листа представлен главным образом 2—3 слоями губчатой хлоренхимы; палисадная хлоренхима развита слабо — один слой коротких клеток. У некоторых видов мезофилл есть только в области жилки, а в остальных участках пластинки отсутствует (см. рис. 104, Л, М, Н). От одного до трех крупных пластинчатых или чашевидных хлоропластов находятся как в хлоренхимных, так и в эпидермальных клетках. Основание листа утолщено в небольшую листовую подушку, выполненную аэренхимой, которая сообщается с воздухоносной полостью стебля тяжем аэренхимы, пересекающим кортекс. Лигула располагается в небольшой ямке (см. рис. 104, К) и сложена немногими слоями плотно сомкнутых клеток без хлоропластов. У трофофиллов она быстро засыхает, а у спорофиллов сохраняется. К основанию лигулы подходит тяж трахеид, ответвляющийся от пучка жилки листа.

У видов с плагиотропными побегами в развилках стебля *экзогенно* закладываются ризофоры (см. рис. 103, Ж). Это безлистные осевые органы, анатомически подобные стеблю (см. рис. 104, З, И). При повреждении побегов апекс молодого ризофора может преобразоваться в апекс побега и ризофор продолжает рост как побег. Однако в типичном случае ризофор растет геотропно, пока не достигнет субстрата. После этого рост его прекращается и, по некоторым данным, ризофор образует чехлик, под защитой которого начинают развиваться *эндогенные* апицигенные придаточные корни. У видов с ортотропными побегами ризофоров нет и придаточные корни формируются на стеблях. Корни имеют единственную апикальную инициаль и ветвятся, возможно, апикально. Основной объем корня приходится на кортекс, паренхима которого окружает очень крупную центральную воздухоносную полость (см. рис. 104, Ж), сообщающуюся с воздухоносной полостью соответственно стебля или ризофора. Экцентрично располагающаяся узкая стела на прерывистой паренхимной септе глубоко вдается в воздухоносную полость (см. рис. 104, Ж). Стела корня представлена монархным пучком, в котором *метаксилема приле-*

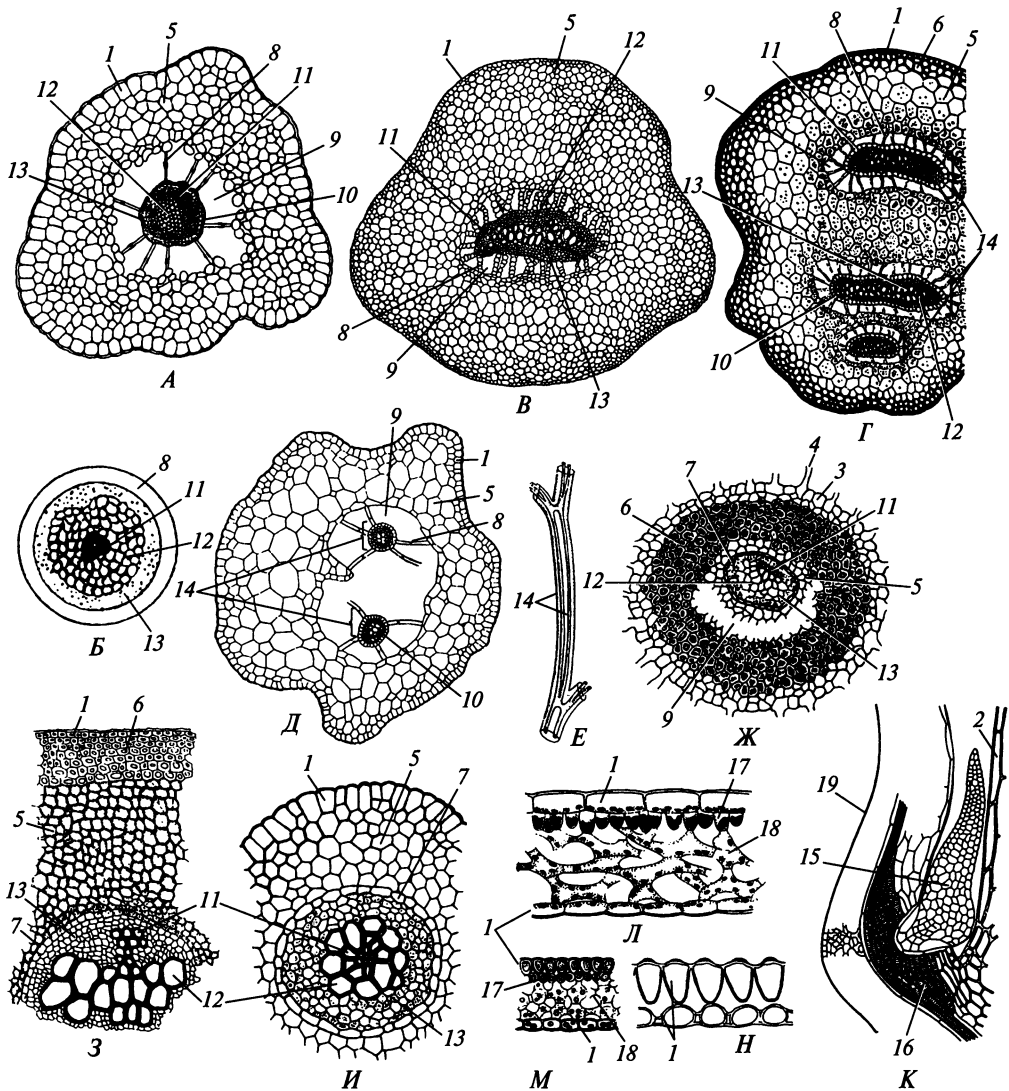


Рис. 104. Selaginellales. Анатомия вегетативных органов:

А, Б — поперечные срезы моностелического стебля (А) ортотропной и плагистропной (Б) частей побега *S. selaginoides*; В — поперечный срез моностелического стебля *Selaginella* sp.; Г — поперечный срез тристелического стебля *S. inaequalifolia*; Д, Е — поперечный срез дистелического стебля (Д) и вид стелы (Е) *S. kraussiana*; Ж — поперечный срез корня *S. oregana*; З, И — поперечные срезы ризофоров *S. willdenowii* (З) и *S. kraussiana* (И); К — продольный срез через основание листа *S. lyalli*; Л—Н — поперечные срезы пластинок листьев *S. delicatissima*, *S. canaliculata* и *S. plumosa*; 1 — эпидерма; 2 — эпидерма стебля; 3 — ризодерма; 4 — основание корневого волоска; 5 — кортикальная паренхима; 6 — склеренхима; 7 — эндодерма; 8 — трабекула; 9 — воздухоносная полость; 10 — перичикл; 11 — протоксилема; 12 — метаксилема; 13 — флоэма; 14 — меристела; 15 — лигула; 16 — тяж трахеид; 17 — палисадная хлоренхима; 18 — губчатая хлоренхима; 19 — лист

жит к флоэме. Своеобразие анатомической структуры корня указывает на то, что селлагинелловые в ходе эволюции выработали этот орган независимо от других сосудистых растений.

Вегетативное размножение селлагинелл осуществляется партикуляцией плагиотропных систем побегов, а в редких случаях — образованием выводковых почек на верхушках веточек (см. рис. 103, Б).

Все селлагинеллы — гетероспоровые растения. Микро- и мегаспорангии находятся на адаксиальной стороне одинаковых спорофиллов между их основанием и лигулой (см. рис. 105, В, Г). Спорофиллы располагаются в фертильных зонах на побегах или, чаще, в терминальных стробилах (см. рис. 103, В, Г; 105, А, Б), причем в одной зоне или одном стробиле есть как микро-, так и мегаспорофиллы, взаимное положение которых различается у разных видов. Спорангии развиваются так же, как у плауновидных. В микроспорангиях образуются многочисленные трилетные микроспоры (см. рис. 105, Ж, И), а в мегаспорангиях формируется по одной тетраде трилетных мегаспор (см. рис. 105, З, К). У некоторых видов в тетраде сохраняется только одна мегаспора, а три другие отмирают. Спорангии с созревшими спорами вскрываются на две створки щелью, проходящей перпендикулярно к медианной плоскости спорофилла (см. рис. 105, Д, Е).

Микроспоры прорастают, находясь еще в микроспорангии, образуя сильно упрощенный мужской гаметофит (см. рис. 105, Л), который остается внутри оболочки споры и состоит из одной *проталлиальной* клетки, соответствующей всему вегетативному телу гаметофита, и антеридия из восьмиклеточной стенки и двух или четырех первичных сперматид. Это *эндоспорический* гаметофит, а не зародыш, так как он развивается за счет ресурсов споры и представляет собой взрослую особь, а не зачаточный организм. Такие мужские гаметофиты высеиваются из спорангия и с токами воздуха переносятся к женским гаметофитам. Для некоторых видов селлагинелл указывают регулярное попадание эндоспорических мужских гаметофитов в раскрывшиеся мегаспорангии, где они благодаря скульптурированному экзоспорию зацепляются за поверхность мегаспоры. Это явление соответствует *опылению* семенных растений. У таких видов эндоспорические женские гаметофиты рассеиваются со сцепленными с ними эндоспорическими мужскими гаметофитами.

Онтогенез мужского гаметофита завершается автолизом всех стерильных клеток (см. рис. 105, Л₈). После этого оболочка споры вскрывается на месте леты, содержимое изливается во внешнюю среду вместе с двухжгутиковыми сперматозоидами (см. рис. 105, М), которые плывут к архегониям женского гаметофита.

Мегаспоры прорастают в эндоспорический гаметофит также в спорангии, но женский гаметофит завершает развитие, как правило, уже после высеивания из спорангия (см. рис. 105, Н—П). Для его развития необходим свет, хотя он не фотосинтезирует и существует за счет питательных веществ, накопленных в мегаспоре. Вначале в результате кариокинезов возникает ценоцит, в котором от проксимального полюса споры к дистальному проходит волна цитокинезов. На проксимальном конце формируется так называемая «подушка» из мелких клеток, резко отличающихся от крупноклеточной ткани остальной части женского гаметофита (см. рис. 105, Р). Большая часть гаметофита остается в оболочке мегаспоры, и только «подушка» через разрыв оболочки на

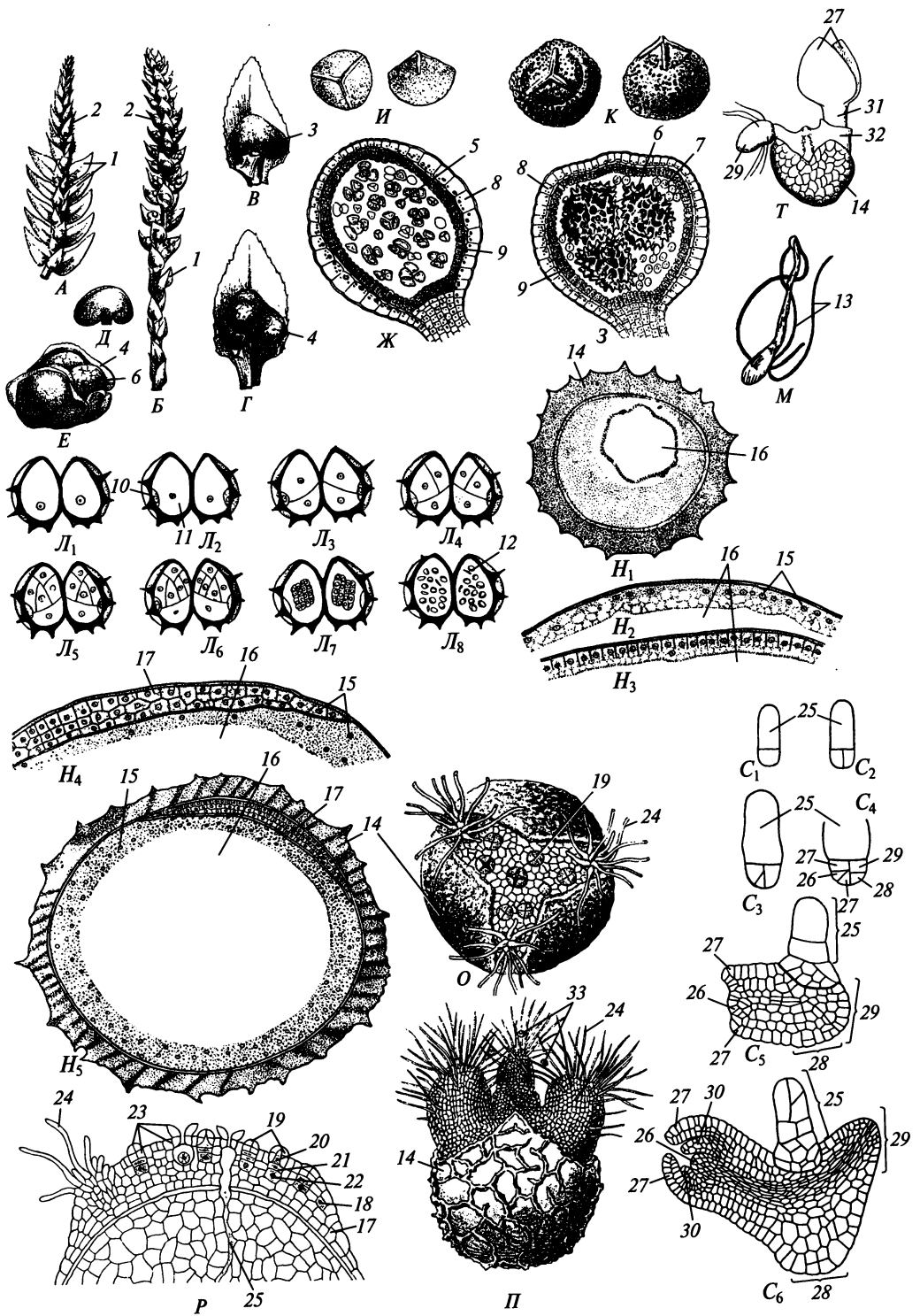


Рис. 105. Selaginellales. Особенности репродукции:

A, B — стробилы *Selaginella umbrósa* и *S. helvética*; *B, Г* — микро- и мегаспорофилы *S. helvética*; *Д, E* — вскрывшиеся микро- и мегаспорангии *S. lyallii*; *Ж, З* — продольные срезы микро- и мегаспорангия *S. selaginoides* с тетрадами спор; *И, К* — микро- и мегаспора *S. helvetica* с проксимального полюса и экватора (в разном масштабе!); *Л₁—Л₈* — стадии развития мужского гаметофита *S. kraussiana*; *М* — сперматозоид *Selaginella* sp.; *Н₁—Н₃* — стадии развития женского гаметофита *S. kraussiana*; *О, П* — взрослые женские гаметофиты *S. kraussiana* и *S. haleottei*; *Р* — развитие архегониев у *S. kraussiana*; *С₁—С₆* — развитие зародыша *S. martensii*; *Т* — проросток *Selaginella* sp.; *1* — трофофилл; *2* — спорофилл; *3* — микроспорангий; *4* — мегаспорангий; *5* — микроспора; *6* — мегаспора; *7* — абортированные мегаспороциты; *8* — стенка спорангия; *9* — тапетум; *10* — проталиальная клетка; *11* — антеридиальная инициаль; *12* — сперматоциты; *13* — жгутики; *14* — экзоспорий; *15* — ядро; *16* — вакуоль; *17* — «подушка»; *18* — инициаль архегония; *19* — архегоний; *20* — шейковая канальцевая клетка; *21* — брюшная канальцевая клетка; *22* — яйцеклетка; *23* — шейка архегония; *24* — ризоид; *25* — суспензор; *26* — апекс побега; *27* — зачаток первого листа; *28* — ножка; *29* — корень; *30* — зачатки второго и третьего листьев; *31* — стебель; *32* — ткань гаметофита; *33* — эндоспорический мужской гаметофит



месте леты выставляется во внешнюю среду. На ней развиваются пучки одно-клеточных ризоидов, закрепляющих гаметофит на субстрате, и архегонии, короткая шейка которых состоит из двух ярусов клеток стенки и единственной шейковой канальцевой клетки (см. рис. 105, *P*). Шейка архегония раскрывается благодаря *расхождению* своих дистальных клеток.

После оплодотворения в каждом женском гаметофите развивается единственный зародыш спорофита (см. рис. 105, *C*). Последовательность первых клеточных делений сильно отличается от таковой у плауновых, но в результате также формируются три яруса клеток. Единственная клетка базального яруса становится суспензором, с помощью которого зародыш внедряется в ткань гаметофита. Из двух клеток среднего яруса возникают соответственно ножка и первичный корень. Две боковые клетки апикального яруса дают начало двум первым супротивным листьям, а клетка, располагающаяся между ними, — апексу побега, благодаря чему прорастающий спорофит селлагинеллы очень похож на проросток двудольного растения (см. рис. 105, *T*).

У одного вида все развитие женского гаметофита проходит в мегаспорангии. Развивающиеся на гаметофите ризоиды улавливают попадающие в раскрывшийся мегаспорангий эндоспорические мужские гаметофиты. В этом случае половой процесс происходит также в мегаспорангии, а высевание женского гаметофита задерживается до начала прорастания зародыша. Из мегаспорангия высеиваются эндоспорические женские гаметофиты с зародышем спорофита.

Еще более тесная связь женского гаметофита с материнским спорофитом, вероятно, была свойственна карбоновой *Miadesmia* (миадесмия; рис. 106). У нее женский гаметофит полностью заполнял полость мегаспорангия и, по-видимому, не развивал ризоиды. Сам мегаспорангий был практически полностью укрыт продольно свернутым мегаспорофиллом, бахромчато-лопастным на верхушке. Репродуктивная биология миадесмии не известна, но по структуре мегаспорофиллов можно предполагать, что их бахромчатые лопасти служили именно для улавливания эндоспорических мужских гаметофитов и что женский гаметофит полностью развивался в мегаспорангии, укрытом мегаспорофиллом. Если это предположение верно, то мегаспорофилл с мегаспорангием миадесмии следует считать *аналогом* семени Spermatophyta. Не ис-

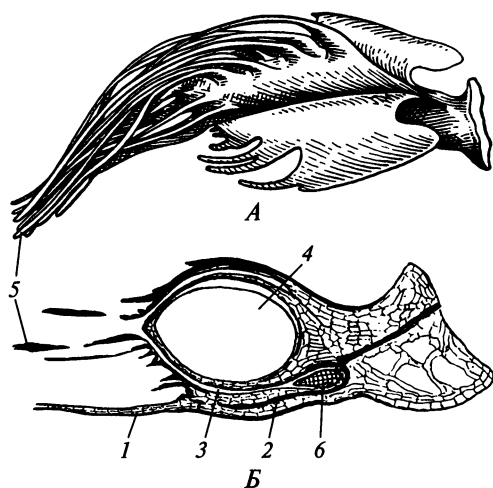


Рис. 106. Selaginellales. Реконструкция внешнего вида (А) и продольный разрез (Б) мегаспорофилла *Miadesmia membranacea*:

- 1 — мегаспорофилл; 2 — проводящий пучок;
3 — стенка мегаспорангия; 4 — мегаспора;
5 — бахромчатые выросты мегаспорофилла;
6 — лигула

ключено также, что зародыш развивался *апомиктически*, как у некоторых лепидодендроновых (см. с. 213).

Современные селлагинеллы — обитатели главным образом тропиков и субтропиков, хотя отдельные виды населяют холодные высокогорья и высокие широты. Подавляющее большинство видов — гигрофиты, значительно меньше мезофитов. Около десятка видов — очень своеобразные ксерофиты с пойкилогидрическими спорофитами (см. рис. 103, Д, Е), что крайне необычно для сосудистых растений в целом. Высыхая до воздушно-сухого состояния, ветви таких ксерофитов гигроскопически скручиваются, и растение приобретает вид довольно плотного клубка. При увлажнении ветви разворачиваются и растение начинает вегетировать. Некоторые виды селлагинелл образуют заросли и бывают даже характерным элементом ландшафта, но все они — слабые конкуренты и реализуют жизненную стратегию пациентов. Несколько видов стали популярными оранжерейными и комнатными растениями.

Селлагинелловые вместе с *Isoëtes* и родственными ему формами традиционно противопоставляют плауновым как лигульные и гетероспоровые таксоны. Однако учет многих признаков организации показывает, что селлагинелловые далеки и от *Lycorodiopsida*, и от круга родства *Isoëtes* и потому вполне заслуживают статуса отдельного класса — *Selaginellopsida*.

Classis Isoëtópsida — класс полушниковые

Представители класса — гетероспоровые растения, по многим признакам сходные с селлагинелловыми. Однако их корни никогда не развиваются на стеблях, а ризофоры и, возможно, корни не гомологичны таковым селлагинелловых, *спорангии вытянуты вдоль* спорофиллов и содержат тяжи стерильной ткани, возникающей из археспория (трабекулы¹), а сперматозоиды имеют до 20 жгутиков.

¹ Трабекулы в спорангиях полушниковых нельзя путать с трабекулярными нитями в стеблях селлагинелл.

Ordo Lepidodendrales — порядок лепидодендроновые

Целиком вымерший порядок; он существовал в карбоне и перми и включал разнообразные древесные и травянистые формы (рис. 107). Для них было характерно дихотомическое ветвление осевых органов¹, причем первая дихотомия происходила у зародыша еще до заложения листьев. Одна из ветвей, возникавших при первой дихотомии, вырастала в плагиотропный дихотомизирующий несколько раз ризофор, на котором по спиральному ризотаксису образовывались эндогенные придаточные корни (рис. 108, А). В отличие от слагающих ризофоры никогда не возникали в развилках побегов. Между наружной склеренхимной и внутренней паренхимной зонами кортекса ризофора находилась меристема, продуцировавшая наружу волокнистые склереиды. Обычно эту меристему ошибочно называют феллогеном, а ее производные — феллемой. В ризофоре находилась сифоностела с *эндархной* протоксилемой (см. рис. 108, Б). Пористые (лестничные) трахеиды располагались четкими радиальными рядами, что принято считать признаком вторичного утолщения и трактовать эту часть ксилемы как вторичную ксилему при отсутствии метаксилемы. Однако никаких признаков дилатации или прижизненной деформации тканей снаружи от этой ксилемы до сих пор не выявлено, хотя таковые неизбежно должны были бы проявляться в результате отложения вторичной ксилемы. Нельзя считать доказанным ни наличие вторичного утолщения ризофоров, ни вторичный характер ксилемы из радиальных рядов трахеид. Более вероятно, что эта часть ксилемы представляет собой именно метаксилему. Дистальнее каждого пучка корневого следа в сифоностеле располагалась *лакуна* (см. рис. 108, В). По происхождению в онтогенезе, внутреннему строению и корнеобразовательной деятельности ризофоры лепидодендроновых существенно отличаются от ризофоров слагающих и, очевидно, не гомологичны им.

Корни могли достигать 50 см в длину и 1 см в диаметре и, по-видимому, не ветвились. Чехлика у них не было. В кортексе корня имелась обширная воздухоносная полость, почти полностью окружавшая узкую стелу с монархным пучком (см. рис. 108, Г, Д), в котором к флоэме прилежит метаксилема. Со временем корни опадали по отделительному слою, оставляя на ризофоре корневые рубцы (см. рис. 108, А), форму которых используют как таксономический признак.

Большое своеобразие корней лепидодендроновых не позволяет гомологизировать их с корнями других высших растений. Есть мнение, что это — гомологи листьев, хотя в пользу такого суждения можно привести лишь спиральный ризотаксис (который, впрочем, не удастся описать рядами Фибоначчи) и опадение корней по отделительному слою, тогда как остальные признаки резко отличают их от листьев. Ряд ботаников предпочитают называть эти органы просто аппендиксами (отростками), не уточняя их морфологическую природу и функции. Обе эти интерпретации основаны на убеждении в том, что корень представляет собой синапоморфию всех сосудистых растений и потому должен быть устроен однотипно у всех их таксонов. Однако совокуп-

¹ Строение апексов осевых органов не известно, и дихотомия осей могла быть результатом как апикального, так и латерального ветвления.

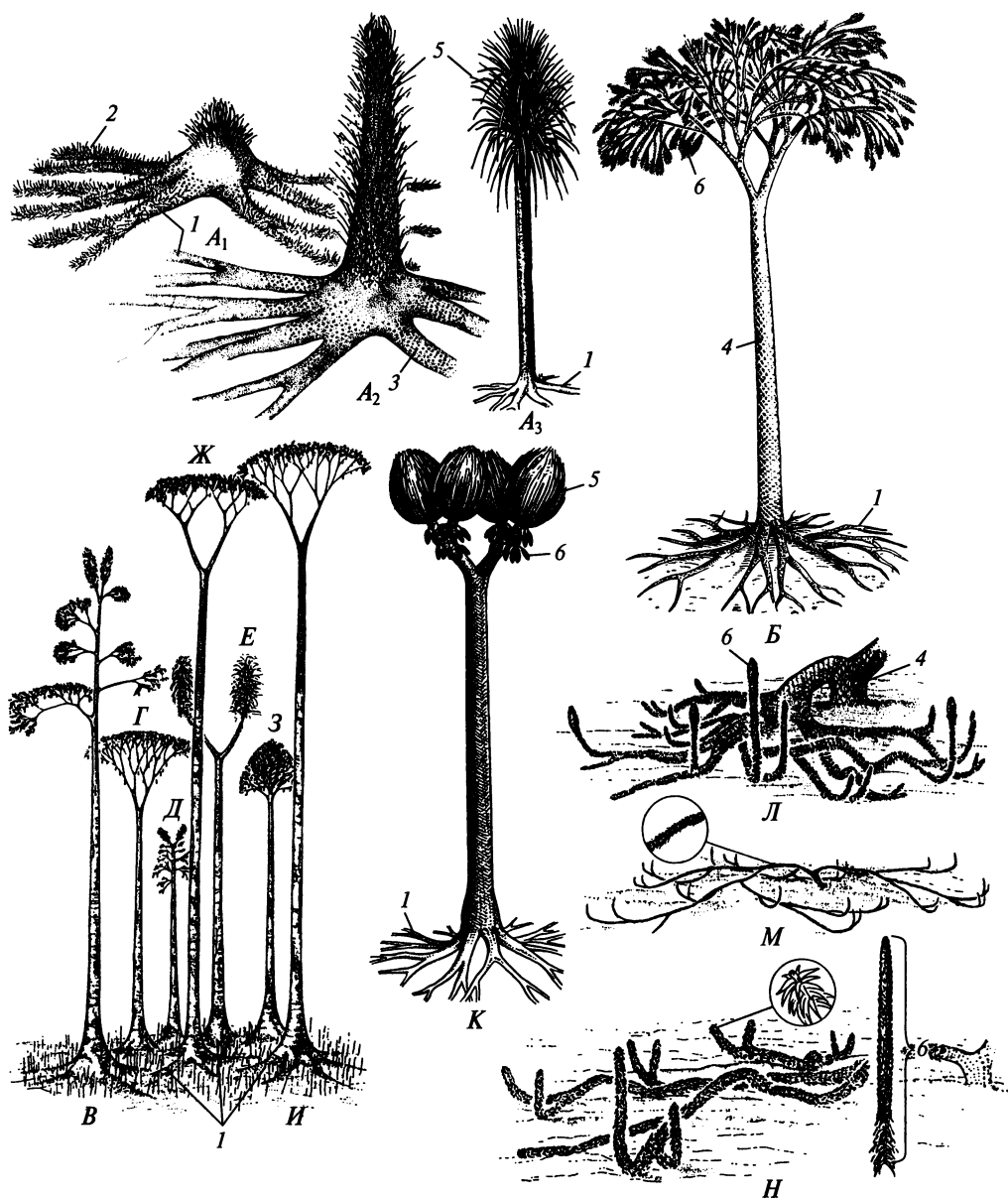


Рис. 107. Lepidodendrales. Реконструкция внешнего вида разных представителей:

*A*₁—*A*₃ — стадии развития «лепидодендрона» (*Lepidophloios* sp.); *B* — взрослое дерево «лепидодендрона» (*Lepidodendron* sp.); *B* — *Diaphorodendron scleroticum*; *Г* — *Lepidophloios hallii*; *Д* — *Anobathra pulcherrima*; *E* — *Sigillaria approximata*; *Ж* — *Synchysidendron dicentricum*; *З* — *Diaphorodendron phillipsii*; *И* — *Lepidodendron hickii*; *К* — *Sigillaria* sp.; *Л* — *Hizemodendron serratum*; *М* — *Paurodendron fraipontii*; *Н* — *Oxroadia gracilis*; 1 — ризофор; 2 — корни; 3 — корневые рубцы; 4 — листовые подушки; 5 — трофофиллы; 6 — стробил

ность структурных и молекулярно-генетических данных указывает на то, что общим предком всех Tracheophyta могли быть только теломные растения, не имевшие корней. Палеонтологически хорошо документировано независимое возникновение побега в разных отделах сосудистых растений. Поэтому нет веских аргументов против предположения о неоднократном возникновении корня в ходе эволюции высших растений. Вероятнее всего представители класса Isoëtopsida выработали корни независимо от остальных сосудистых растений, чем и обусловлено столь высокое своеобразие их корней¹.

Вторая ветвь первичной дихотомии вырастала в ортотропный олиственный побег, в ходе дихотомии которого формировалась крона (см. рис. 107). При этом древесные и травянистые формы имели в сущности одну и ту же конструкцию побеговых систем, только у деревьев первичный побег достигал высоты в несколько метров или десятков метров при диаметре до 1 м, а у трав он не превышал полуметра, и крона была распластана по субстрату. У ряда верхнекарбонных родов побеговая система нарастала дихоподiallyно и на стволе возникало несколько ярусов ветвей (см. рис. 107, В). Были также крупные древесные формы с неветвящимися и однократно дихотомировавшими стволами (см. рис. 107, Е). Предполагают, что лепидодендроновым был присущ детерминированный рост и ограниченное число ветвлений побегов.

Основной объем стебля (до 90%) приходился на очень толстый кортекс (см. рис. 108, Е), периферию которого занимала склеренхима (до 80 % объема ствола). Ее без достаточных оснований отождествляют с перидермой, основываясь на радиальной рядности в расположении клеток, которую принято объяснять их происхождением из латеральной меристемы. Однако более вероятно, что вся эта ткань развивалась без участия латеральной меристемы в период первичного роста побега путем разрастания периферийных клеток кортекса в радиальном направлении и последующих делений тангенциальными перегородками. Во внутренней паренхимной зоне кортекса находились многочисленные воздухоносные ходы.

Стела была очень узкой. Это была актиностела, актиностела с волокнами между центральными трахеидами метаксилемы или медуллированная актиностела (см. рис. 108, Е, Ж). Протоксилема была экзархной. В стеблях многих представителей описан тонкий слой ксилемы из радиальных рядов трахеид снаружи от протоксилемы (см. рис. 108, Ж, а, г, е, з). Ее принято считать вторичной. Однако никаких следов дилатации более периферийных тканей, типичной для утолщающихся посредством камбия деревьев, у лепидодендроновых не было. Не найдено и признаков наличия вторичной флоэмы. Протоксилема состояла из кольчатых и спиральных трахеид, а метаксилема и вторичная ксилема — из лестничных трахеид современного типа.

Ветви последовательных порядков ветвления становились все тоньше, и соответственно этому утончалась их стела. В самых тонких конечных веточках находилась гаплостела с тяжем ксилемы толщиной в несколько трахеид. Радиальных рядов трахеид в них не было, как не было и субэпидермальной склеренхимы.

¹ Корни у Lycopodiopsida и Selaginellopsida не менее своеобразны, что не мешает признавать их корнями. Корнями всегда считали и органы, развивающиеся на ризофорах у представителей Isoëtiales, очень сходные с аппендиксами на ризофорах лепидодендроновых. Все это позволяет считать и органы Lepidodendrales, развивающиеся на ризофорах, корнями.

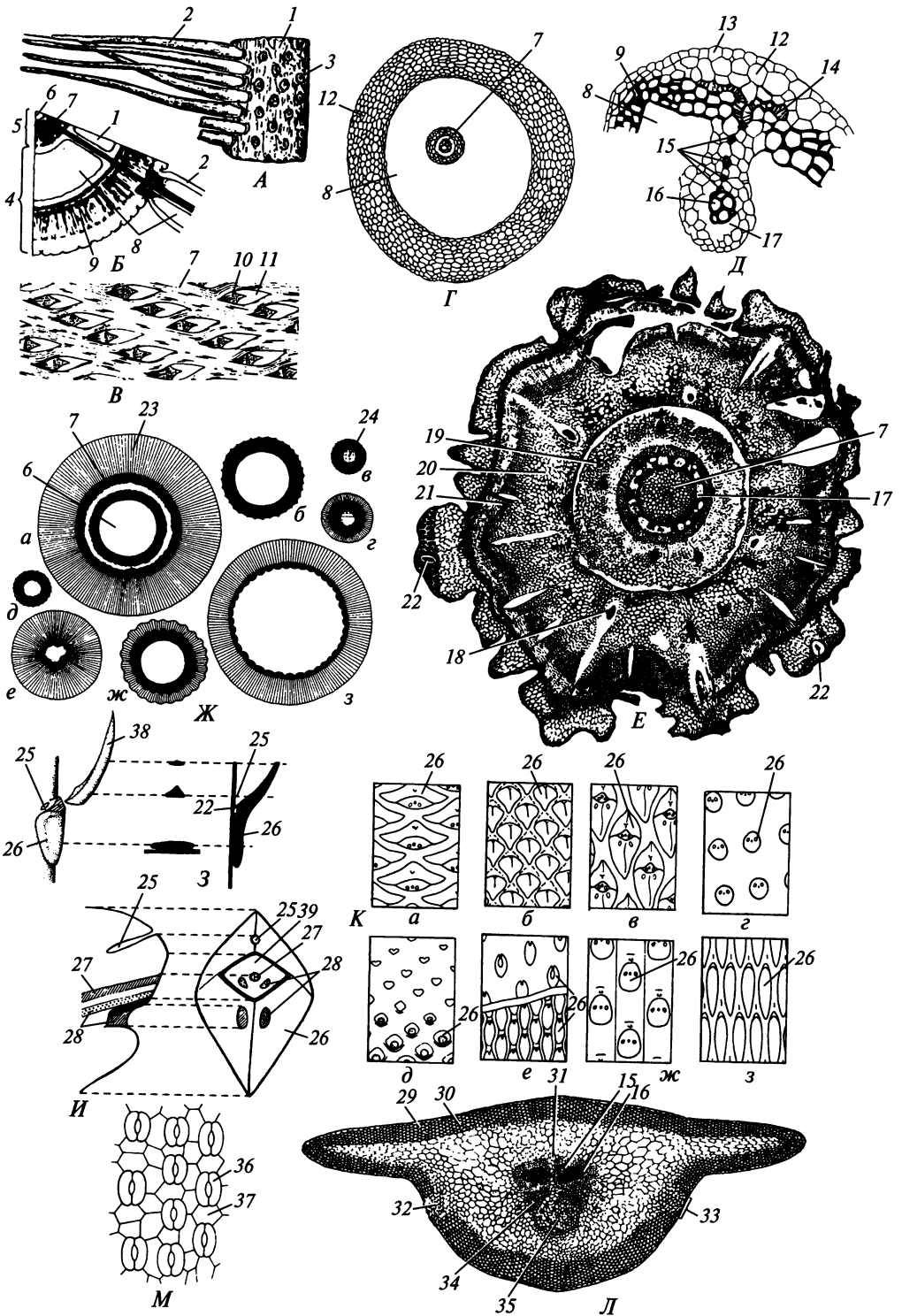


Рис. 108. Lepidodendrales. Строение вегетативных органов:

A — внешний вид ризофора *Stigmaria ficooides*; *B* — анатомия ризофора *S. ficooides*; *B* — развертка ксилемы ризофора *S. ficooides*; *Г* — общий вид поперечного среза корня *S. ficooides*; *Д* — деталь поперечного среза корня *S. ficooides*; *Е* — поперечный срез ствола *Lepidodendron selaginoides*; *Ж* — разнообразие стел стволов лепидодендроновых (*a* — *L. weltheimii*; *б* — *L. harcurtii*; *в* — *L. hickii*; *г* — *L. selaginoides*; *д* — *L. esnotense*; *е* — *L. pettycurens*; *ж* — *Sigillaria elegans*; *з* — *S. brardii*); *З* — внешний вид и продольный срез листовой подушки *Ogneuporia seleznevae*; *И* — анатомия и внешний вид листовой подушки *Lepidodendron* sp.; *К* — разнообразие листовых подушек (*a* — *Lepidophloios* sp.; *б* — *Lophidodendron* sp.; *в* — *Lepidodendron* sp.; *г* — *Cyclostigma* sp.; *д* — *Angarodendron* sp.; *е* — *Eskdalia* sp.; *ж* — *Sigillaria* sp.; *з* — *Lepidodendropsis* sp.); *Л* — анатомия листовой пластинки *Sigillaria* sp.; *М* — эпидерма листа с устьицами *Lepidodendron* sp.; *1* — ризофор; *2* — корень; *3* — корневой рубец; *4* — кортекс; *5* — стела; *6* — сердцевина; *7* — первичная ксилема; *8* — воздухоносная полость; *9* — склеренхима; *10* — корневой след; *11* — корневая лагуна; *12* — кортикальная паренхима; *13* — ризодерма; *14* — трахеиды; *15* — протоксилема; *16* — метаксилема; *17* — флоэма; *18* — листовой след; *19* — внутренний паренхимный кортекс; *20* — наружный паренхимный кортекс; *21* — склеренхима; *22* — лигула; *23* — вторичная ксилема; *24* — смешанная сердцевина; *25* — лигульная ямка; *26* — листовая подушка; *27* — проводящий пучок; *28* — парихны; *29* — эпидерма; *30* — склерифицированная гиподерма; *31* — хлоренхима; *32* — аэренхима; *33* — участок эпидермы с устьицами; *34* — склеренхима; *35* — секреторная паренхима; *36* — устьице; *37* — основная клетка эпидермы; *38* — листовая пластинка; *39* — листовой рубец

Лепидодендроновые имели всегда простые цельные сидячие листья с неветвящейся жилкой (см. рис. 107). Многим древесным видам с сильно разветвленной кроной свойственна гетерофиллия: листья на стволах были значительно крупнее (до 1 м длиной), чем на ветвях; чем более высокого порядка ветвления была ветвь, тем мельче на ней листья, а на самых тонких веточках длина листа оказывалась менее 1 см. Листовые пластинки линейные, толстые, гипостомные. У одних видов устьица располагались по всей абаксиальной стороне, у других — в двух продольных бороздах (см. рис. 108, *Л*, *М*). Слой гиподермы из толстостенных клеток прерван под участками эпидермы с устьицами. Мезофилл выполнен гомогенной паренхимой, в которой по бокам от пучка, ближе к абаксиальной стороне, проходили два тяжа аэренхимы (*парихны*). Основание листа разрасталось в мощную ромбическую подушку (семейства *Botrodendraceae* и *Lepidosagraceae*; см. рис. 108, *З*, *И*), сохранявшуюся на стебле после опадения листовой пластинки. По форме листовой подушки и деталям строения листового рубца различают виды и роды лепидодендроновых (рис. 108, *К*). У ряда форм (семейство *Sigillariaceae*) листовые подушки листьев каждой ортостихи слиты друг с другом в продольный валик. На подушке, над местом прикрепления пластинки, находилась глубокая ямка, со дна которой отрастала лигула (см. рис. 108, *З*, *И*). К основанию лигулы от пучка жилки ответвлялся тяж трахеид. Некоторые палеоботаники предполагают, что лигула поглощала стекавшую в лигульную ямку дождевую воду и конденсировавшуюся влагу туманов. Другие, напротив, приписывают лигуле функцию рекреции воды. Очевидно лишь одно: лигула каким-то образом участвовала в поддержании водного гомеостаза растения.

От воздухоносных полостей кортекса в пластинку листа отходили по два тяжа аэренхимы, которые в листовой подушке ответвляли два тяжа аэренхимы, слепо оканчивавшихся под эпидермой подушки ниже места прикрепления пластинки (см. рис. 108, *И*). Их окончания различимы с поверхности как парные овальные впадинки. Еще одна пара подобных впадинок становится

заметной после опадения пластинки листа в листовом рубце по бокам от пересеченного пучка жилки.

Спорофиллы резко отличались от трофофиллов (рис. 109, А) и располагались в повислых стробилах, завершавших обычные вегетативные побеги (*Lepidocarpaceae*; см. рис. 107, Б, Л, Н) или специализированные псевдолатеральные веточки (*Botrodendraceae*, *Sigillariaceae*; см. рис. 107, Г, К). У разных видов стробилы были от 3 до 40 см в длину. Микро- и мегаспорофиллы не различались. И те и другие имели слабо выраженные листовые подушки, а лигула располагалась на пластинке довольно далеко от ее основания, за спорагием. Дистальнее лигулы пластинка резко отгибалась адаксиально и налегала на вышерасположенные спорофиллы (см. рис. 109, А). В области перегиба пластинки на абаксиальной стороне находился поперечный вырост, прикрывавший спорангий нижележащего спорофилла. Спорангии обычно вытя-

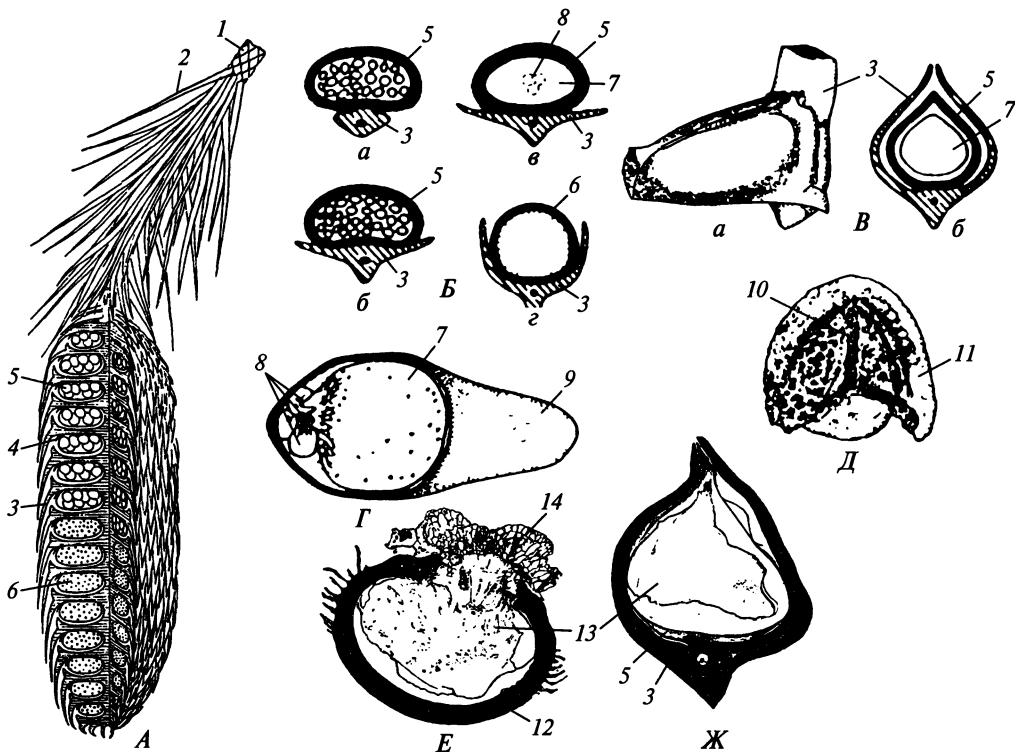


Рис. 109. *Lepidodendrales*. Репродуктивные структуры:

А — реконструкция стробила *Lepidodendron* sp.; Б — поперечные срезы спорофиллов лепидодендроновых (а — мегаспорофиллы; з — микроспорофилл: а — *Flemingites* sp., б, з — *Lepidostrobopsis* sp., в — *Lepidocarpopsis* sp.); В — внешний вид (а) и поперечный срез (б) спорофилла *Lepidocarpum lomaxii*; Г — содержимое мегаспорангия *Caudatocarpus arnoldii* (три abortивные мегаспоры и одна фертильная мегаспора с «поплавком»); Д — микроспора *Lepidostrobus binneyanus* с проксимального полюса; Е — женский гаметофит *Bothrostrobilus mundus*; Ж — женский гаметофит *Lepidocarpum lomaxii* в мегаспорангии, прикрытом завернувшимися краями мегаспорофилла; 1 — листовая подушка; 2 — пластинка трофофилла; 3 — спорофилл; 4 — лигула; 5 — мегаспорангий; 6 — микроспорангий; 7 — фертильная мегаспора; 8 — abortивные мегаспоры; 9 — «поплавок» у мегаспоры; 10 — лета; 11 — оторочка экзоспория; 12 — экзоспорий; 13 — ценоцитная часть женского гаметофита; 14 — клеточная часть гаметофита

нуты вдоль спорофилла и вскрывались щелью, смещенной к дистальному концу спорангия. Трабекулы в виде гребней вдавались со дна в полость спорангия (*Lepidocarpaceae*) или подразделяли ее на отдельные камеры (*Sigillariaceae*); у ряда форм (*Botrodendraceae*) трабекул не было.

В микроспорангии развивались многочисленные трилетные микроспоры размером 20—30 мкм (см. рис. 109, *Б, г; Д*), а в мегаспорангии, в зависимости от рода, 16-8-4-1 трилетные мегаспоры размером 0,3—3 мм (см. рис. 109, *Б, а—в*). У некоторых родов (*Caudatocarpus*) наряду с единственной функционирующей мегаспорой в мегаспорангии находились три довольно крупные abortивные мегаспоры (см. рис. 109, *Г*). У других форм остатки abortивных мегаспор неразличимы (*Lepidocarpon*). Мужские гаметофиты известны очень плохо, а женские (см. рис. 109, *Е*) напоминали гаметофиты слагинелл, но архегонии имели более длинную шейку. Мегаспоры и женские гаметофиты были снабжены ячеистым придатком, на основании чего некоторые ученые считают их плавающими аэрогидатофитами. Предполагают также, что в случае отсутствия в мегаспорангии остатков abortивных мегаспор единственная функционирующая мегаспора развивалась без мейоза и содержала двойной набор хромосом. Она прорастала в диплоидный женский гаметофит. В его архегонии формировалась диплоидная яйцеклетка, из которой без оплодотворения развивался зародыш нового спорофита. Такое воспроизведение без полового процесса называют *апомиксисом*.

У известного из отложений нижнего и среднего карбона *Lepidocarpon* (лепидокарпон) края мегаспорофилла заворачивались на адаксиальную сторону и прикрывали с боков мегаспорангий (см. рис. 109, *В*). Кроме того, с дистального конца над ним развивался *велум* — пленчатое разрастание поверхности спорофилла. В мегаспорангии развивалась одна мегаспора. Мегаспорангий вскрывался щелью, но мегаспора не высевалась, а прорастала внутри спорангия в женский гаметофит (см. рис. 109, *Ж*). Diasпорами лепидокарпона были мегаспорофиллы с женским гаметофитом внутри мегаспорангия, причем в гаметофитах находили зародыши на разных стадиях развития. Очевидно, что половой процесс должен был совершаться в мегаспорангии после попадания в него микроспоры (или эндоспорического мужского гаметофита), но не известно, происходило ли это до или после отделения мегаспорофилла от стробила. Не исключено, однако, что зародыши лепидокарпонов развивались апомиктически.

Присутствие в листовых пластинках склерифицированной гиподермы и расположение устьиц в желобках — признаки ксероморфизма. Однако большой удельный объем воздухоносных ходов и малый объем водопроводящей ткани указывают на гидрофильность лепидодендроновых. Данные *тафономии*¹ также свидетельствуют о том, что это были в основном гелофиты. Между этими данными на самом деле нет противоречия, так как лепидодендроновые населяли тропические болота и мелководья — биотопы, где в жаркие дневные часы развивается острый суточный дефицит воды. Лепидодендроновые, как и современные тропические гелофиты², очевидно, переживали этот дефицит не

¹ Тафономия — раздел палеонтологии, посвященный исследованию условий и закономерностей захоронения организмов прошлого.

² Сочетание гидро- и ксероморфных признаков свойственно и современным гелофитам, населяющим тропики.

путем усиленного поглощения воды, а путем снижения транспирации благодаря определенному ксероморфизму своих листьев.

Древесные лепидодендроновые, по-видимому, образовывали моно- или олигодоминантные леса на переувлажненных территориях, в которых были эдификаторами. Травянистые лепидодендроновые, вероятно, населяли менее влажные участки. Сообщества лепидодендроновых по всем признакам были столь высокопродуктивными, что фитофаги и сапротрофы могли переработать лишь незначительную часть производимой растениями органики. Основная часть органики переходила в торф. Торфяные залежи на месте лепидодендроновых лесов со временем превратились в мощные слои каменного угля, встречающиеся в карбоневом тропическом поясе по всей земле. Каменные угли — важнейший сырьевой ресурс для сталелитейной промышленности, а также энергетическое сырье, значение которого будет возрастать по мере истощения нефтяных и газовых месторождений. Таким образом, эти давно вымершие растения играют очень важную роль в современной промышленной цивилизации.

Ordo Isoëtáles — порядок полушниковые

От порядка *Lepidodendrales* этот порядок отличается в первую очередь иным происхождением ризофора в онтогенезе растения: он возникал не в результате дихотомии первичной оси зародыша, а вследствие *деятельности особой меристемы*, развивавшейся в основании стебля *после* появления первых корней. Кроме того, у многих полушниковых спорофиллы не собраны в стробилы.

Представители порядка известны с нижнего карбона. Палеозойские полушниковые из семейства *Chaloneriaceae* (чалонэриевые, рис. 110, *A—B*) сильно напоминали ювенильные древесные лепидодендроновые. Это были древовидные растения высотой в несколько метров с неветвящимся или однократно дихотомировавшим побегом, олиственным на верхушке, а в базальной части покрытым листовыми подушками (см. рис. 110, *B*). Подушки несли лигульные ямки и парные парихны. Листовые пластинки имели два абаксиальных желобка с устьицами и анатомически сходны с листовыми пластинками лепидодендроновых. Стволы чалонэриевых анатомически были сходны со стволами мелких древовидных лепидодендроновых. В основании растения находился якоревидный ризофор с четырьмя короткими лопастями, от которых отделились дихотомировавшие корни.

Апекс побега поочередно образовывал серии трофо- и спорофиллов, зоны которых чередовались на стволе (см. рис. 110, *B*). Спорофиллы устроены в целом так же, как трофофиллы, но были значительно мельче. Мега- и микроспорофиллы сходны друг с другом и располагались в одной фертильной зоне, причем микроспорофиллы — выше по стволу. Спорангии сильно вытянуты вдоль спорофилла, сидячие или на короткой ножке, смещенной к дистальному краю спорангия. В редких случаях (*Chaloneria comósa*) полость спорангия подразделена продольными пластинами стерильной ткани, возникавшими из археспория, — трабекулами¹. Мегаспоры трилетные (см. рис. 112, *3*). Микро-

¹ Не путать с трабекулярными нитями в стеблях видов *Selaginella!*

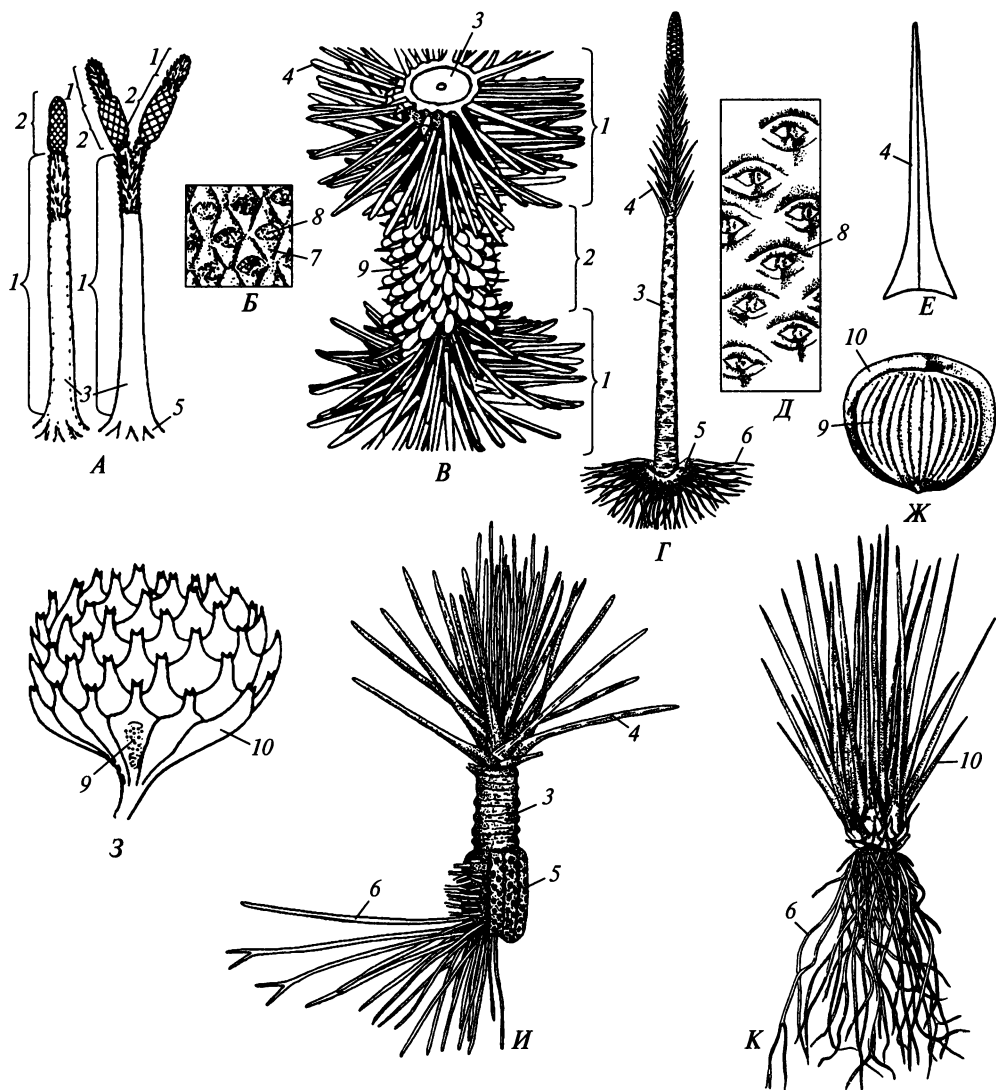


Рис. 110. Isoëtales:

A — реконструкция внешнего вида целого растения *Sporangiostróbus puertollanensis*; B — поверхность ствола *Bodeodendron hispánicum*; B — участок побега *Chaloneria periódica* с фертильной и двумя стерильными зонами; Г— Ж — реконструкция внешнего вида, поверхность ствола, трофофилл и спорофилл с адаксиальной стороны *Pleuromeia stenbergii*; 3 — реконструкция стробила *Skilliostróbus australis*; И — реконструкция целого растения *Nathorstiana arborea*; К — внешний вид *Isoëtes lacustris*; 1 — зона трофофиллов; 2 — зона спорофиллов; 3 — ствол; 4 — трофофилл; 5 — ризофор; 6 — корень; 7 — листовая подушка; 8 — листовый рубец; 9 — спорангий; 10 — спорофилл

споры моно- или трилетные, с локально расслаивавшимся экзоспорием, следствием чего становилось образование воздухоносной полости, или *кавы*. У одних форм (*Endosporites*) кавы занимала всю дистальную сторону споры (см. рис. 112, E), у других (*Spencerites*, *Spenceriosporites*) тонким пояском охва-

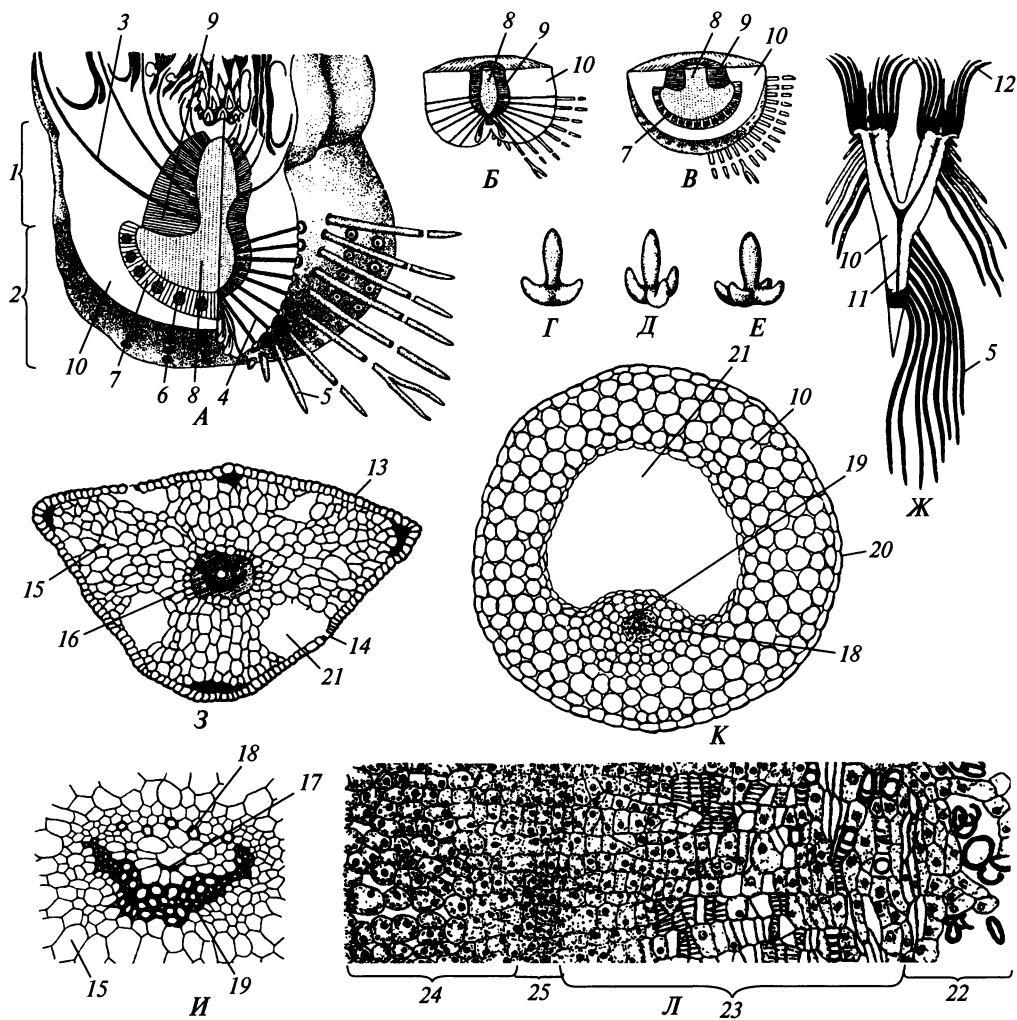


Рис. 111. Анатомия вегетативных органов современных Isoëtales:

A — схема внутреннего строения осевых органов *Isoëtes* sp.; *B* — схема продольного среза ризофора *Isoëtes* sp. перпендикулярно лопастям его ксилемы; *B* — схема продольного среза ризофора *Isoëtes* sp. в плоскости лопастей его ксилемы; *Г—Е* — стелы растений *Isoëtes* sp. с двулопастным (типичным), трех- и четырехлопастным ризофором; *Ж* — продольный срез разветвленного растения *I. andicola*; *3, И* — поперечный срез листовой пластинки *I. hystrix* и ее пучка; *К* — поперечный срез корня *I. japonica*; *Л* — вторичные ткани на поперечном срезе стебля *I. melanopoda*; *1* — стебель; *2* — ризофор; *3* — листовая след; *4* — корневой след; *5* — корень; *6* — зачаток корня; *7* — ризогенная меристема; *8* — ксилема; *9* — зона латеральной меристемы и ее производных; *10* — кортекс; *11* — стела; *12* — лист; *13* — эпидерма; *14* — устьице; *15* — хлоренхима; *16* — проводящий пучок; *17* — протоксилема; *18* — метаксилема; *19* — флоэма; *20* — ризодерма; *21* — воздухоносная полость; *22* — первичная ксилема; *23* — вторичная ксилема; *24* — кортекс, частично сложенный вторичной паренхимой, образованной латеральной меристемой; *25* — латеральная меристема

тывала спору по экватору (см. рис. 112, Ж). Споры с подобными полостями называют *каватными*.

Верхнепермское-триасовое семейство *Pleuromeiaceae* (плевромейевые; см. рис. 110, Г—З) было представлено древовидными растениями с неветвящимся стволом от 1 до 5(8) м высотой у разных видов. В основании ствола находился якоревидный ризофор (см. рис. 110, Г), на лопастях которого располагались неветвившиеся корни; опадая, они оставляли корневые рубцы. Базальная часть ствола также покрыта рубцами, но от опавших листьев. Листовых подушек не было. Листовые пластинки до 11 см длиной, от узкотриугольных до линейных, гипостомные, толстые, у некоторых форм с двумя продольными желобками на абаксиальной стороне, в которых располагались устьица. Стебли анатомически сходны со стеблями чалонериевых, но не утолщались вторично.

Плевромейевые имели терминальные стробилы (см. рис. 110, Г), гомологичные первой фертильной зоне на стволах чалонериевых. Очень вероятно, что у некоторых видов трофофиллы развивались только у ювенильных особей, а затем растение образовывало только фотоассимилирующие спорофиллы. У *Pleuromeia rossica* (плевромейя русская) трофофиллы вообще не развивались и все листья были представлены спорофиллами.

Спорофиллы были разнообразными, но всегда резко отличались от трофофиллов (см. рис. 110, Е, Ж). У отдельных представителей (*Skilliostróbus*, см. рис. 110, З) они имели вильчатую верхушку, отдаленно напоминавшую листья некоторых *Protolepidodendrales*. У ряда родов (*Skilliostróbus*, *Tomiodendron*, некоторые виды *Pleuromeia*) спорофиллы были шире трофофиллов, причем у некоторых видов (некоторые *Pleuromeia*, *Annalépis*) завернутыми на адаксиальную сторону краями они прикрывали спорангий, тогда как у других представителей (*Cyclostigma*) спорофиллы были значительно уже спорангиев. На широких спорофиллах плевромей спорангии располагались в углублениях — криптах. Мегаспорангии были разделены трабекулами на несколько камер, в каждой из которых развивалось от четырех до одной мегаспоры. Мегаспоры были трилетные, гладкие или скульптурированные. Микроспоры каватные, скульптурированные, трилетные (*Pleuromeia*) или монолетные (другие роды).

Плевромейевые, подобно современному тростнику, образовывали одновидовые заросли по берегам водоемов. Многие из них, вероятно, были галофитами (листовыми галосуккулентами).

Семейство *Isoëtaceae* (полушниковые) возникло в перми и существует в настоящее время. Всех известных его представителей можно считать розеточными травами (см. рис. 110, И, К). Ископаемые формы имели неветвившиеся (*Nathorstiána* — натхорстиана) или дихотомировавшие (*Takhtajanodoxa* — тахтаджянодокса) стебли высотой не более 15—20 см с терминальной розеткой линейных листьев. Стебли актиностелические, причем в медуллированной актиностеле тахтаджянодоксы развивались листовые лакуны, что совершенно нетипично для всего отдела *Lycoperodiophyta*¹. Вторичное утолщение было слабым (*Takhtajanodoxa*) или отсутствовало (*Nathorstiána*). Ризофор цилиндрический, гладкий (*Takhtajanodoxa*) или продольно ребристый (*Nathorstiána*). Из-

¹ Стелу *Takhtajanodoxa* обычно ошибочно описывают как эвстелу. Однако пучки листовых следов ответвлялись от нее в радиальном направлении, а не в тангенциальном. Этим стела сходна с эктофлойной сифоностелой, от которой отличается экзархностью протоксилемы.

вестны только мегаспорофиллы тахтаджянодоксы, в мегаспорангиях которых образовывались гладкие трилетные мегаспоры.

50—140 современных видов относят к 1—2 родам (*Isóëtes* — полушник и *Stylites* — стилитес). Это преимущественно мелкие розеточные травы, главным образом гело- и гигрофиты, но есть и гидатофиты. Укороченный побег с несколькими инициалами в апексе у большинства видов не ветвится, у некоторых видов иногда дихотомирует (рис. 111, Ж). Как и у многих розеточных растений, апекс побега располагается на вогнутой верхушке стебля (см. рис. 111, А). В стебле развивается очень мощный кортекс и узкая протостела с экзархной протоксилемой. Ксилема состоит из кольчатых, спиральных и сетчатых трахеид. Снаружи от флоэмы развивается латеральная меристема, которую обычно ошибочно называют камбием. Наружу она главным образом продуцирует обильную паренхиму вторичного кортекса. Значительно менее обильные внутренние производные дифференцируются в элементы ксилемы и (или) флоэмы и (или) паренхимы, что зависит от вида и возраста растения (см. рис. 111, Л).

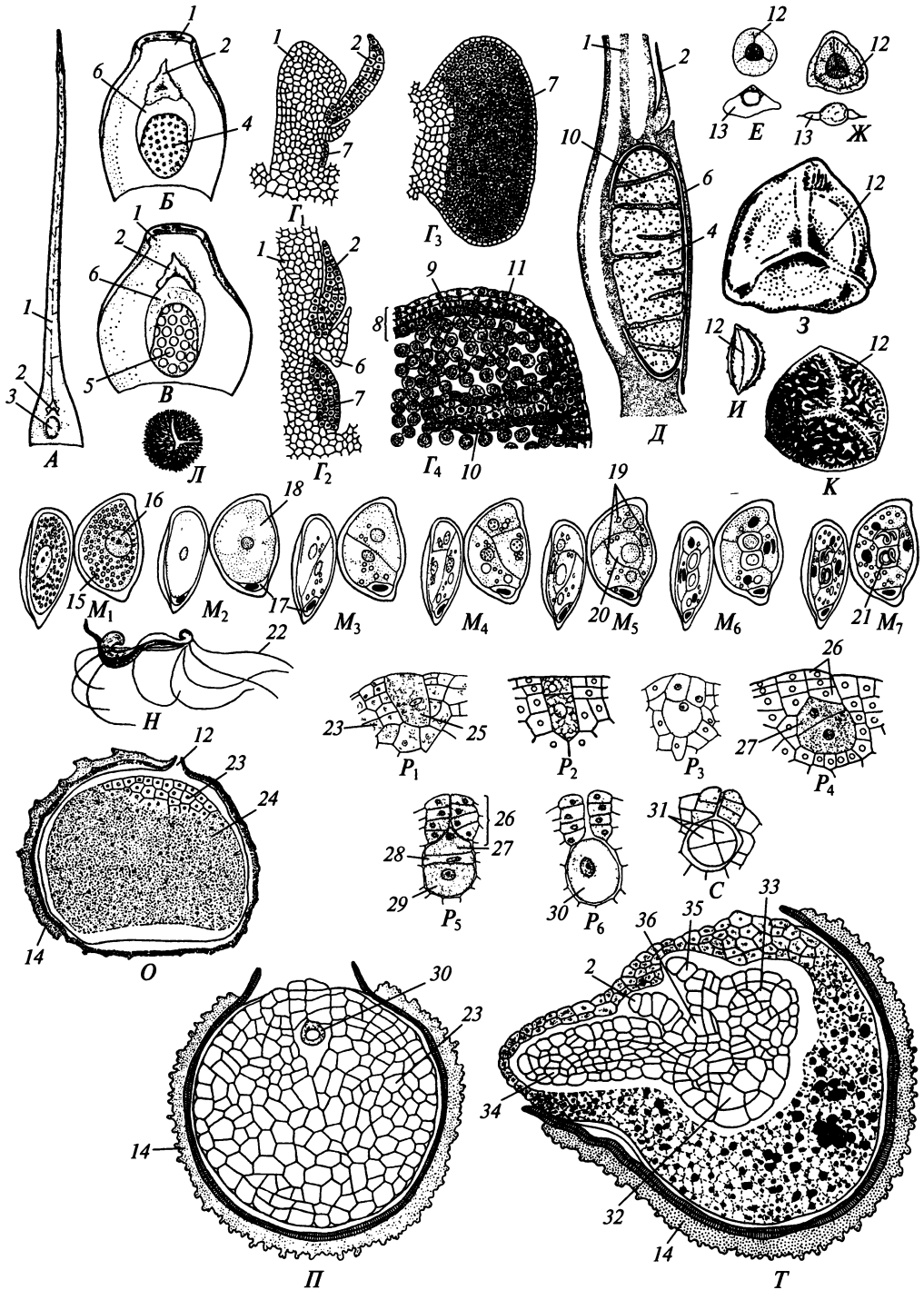
Базипетально стебель переходит в 2(3-4)-лопастной ризофор (см. рис. 111, А—Е). Лопастей его очень короткие. Кортекс между лопастями во много раз толще кортекса лопастей. Поэтому снаружи лопастей ризофора выглядят как продольные борозды на клубневидном основании растения. В лопастях ризофора располагаются уплощенные лопасти стелы. Снаружи от них находится меристема, в которой дифференцируются зачатки корней. Благодаря деятельности этой ризогенной меристемы лопастей ризофора очень медленно нарастают в длину. Ризогенная меристема ризофора представляет собой непосредственное продолжение латеральной меристемы стебля.

Эндогенные корни нарастают благодаря деятельности апикальной меристемы с несколькими инициальными клетками; некоторые корни дихотомически ветвятся. Анатомически корни полушниковых (см. рис. 111, К) подобны корням лепидодендроновых.

Рис. 112. Isoëtales. Репродуктивные структуры:

А — спорофилл *Isóëtes lacustris* с адаксиальной стороны; Б — внешний вид микроспорангия *I. lacustris*; В — внешний вид мегаспорангия *I. lacustris*; Г₁—Г₄ — развитие спорангия *I. nuttalii* на медианном срезе спорофилла; Д — зрелый микроспорангий *I. nuttalii* в продольном разрезе; Е — микроспора *Endosporites (Chaloneria) vesiculátus* с проксимального полюса и в полярном сечении; Ж — микроспора *Spencerites* sp. с проксимального полюса и в полярном сечении; З — мегаспора *Chaloneria periodica* с проксимального полюса; И — микроспора *I. lacustris* с проксимального полюса; К — мегаспора *I. lacustris* с проксимального полюса; Л — мегаспора *I. setacea* с проксимального полюса; М₁—М₇ — развитие мужского гаметофита *Isóëtes* sp.; Н — сперматозоид *I. setacea*; О — растущий женский гаметофит *I. braunii* в полярном сечении, начало целлюляризации; П — зрелый женский гаметофит *I. setacea* в полярном сечении; Р₁—Р₆ — развитие архегония *Isóëtes* sp.; С — зародыш на стадии квадранта; Т — сформированный зародыш *I. lacustris* в женском гаметофите; 1 — пластинка спорофилла; 2 — лигула; 3 — спорангий; 4 — микроспорангий; 5 — мегаспорангий; 6 — велум; 7 — развивающийся спорангий; 8 — стенка спорангия; 9 — тапетум; 10 — трабекула; 11 — спороциты; 12 — лета; 13 — кава; 14 — экзоспорий; 15 — микроспора; 16 — ядро; 17 — проталлиальная клетка; 18 — антеридиальная инициаль; 19 — стенка антеридия; 20 — первичный сперматоцит; 21 — сперматозоид; 22 — жгутик; 23 — клетки женского гаметофита; 24 — ценоцит женского гаметофита; 25 — инициаль архегония; 26 — шейка архегония; 27 — шейковая канальцевая клетка; 28 — брюшная канальцевая клетка; 29 — яйцеклетка; 30 — зигота; 31 — зачаток ножки; 32 — ножка; 33 — корень; 34 — первый лист; 35 — второй лист; 36 — апекс (масштабы на Е—Л разные!)

Трофофиллы есть лишь у ювенильных растений. Взрослые особи обычно образуют только спорофиллы, хотя спорангии иногда и недоразвиваются. У большинства видов листья длиной 4—7 см, но есть виды с длиной листьев



50—80 см. Листовых подушек у полушниковых нет. Листья имеют расширенную базальную часть и узкую трехгранную дистальную. Лигула располагается в крипте близ границы между базальной и дистальной частями листа. Она крупная (до 15 мм), далеко выставляется из крипты и сохраняется до конца жизни листа. Мезофилл сложен гомогенной хлоренхимой (см. рис. 111, 3). Вдоль неразветвленной средней жилки (см. рис. 111, 3) проходят четыре воздухоносных хода.

Внешне одинаковые микро- и мегаспорофиллы (рис. 112, А) развиваются последовательно, вследствие чего на побеге чередуются фертильные зоны микро- и мегаспорофиллов. Старые спорофиллы отмирают. Поэтому ежегодно на побеге имеется по одной зоне мега- и микроспорофиллов. Мегаспорофиллы развиваются в начале текущего вегетационного сезона или в конце предыдущего. Микроспорофиллы образуются в текущем вегетационном сезоне вслед за мегаспорофиллами. На листьях, развивающихся в конце вегетационного сезона, спорангии могут оставаться недоразвитыми.

Микро- и мегаспорангии внешне сходны (см. рис. 112, Б, В). У разных видов они бывают длиной от 3 мм до 3 см и развиваются в глубокой крипте на расширенной базальной части листа и прикрыты перепончатым выростом ее края — *вélумом*, так что полость крипты сообщается с внешней средой щелью. Развитие спорангиев сходно с таковым у плауновидных и селлагинелловидных, но внутри них образуются трабекулы (см. рис. 112, Г, Д), более многочисленные в микроспорангиях. Механизма вскрывания спорангия нет, и споры высвобождаются вследствие разрушения велума и стенки спорангия.

В одном микроспорангии образуются сотни тысяч микроспор. Они мелкие, всего 20—45 мкм длиной, скульптурированные и чаще всего монолетные (см. рис. 112, И), так как развиваются в изобилатеральных тетрадах. Микроспоры прорастают в эндоспорический мужской гаметофит, состоящий из единственной проталлиальной клетки и антеридия из 4 клеток стенки и 2 первичных сперматогенных клеток, которые делятся на 2 сперматиды каждая (см. рис. 112, М). Последовательность и направления клеточных делений иные, чем у мужских гаметофитов *Selaginellopsida*. Это указывает на независимое возникновение в обоих классах сильно редуцированного мужского гаметофита. Впоследствии 4 сперматиды преобразуются в спиралевидные червеобразные сперматозоиды с *несколькими* (15—20) жгутиками (см. рис. 112, Н), а остальные клетки гаметофита лизируются. Сперматозоиды высвобождаются при разрыве оболочки споры в области леты и в воде подплывают к архегониям женских гаметофитов.

Трилетные скульптурированные мегаспоры (см. рис. 112, К, Л) образуются в числе 160—240 (до 300) на один мегаспорангий. Они прорастают в спорангии в женские гаметофиты (см. рис. 112, О—Р), развитие и строение которых в целом похожи на таковые женских гаметофитов селлагинелл. В отличие от селлагинелл у полушниковых гаметофиты в развитии не зависят от света, едва выступают из оболочки мегаспоры через щель на месте леты и не образуют ризоидов. Шейки их архегониев состоят из четырех ярусов клеток, едва возвышаются над поверхностью гаметофита и содержат по одной шейковой канальцевой клетке. Шейка раскрывается благодаря расхождению дистальных клеток.

В начале развития зародыша возникают два яруса клеток, по две в каждом (квадранты — см. рис. 112, С). Зародыш не имеет подвеска. Из обеих клеток

базального яруса развивается массивная ножка. Одна из клеток апикального яруса дает начало крупному примордию первого листа, а другая — зачатку первичного корня; позднее между корнем и первым листом появляется примордий второго листа, после чего между листьями формируется апекс побега. Еще позже в основании стебля дифференцируется корнеродная меристема, которая образует не только новые корни, но и ризофор. Вследствие неравномерного роста производных квадрантов ножка оказывается обращенной в глубь ткани гаметофита, а корень, листья и апекс — к его поверхности (см. рис. 112, Т).

Современные виды Isoëtales населяют топкие места, низинные болота и пресные постоянные и временные водоемы. По-видимому, все виды олиготрофны. Часть их — вечнозеленые растения, а часть регулярно сбрасывает листья в неблагоприятных для вегетации условиях. Экономического значения полушниковые не имеют, но некоторые виды вследствие своей олиготрофности могут быть использованы как индикаторы состояния водоемов и качества воды.

Широко распространено мнение о том, что полушниковые — это упрощившиеся потомки лепидодендроновых. Однако иное происхождение у них ризофора, расположение спорофиллов зонами, а не стробилами, сосуществование ископаемых Isoëtales с известными Lepidodendrales делают это предположение сомнительным.

3.4. DIVISIO PTERIDOPHYTES — ОТДЕЛ ПАПОРОТНИКОВИДНЫЕ

Представители отдела появились не позднее рубежа силура и девона, были очень разнообразны в прежние геологические эпохи, а в современной флоре по числу видов, родов и семейств уступают только покрытосеменным растениям. Из-за огромного разнообразия относимых сюда растений практически невозможно дать общую характеристику отдела, однако очень многие таксоны представляют собой «синтетические типы», и между самыми резко различающимися представителями существуют почти полные ряды переходных форм. Это подтверждает правомерность включения всех их в один отдел, но делает его систему весьма запутанной и нестабильной. Главные особенности папоротниковидных составляют: исходно *терминальные* веретеновидные эвспорангии, вскрывающиеся *продольной щелью*, и *центральная протоксилема*. Оба признака ясно выражены только у немногих наиболее примитивных форм. Стела корня представлена типичным радиальным проводящим пучком. Все современные представители обладают *многожгутиковыми сперматозоидами*, у которых число жгутиков всегда заметно больше 20.

3.4.1. Classis Rhyniopsida, i. s. — класс риниевые

Целиком вымерший класс, представители его известны от рубежа силура и девона до среднего девона включительно. Спорофиты имели теломную организацию. Ветвление теломов часто описывают как апикальное дихотомиче-

ское, но строение апексов риниевых достоверно не выяснено, и ветвление, возможно, было латеральным. Большинство представителей известны по фрагментам надземных теломов, но, вероятно, всем риниевым были свойственны стелющиеся по субстрату разветвленные ризоиды, от которых отрастали ортотропные надземные ветви. Анатомически ризоиды и надземные ветви практически не различались. Они имели толстый кортекс с многослойной периферийной хлоренхимой, центральный цилиндр был представлен гаплог-

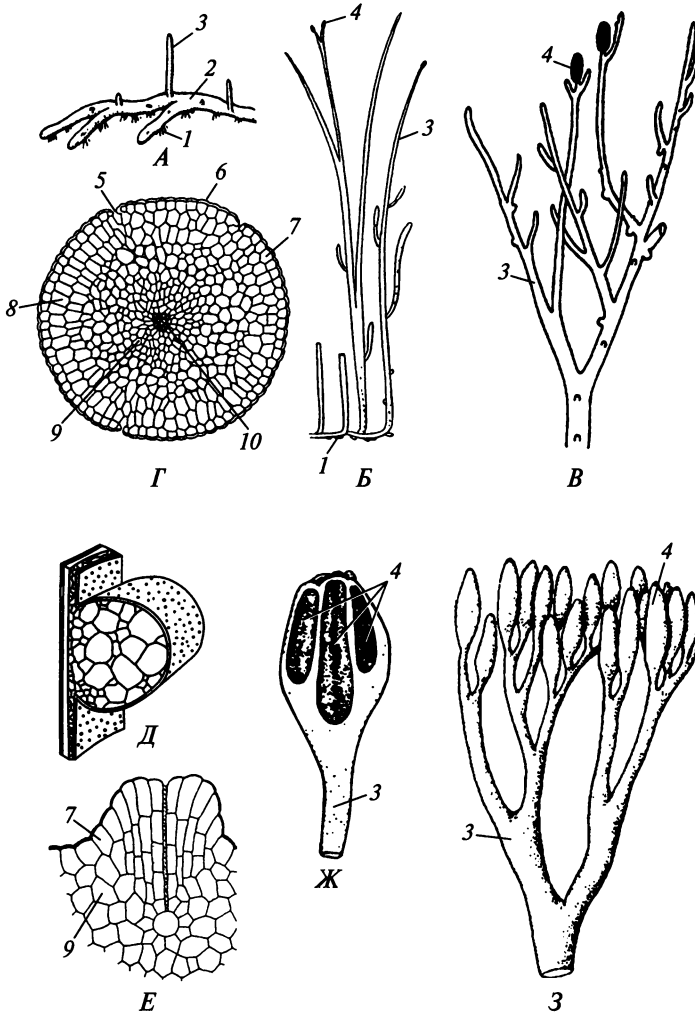


Рис. 113. Rhyniales:

А, Б — реконструкции облика молодого и взрослого растений *Rhynia gwynne-vaughanii*; В — внешний вид *Rh. gwynne-vaughanii*; Г — анатомия теломы *Rh. gwynne-vaughanii*; Д — деталь строения стенки трахеиды П-типа; Е — канал в кортексе теломы *Rh. gwynne-vaughanii*; Ж — синангий *Yarravia* sp., З — собрание спорангиев *Hedeia* sp.; 1 — ризоиды; 2 — ризоомид; 3 — телом; 4 — спорангий; 5 — устье; 6 — кутикула; 7 — эпидерма; 8 — хлоренхима; 9 — кортикальная паренхима; 10 — ксилема

телой с центральнoй протоксилемой (см. рис. 113, Г). Ксилема сложена трахеидами С- или П-типа (см. рис. 113, Д). По строению трахеид риниевые примитивнее куксоний, но более продвинуты, чем все остальные современные им высшие растения.

Стенка терминальных веретеновидных спорангиев состояла из многих слоев клеток, гистологически не отличавшихся от клеток периферийной зоны кортекса телoма. Стела телoма подходила к самому спорангию, в основании которого развивалась «подушка» из трахеид и паренхимных клеток, возможно, представлявшая собой рудимент колонки. Зрелые спорангии вскрывались продольной щелью. Все риниевые были гомоспоровыми растениями, продуцировавшими мелкие трилетные споры. Гаметофиты риниевых известны плохо.

Вероятнее всего этот класс представляет собой парафилетическую группу, но его представители связаны очень полными переходами. Предки риниевых достоверно не известны. Они возникли практически одновременно с плауновидными, но независимо от них.

Ordo Rhyniales — порядок риниевые

Порядок включает наиболее примитивные нижнедевонские риниевые, из которых достаточно полно изучена только *Rhynia gwynne-vaughanii*. Ринии (см. рис. 113, А—Г) были свойственны неравно дихотомировавшие однотипные цилиндрические телoмы. Судя по облику растения, ветвление было в основном латеральным. Телом имел относительно очень толстый кортекс, в котором субэпидермально располагалась многослойная хлоренхима из однородных изодиаметрических клеток, и узкую цилиндрическую гаплостелу. Трахеиды протоксилемы были кольчатыми и спиральными, а метаксилемы — С-типа (см. рис. 113, Д). У этого вида описаны очень своеобразные полости в кортексе, сообщавшиеся с внешней средой узким каналом (см. рис. 113, Е). Эти структуры первоначально приняли за архегонии, на основании чего *R. gwynne-vaughanii* некоторое время считали гаметофитом «*Rhynia*» *major* (= *Aglaophyton major*). Однако впоследствии в органической связи с телoмами *R. gwynne-vaughanii* были обнаружены спорангии и таким образом была доказана спорофитная природа этих растений. Функция их кортикальных полостей не известна.

По-видимому, каждый телом потенциально мог завершиться спорангием. В стенке спорангия проходили два продольных ряда толстостенных клеток, вероятнее всего обеспечивавшие его вскрывание.

К этому порядку относят также несколько родов, известных по небольшим фрагментам тела, не позволяющим реконструировать все растение. Род *Hedeia* известен по компактным щитковидным собраниям спорангиев на верхушках коротких многократно дихотомировавших веточек (см. рис. 113, З). Еще более тесная агрегация спорангиев у *Yarravia* выражалась в их срастании друг с другом в *синангий*, завершавший веточку телoма (см. рис. 113, Ж). Положение собраний спорангиев *Hedeia* и синангиев *Yarravia* на теле растения, равно как и облик целых растений, неизвестны.

Представители Rhyniales были низкорослыми гелофитами, обитавшими в тех же биотопах, что и растения из группы Protracheophyta.

Ordo Trimerophytáles — порядок тримерофитовые

Представители порядка — ниже- и среднедевонские растения, имевшие одну (*Pértica*, *Trimerophýton*) или несколько (*Psilophýton*) более толстых скелетных осей, на которых располагались более тонкие ветви. Ветви были неодинаковы. Более мощные многократно ветвились, причем у некоторых видов от самого основания, так что возникает впечатление множества веточек, отрастающих непосредственно от скелетной оси. Более слабые ветви ветвились значительно слабее (*Trimerophýton*) или оставались неразветвленными, быстро прекращали рост и выглядели как небольшой «пенек» чуть выше развилки осей (*Pértica*, *Psilophýton*) (рис. 114, А, стрелки). Тип ветвления тримерофитовых достоверно неизвестен, но обычно его считают апикальным, причем характерное ветвление с образованием «пеньков» описывают как две последовательные сближенные резко неравные дихотомии. Конструкция более мощных ветвей в целом повторяла конструкцию скелетной оси, но дистальные их участки обычно были разветвлены изотомически и у стерильных ветвей слабо уплощены. На телах *Psilophýton* беспорядочно располагались невакуляризованные эмергенцы длиной до 2,5 мм (см. рис. 114, Б, В). Предполагают, что некоторые базальные ветви начали преобразовываться в корни, но надежных доказательств этого нет.

Периферийную ткань кортекса скелетных осей и толстых ветвей описывают как колленхиму. Внутренняя часть кортекса была выполнена паренхимой. Центральный цилиндр представлен гапlostелой с центрархной протоксилемой. В скелетных осях и вегетативных ветвях он был в поперечном сечении круглым (см. рис. 114, Е), а в спороносных осях — эллиптическим с сильно уплощенной протоксилемой. Протоксилема состояла из кольчатых и спиральных трахеид, а метаксилема — из лестничных трахеид П-типа (см. рис. 114, Ж). Относительный объем метаксилемы выше у более продвинутых представителей. По-видимому, это стало следствием происшедшего в эволюции *Trimerophytales* продления периода формирования проводящих тканей в осевых органах, что в свою очередь могло стать предпосылкой появления вторичного утолщения у потомков этого таксона.

Спорангии располагались терминально парами на конечных разветвлениях особых густо ветвящихся фертильных веточек, которые хорошо выделяются в системе вегетативных теломов (см. рис. 114, А, В, Б, Г) и могут быть названы репродуктивными органами, *фруктификациями* очень примитивного типа (см. рис. 114, В, Д). Сами спорангии тоже очень примитивны, так как их многослойная стенка гистологически идентична внешней зоне кортекса теломов.

По мелким фрагментам тела тримерофитовые не всегда достоверно отличимы от риниевых, от которых они произошли.

Тримерофитовые были прибрежными растениями, некоторые из них, возможно, — галофитами. Более примитивные представители из родов *Trimerophyton* и *Psilophyton* скорее всего не превышали в высоту 70—100 см, тогда как растения из рода *Pértica*, вероятно, могли достигать 3 м в высоту.

В порядок риниевые часто включают все теломные *Tracheophyta*, повышая ранг этого таксона до отдела — *Rhyniophyta*. Однако такое решение нельзя признать удачным, поскольку главное сходство всех этих растений — теломная организация — отражает их глубокую примитивность и может быть симплези-

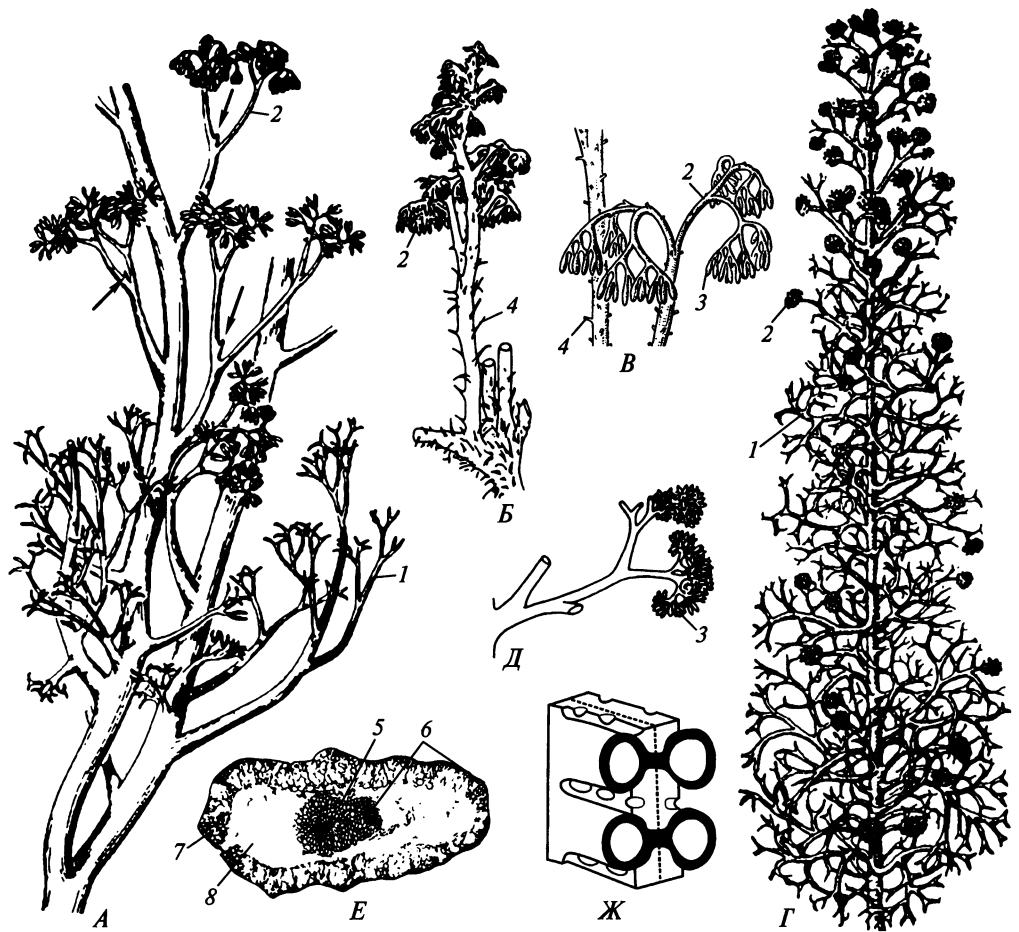


Рис. 114. Trimerophytales:

A — реконструкция ветви *Psilophyton dawsonii*; *B* — реконструкция внешнего вида *P. crenulátum*; *B* — внешний вид фруктификации *P. princeps*; *Г* — реконструкция внешнего вида *Pertica quadrifaria*; *Д* — внешний вид фруктификации *P. quadrifaria*; *Е* — анатомическое строение теломы *P. dawsonii*; *Ж* — строение стенки трахеиды; 1 — вегетативный телом; 2 — фруктификация; 3 — спорангий; 4 — эмергенц; 5 — ксилема; 6 — кортекс; 7 — колленхима; 8 — кортикальная паренхима

оморфией или гомоплазией, тогда как по многим существенным особенностям строения и расположения спорангиев, архности протоксилемы, тонкой структуре стенки водопроводящих элементов теломные растения весьма различаются. Комплекс форм Rhyniales + Trimerophytales по этим признакам сходен как с папоротниками и членистостебельными, от примитивнейших представителей которых их трудно отграничить, так и с семенными растениями, тогда как Zosterophylloids более близки к Lycoperidophyta (см. ранее). Cooksoniaceae сочетает некоторые признаки папоротниковидных и плауновидных, но значительно превосходит примитивных представителей тех и других по организации водопроводящих элементов и потому едва ли годится на роль общего предка обоих отделов. Другие Protracheophyta еще менее сходны с группой Rhyniales + Trimerophytales, чем куксониевые. Правильнее всего ограничить риниевые по-

рядками Rhyniales и Trimerophytales и включить в отдел Pteridophyta в ранге класса Rhyniopsida неопределенного систематического положения.

Trimerophytales более эволюционно продвинуты, чем Rhyniales, и могут быть потомками последних, хотя существовали в то же время, что и известные нам Rhyniales. Велика вероятность того, что Trimerophytales были предками подотделов Articulatae, Filices и отдела Spermatophyta. Возможно, что к классу Rhyniopsida следует относить род *Taenioocrada* (см. с. 174—176).

3.4.2. *Subdivisio Articulatae vel Equisetophytina* — подотдел членистостебельные, или хвощовые

Самые примитивные представители подотдела еще были теломными, но большинство известных представителей имеет побеговую организацию. Для подотдела в целом характерно мутовчатое расположение боковых ветвей, присущее уже ряду теломных форм и всем побеговым формам. Листья у побеговых членистостебельных также располагаются мутовками, никогда не бывают улиткообразно скрученными и сложно расчлененными. Они быстро прекращают апикальный рост, но нередко на большем или меньшем протяжении соединены друг с другом в пределах мутовки в так называемое листовое влагалище, не гомологичное влагалищу листа семенных растений. Фруктификации членистостебельных сильно изменялись в ходе эволюции этого таксона, но спорофиллы возникли только у единичных представителей.

Стела варьирует от актиностелы с мезархной протоксилемой до артростелы с эндархной протоксилемой. Листовые следы чаще всего однопучковые, над местом их отхождения никогда не бывает лакуны. Лакуны иногда развиты над местами отхождения пучков веточных следов, но обычно вообще не связаны ни с какими следами. Характерна резорбция протоксилемы (однако у ряда представителей протоксилема сохранялась!).

Classis Cladoxylópsida — класс кладоксилеевые

Целиком вымерший класс теломных растений, его представители известны со среднего девона по нижний карбон включительно. Большинство кладоксилеевых сохранилось в виде небольших фрагментов, по которым не удастся реконструировать облик целого растения, но, по-видимому, всем им была свойственна резкая дифференциация теломов и четко выраженная система скелетных осей. Тип ветвления достоверно не известен, но скелетные оси выглядят как моноподии, несущие по спирали боковые ветви (рис. 115, А, Б, К, С). Шаг спирали вдоль скелетной оси варьировал, и некоторые ветви были сближенными, но настоящих мутовок, вероятно, еще не было. Мелкие ветви многократно бифуркировали (см. рис. 115, Б). Конечные теломы у *Ibyka* (ибика) были закручены базипетально, а у *Calamophyton*, возможно, уплощены (см. рис. 115, Т, М).

Одни кладоксилеевые имели колонновидные стволы до 1 м высотой (*Calamophyton*, *Pseudosporochnus* и др.; см. рис. 115, А, М) с кроной ветвей на верхушке. Ветви кроны располагались в розетке, обладали, по-видимому, ограниченным ростом и обильно ветвились то вильчато, то пучками на веточки

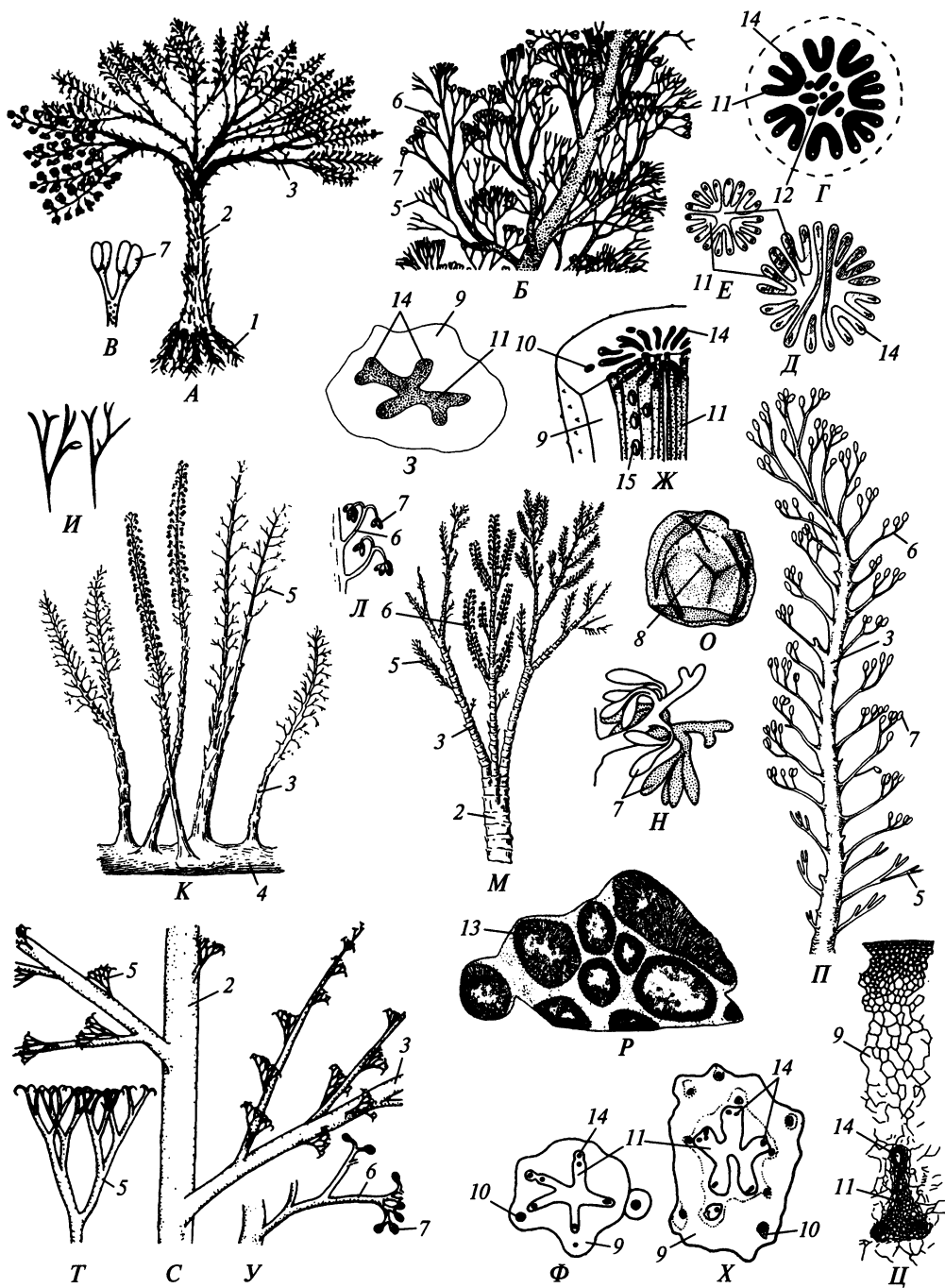
II порядка, на которых по спирали располагались повторно дихотомировавшие веточки III порядка. От основания ствола отрастали корни. У *Ibyka* ветви I порядка располагались более или менее равномерно на всем протяжении главной оси¹ (см. рис. 115, С). *Hуenia* (гиения) отличалась плагиотропной главной осью, которую принято описывать как корневище (см. рис. 115, К). По ее верхней стороне нечеткими рядами располагались ортотропные ветви менее 1 м высотой, из которых некоторые дихотомировали. На них находились значительно более тонкие ветви, дважды-трижды дихотомировавшие на нитевидные доли (см. рис. 115, И). Корни *Ibyka* и *Hуenia* не известны.

Структура стелы представляет наиболее характерную черту кладоксилеевых. В простейшем случае (*Ibyka*, *Iridópteris*, *Arachnóxylon*) это была типичная актиностела в главных осях и гаплостела в тонких боковых ветвях (см. рис. 115, З, Ф, Ц). Однако у большинства кладоксилеевых, по-видимому, в толстых ветвях и стволах была *стела* особого *кладоксилеевого типа*, представлявшая собой глубоко метаморфизированную актиностелу (см. рис. 115, Г—Ж). Ее ксилема имеет вид радиально вытянутых пластин, нерегулярно перфорированных и разнообразно анастомозирующих друг с другом. У *Rhymokálon* в центре оси впере­мешку располагались трахеиды и паренхимные клетки, а у других представителей (*Pseudosporochnus*, *Calamophyton*, *Protohyenia*, *Cladóxylon* и др.) была сердцевина, в которой проходили тяжи ксилемы. Периферические и сердцевинные тяжи ксилемы разнообразно анастомозировали друг с другом. Протоксилема из кольчатых и спиральных трахеид была централь­ной в гаплостеле и мезархной в актиностеле и стеле кладоксилеевого типа и у большинства форм была недолговечной. На месте разрушенной протоксилемы у одних родов оставалась лакуна (*Rhymokálon*, *Ibyka* и др.; см. рис. 115, Ц), а у других в лакуну вращалась паренхима, и возникали так называемые *периферийные петли метаксилемы* (*Pseudosporochnus*, *Calamophyton*, *Cladoxylon*, *Pietzschia* и др.). У одних представителей метаксилема состояла из лестничных трахеид, у других — из лестничных и точечных. У некоторых видов на внешнем крае пластины ксилемы трахеиды располагались четкими радиальными рядами (см. рис. 115, Р), что порой интерпретируют как результат вторичного утолщения. У *Pietzschia* на периферии стелы между пластинами ксилемы находились пластины склеренхимы.

Фруктификации варьировали от дихотомирующих тонких веточек с парными терминальными эвспорангиями, располагавшимися среди вегетативных веточек и сходных с ними (*Ibyka*, *Pseudosporochnus*, *Protohyenia* и близкие формы; см. рис. 115, Б, Л, П, У), до характерно разветвленных *спорангиофоров*, сидящих зонами на ветвях II порядка и мало похожих на находящиеся на них же вегетативные веточки (*Calamophyton* и др.; см. рис. 115, Н). Все кладоксилеевые были гомоспоровыми растениями, продуцировавшими трилетные споры (см. рис. 115, О). Гаметофиты кладоксилеевых не известны.

В классе Cladoxylopsida иногда выделяют два порядка — Iridopteridáles (*Ibykáles*) и Cladoxyláles (*Hуeniáles*), различая в последнем несколько семейств. Для первого порядка характерны актиностела, лакуны на месте протоксилемы и примитивный тип фруктификаций. Признаки второго порядка — стела кладоксилеевого типа, периферийные петли метаксилемы и в целом более продвинутое строение фруктификаций.

¹ До сих пор не известно, была ли эта ось стволом или крупной ветвью кроны.



Часть кладосилеевых традиционно относили к примитивным первичным папоротникам, тогда как других включали — отчасти из-за ошибочных реконструкций (см. рис. 115, *M*) — в членистостебельные. В настоящее время логичнее объединить их все в класс *Cladoxylopsida*, представляющий собой, как и многие примитивные таксоны, «синтетический тип». По строению ветвей

Рис. 115. Cladoxylopsida:

A—B — *Pseudosporochnus nodosus* (*A* — реконструкция целого растения, *B* — боковая ветвь I порядка, *B* — фруктификация); *Г—Е* — строение стелы *P. nodosus* на поперечных срезах ветвей соответственно II, I и III порядков; *Ж* — трехмерная реконструкция стелы *Rhymokalon trichium*; *З* — строение стелы *Arachnóxylon kopfii* на поперечном срезе; *И—Л* — *Huynia elegans* (*И* — вегетативные теломы, *К* — реконструкция целого растения, *Л* — фруктификации); *М—О* — *Calamophyton primaevum* (*М* — внешний вид, *Н* — фруктификация, *О* — спора с проксимального полюса); *П* — внешний вид *Protohuenia janovii*; *Р* — вторичная ксилема в стеле ветви *Xenocladia medullosina*; *С—Ф* — *Ibyka amphicoma* (*С* — общий вид, *Т* — вегетативные теломы; *У* — фруктификация, *Ф* — поперечный срез ветви); *Х* — поперечный срез ветви *Iridopteris eriensis*; *Ц* — анатомия ветви *Reimannia aldenensis*; *1* — корень; *2* — ствол; *3* — боковая ветвь; *4* — «корневище»; *5* — вегетативные теломы; *6* — фруктификация; *7* — спорангий; *8* — лета; *9* — кортекс; *10* — веточный след; *11* — метаксилема; *12* — сердцевина; *13* — вторичная ксилема; *14* — полости на месте протоксилемы; *15* — «лакуны» в метаксилеме

←

кроны и наиболее примитивных фруктификаций Cladoxylopsida сходны с Trimerophytales, от которых они, по-видимому, и произошли. Общим происхождением от тримерофитовых могут быть обусловлены и общие эволюционные тенденции, и сходство Cladoxylopsida с примитивными Zygoteridopsida (см. далее) из подотдела Filices. В то же время тенденция к мутовчатому ветвлению, некоторые особенности фруктификаций и разрушение протоксилемы с образованием лакун теснее сближают этот класс с типичными Articulatae. Вполне вероятно, что другие классы членистостебельных произошли от кладоксилеевых (Iridopteridales).

Classis Sphenophyllópsida — класс клинолистниковые

Представители класса появились в верхнем девоне и вымерли в перми. Для них были характерны строго *мутовчатое расположение листьев* (у примитивных форм — боковых теломов), олигоархная (обычно триархная) *актиностела* и *эксархная* протоксилема, *не разрушающаяся* с образованием водоносных полостей.

Наиболее примитивные клинолистниковые — теломные растения (верхнедевонская *Pseudobornia ursina*; рис. 116, *A*). Это были, вероятно, деревья до 20 м высотой с прямым стволом до 40 см в диаметре. Строение апекса и тип ветвления достоверно неизвестны, но наиболее вероятно, что и ствол, и ветви ветвились латерально и нарастали моноподиально. На тонких ветвях мутовками по 4 располагались *плоскоцветки*. Каждая из них повторно дихотомировала до 4 раз на длинные перистые доли, несшие многочисленные нитевидные теломы. Фруктификации представляли собой рыхлые стробилы до 30 см длиной с мутовками спорангиофоров, напоминавших вегетативные ветви. В отличие от этих ветвей спорангиофоры заворачивались акропетально и несли до 30 спорангиев на абаксиальной стороне.

Большинство клинолистниковых имело побеги (см. рис. 116, *Б—Д*) и придаточные корни. Это были некрупные растения, по-видимому, не превышавшие 2—3 м в высоту с непропорционально тонкими стеблями до 0,5 см в диаметре. Побеги были радиально-симметричны, что свидетельствует об их ортотропном росте. В апексе побегов располагалась единственная инициаль-

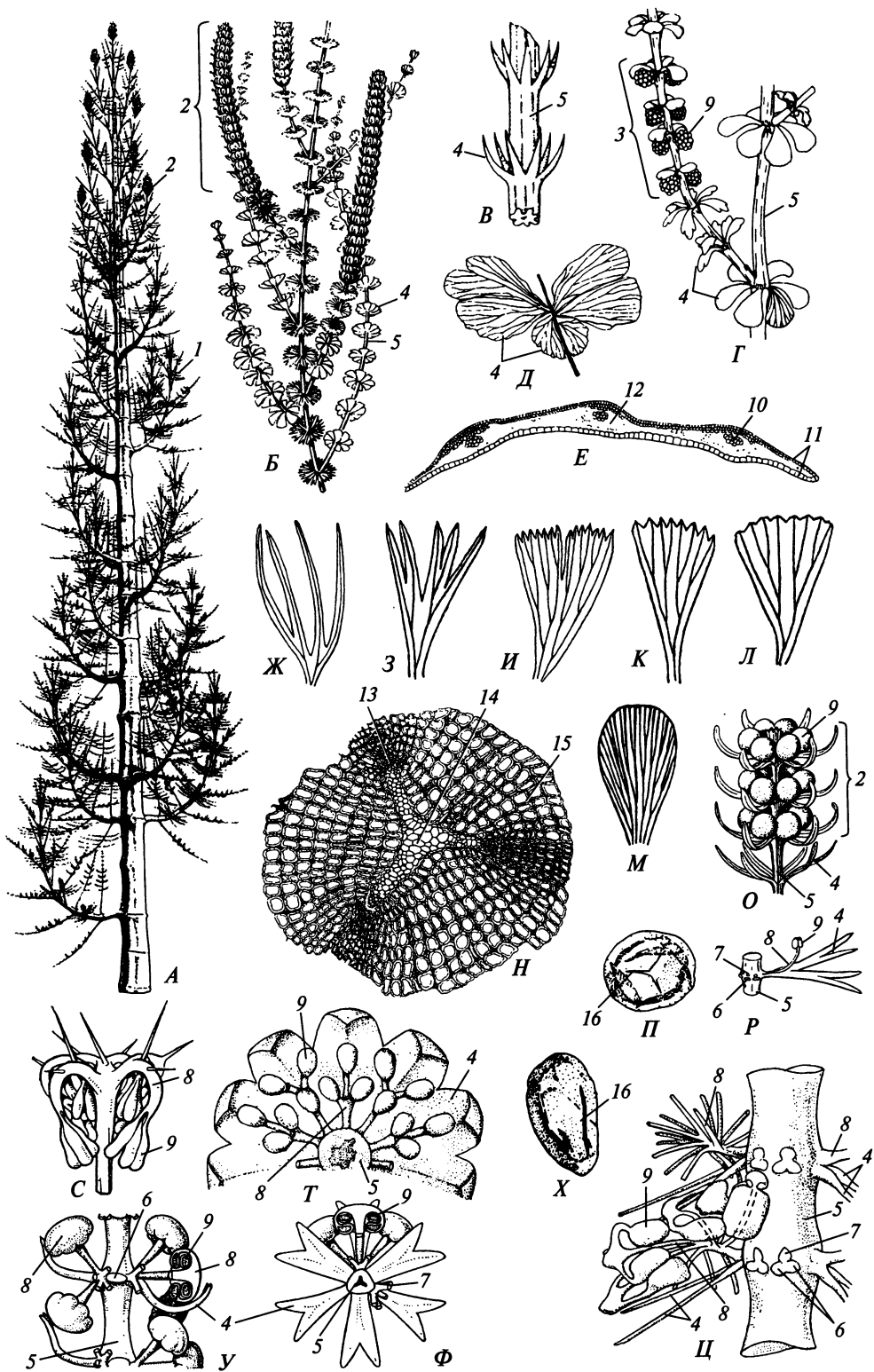


Рис. 116. Sphenophyllopsida:

A — реконструкция внешнего вида *Pseudobornia ursina*; *Б* — реконструкция внешнего вида *Sphenophyllum cuneifolium*; *В* — участок побега *Mesidiophyton páulus*; *Г* — участок побега с фертильной зоной *Lilpopia raciborskii*; *Д* — анизофиллия у *Sphenophyllum speciósum*; *Е* — анатомия листа *S. stephanense* на поперечном срезе; *Ж* — лист *S. myriophyllum*; *З*, *К* — лист *S. cuneifolium*; *И* — лист *S. majus*; *Л* — лист *S. emarginátum*; *М* — лист *S. verticillátum*; *Н* — строение ксилемы стебля *S. plurifoliátum* на поперечном срезе; *О* — фруктификация *Bowmanites aquensis*; *П* — трилетная спора *Sphenophyllum tenérrimum* с проксимального полюса; *Р* — деталь фруктификации *Sphenophyllostáchys majus*; *С* — спорангиофор *Eviostachya hoegii*; *Т* — деталь фруктификации *S. dawsonii*; *У*, *Ф* — детали фруктификации *Peltastrobus réedae* (*У* — с частично удаленными листьями); *Х* — монолетная спора *Sphenophyllum myriophyllum* в косопроксимальном положении; *Ц* — деталь фруктификации *Bowmanites fertilis* (листья частично удалены); *1* — телом; *2* — стробил; *3* — фертильная зона; *4* — лист; *5* — стебель; *6* — основание отделенного листа; *7* — основание отделенного спорангиофора; *8* — спорангиофор; *9* — спорангий; *10* — проводящий пучок; *11* — эпидерма; *12* — мезофилл; *13* — протоксилема; *14* — метаксилема; *15* — вторичная ксилема; *16* — лета

←
 ная клетка; строение апексов корней неизвестно. Проводящая система корней состояла из типичного для корней высших растений радиального пучка с ди-триархной ксилемой.

Побеги ветвились, вероятно всего, латерально, причем боковая ветвь находилась *рядом* с листом, хотя ее след отходил от стелы стебля *над* листовым следом. Листья располагались на узлах чаще всего по 6 или 9, причем листья соседних мутовок *не чередовались*, а находились на одних и тех же ортостихах (см. рис. 116, *Б*, *В*, *Г*, *О*). У верхнедевонских форм листья были почти до основания рассечены на дихотомирующие доли и сильно напоминали системы разветвленных в одной плоскости уплощенных теломов, или *плосковетки* (см. рис. 116, *Ж*). В эволюции клинолистниковых листья становились все более цельными и в конце концов приобрели характерную узкообратнотреугольную форму с двураздельной зубчатой или даже цельной верхушкой. Некоторым видам была свойственна гетерофиллия или анизофиллия (см. рис. 116, *З*—*М*, *Д*). Листовой след состоял из одного или немногих проводящих пучков, повторно дихотомировавших в пластинке листа (см. рис. 116, *М*).

Ребристые вдоль ортостих стебли были непропорционально тонкими и по всем расчетам не могли быть прямостоячими. Большинство клинолистниковых было, вероятно, лианами, цеплявшимися за другие растения жесткими листьями; некоторые виды имели на побеге шипы, которые также могли служить для закрепления на опоре. Многие виды росли чистыми густыми зарослями, в которых растения цеплялись друг за друга. В стеблях была развита актиностела с 3(6) ребрами экзархной протоксилемы из кольчатых и спиральных трахеид. В редких случаях тяжи протоксилемы были двойными (*Cheirostróbus*). Метаксилема состояла из лестничных трахеид. Ряду видов было свойственно вторичное утолщение и вторичная ксилема из лестничных и точечных трахеид¹ и тяжелой паренхимы (см. рис. 116, *Н*). На поверхности стебля у них развивалась перидерма.

Фруктификации располагались на специализированных боковых побегах в виде терминальных стробил до 10 см длиной и реже в виде фертильных зон,

¹ Клинолистниковым свойственны необычно длинные трахеиды. Самые длинные известные трахеиды имели некоторые виды *Sphenophyllum* — до 30 мм.

чередовавшихся с зонами трофофиллов (см. рис. 116, Б, Г, О). Сами фруктификации отличались большим разнообразием (см. рис. 116, О, Р—Ф, Ц), их признаки используют для разделения клинолистниковых на семейства. Базовый тип фруктификаций представляют осевые разветвленные или неразветвленные спорангиофоры с терминальными спорангиями (см. рис. 116, Р—Т, Ц). У некоторых форм они располагались на узлах, чередуясь с обычными листьями, но у большинства клинолистниковых спорангиофоры помещались на узлах стробиллов с мутовками из 6 листьев, резко отличающихся формой от вегетативных листьев. У ряда родов все листья в такой мутовке на большем протяжении срастались друг с другом в чашевидное «влагалище» (см. рис. 116, Т). У *Peltastróbus* конечные веточки разветвленных спорангиофоров были пельтатными и несли на базископической стороне 2 ряда по 6—8 спорангиев (см. рис. 116, У, Ф). У одного вида описаны микроспорангии с множеством мелких микроспор и внешне не отличавшиеся от них мегаспорангии, содержавшие 16 значительно более крупных мегаспор. Все остальные клинолистниковые были гомоспоровыми растениями. Споры моно- или трилетные (см. рис. 116, П, Х). Гаметофиты клинолистниковых не известны.

По-видимому, все клинолистниковые были гигрофитами. Одни, вероятно, образовывали одновидовые заросли в прибрежных поясах растительности, другие формировали подлесок влажных лепидодендроновых и каламитовых лесов.

По побеговой организации большинства представителей, мутовчатому расположению листьев или теломных ветвей, строению спорангиофоров *Sphenophyllopsida* более продвинуты, чем *Cladoxylopsida*. Однако значительно более просто устроенная типичная актиностела, отсутствие «периферийных петель метаксилемы» и водоносных полостей на месте протоксилемы не позволяют считать их потомками кладоксилеевых. Вероятнее всего оба класса представляют сестринские группы¹.

Classis Equisetópsida — класс хвощовые

Почти целиком вымерший класс, представлен в современной флоре единственным родом — хвощ (*Equisétum*) с 20—30 видами. Хвощовые имеют мутовчато расположенные ветви и листья, что придает их побегам четко выраженное метамерное строение («членистость»). Характерно разрушение протоксилемы с образованием водоносных полостей. Происхождение хвощовых точно не известно, но вероятно их родство с кладоксилеевыми.

Ordo Calamostachyáles — порядок каламитовые (каламостахиевые)

Растения порядка существовали в карбоне и перми. Это были травы, лианы или деревья, некоторые до 30 м в высоту и 40 см в диаметре основания ствола. По-видимому, всем им были свойственны корневища с придаточными

¹ По признаку экзархности протоксилемы в стеблях *Sphenophyllopsida* более сходны с *Lycopodiophyta*, чем с другими *Pteridophyta*. В этом проявляется *правило Кренке*, согласно которому таксоны различаются не признаками, а частотами признаков: то, что типично для одного таксона, встречается и у другого, но как редкий вариант или аномалия, и наоборот.

корнями (рис. 117, А, В, Е). Надземные побеги в зависимости от вида и порядка ветвления побега несли многочленные (от 4 до 60) мутовки листьев (рис. 117, Б, И). У нижнекарбонных *Archaeocalamites* листья многократно дихотомировались (см. рис. 117, Ж, З), подобно листьям архаичных *Sphenophyllopsida*, и напоминали плосковетки, а у других родов были цельными линейными, обычно срастающимися основаниями во влагалище. У ряда нижнекарбонных родов (семейство *Archaeocalamitaceae*) листья соседних узлов находились на одних и тех же ортостихах, с которыми совпадали продольные ребра на междоузлиях (сходство с *Sphenophyllales*) (рис. 117, Г). У большинства каламитовых листья на смежных узлах располагались на разных ортостихах и ребра в смежных междоузлиях чередовались друг с другом (см. рис. 117, Д), а их соединение в узле выглядело как поперечная зигзагообразная линия. Побеги нарастали благодаря апикальной меристеме с единственной инициальной клеткой и ветвились латерально. Боковые ветви отрастали чуть выше мутовки листьев в промежутках между некоторыми листьями.

Корни имели характерное для большинства сосудистых растений строение (рис. 118, Е) с типичным радиальным проводящим пучком с диархной экзархной ксилемой. Стела стебля была представлена полистелой у *Archaeocalamitaceae* и артростелой у других каламитовых (см. рис. 118, Б, В). Протоксилема варьировала от почти экзархной (*Archaeocalamitaceae*) до почти эндархной. Она была недолговечной, и после ее разрушения в меристелах оставались водонесные *каринальные* полости (см. рис. 118, А, Г, Д). Метаксилема состояла из лестничных трахеид. Всем каламитовым было свойственно вторичное утолщение. Вторичная ксилема (см. рис. 118, Д, Ж, З) состояла из лестничных, сетчатых и точечных трахеид и паренхимных лучей, широких первичных и узких вторичных. Ряду каламитовых была присуща перидерма (*Arthrópitys*; см. рис. 118, Г). По-видимому, все каламитовые были гигрофитами или гелофитами, в связи с чем у них в кортексе корней и корневищ и в мезофилле были развиты крупные воздухоносные полости (см. рис. 118, Г, Е, И, К); очень крупная воздухоносная полость формировалась также в стебле на месте разрушающейся сердцевинной паренхимы (см. рис. 118, А).

Фруктификации были представлены находившимися на концах боковых ветвей стробилами, в которых обычно чередовались мутовки листьев и пельтатных неразветвленных спорангиофоров с двумя или четырьмя спорангиями на базископической стороне щитка (рис. 119, А, Е, Ж). Листья стробила отличались размером и формой от вегетативных листьев и у многих представителей срастались друг с другом основаниями (см. рис. 119, Ж). Спорангиофоры палеостахии (*Palaeostachya*) кажутся пазушными вследствие базипетального смещения, следы которого ясно заметны в прохождении веточного следа спорангиофора (рис. 119, И). Спорангиофоры мазостахиса (*Mazostáchys*) смещены акропетально к вышележащей мутовке листьев, а у пендулостахиса (*Pendulostáchys* (= *Cingularia*)) расположены фактически на абаксиальной стороне листьев (см. рис. 119, К, М), но их следы проходят независимо от листовых следов, ответвляясь от стелы стробила значительно ниже последних. Таким образом, у этого рода имелись *спорофиллы*, характерные для подотдела *Filices* и в целом не свойственные *Articulatae*¹. Уралостахия (*Uralostachya*) имела стро-

¹ Проявление правила Кренке.

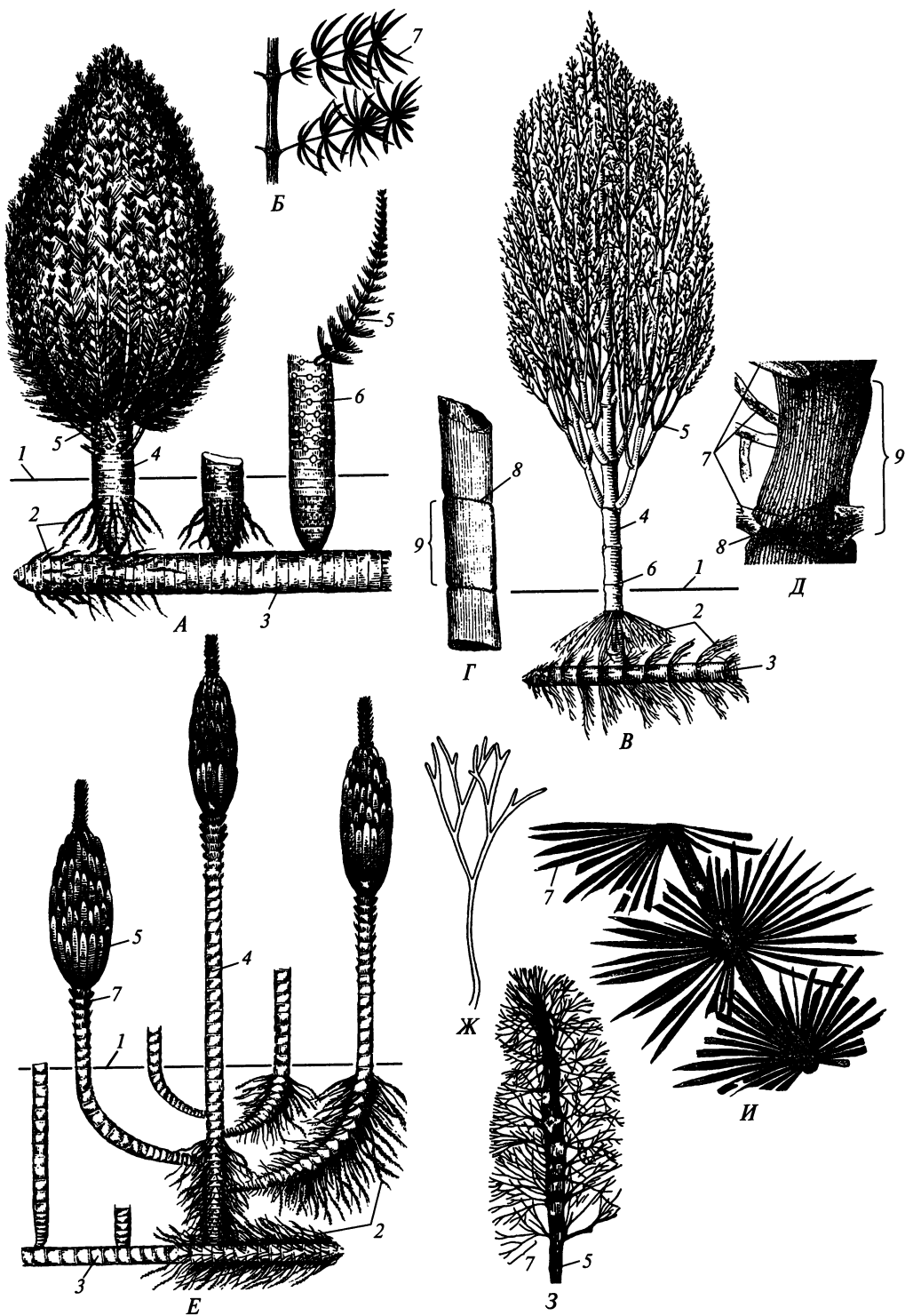


Рис. 117. Внешний вид представителей Calamostachyales:

A — реконструкция растения *Crucicalamites* sp.; *Б* — часть ветви *Asterophyllites* sp.; *В* — реконструкция растения *Calamites carinatus*; *Г* — участок стебля *Archaeocalamites* sp. с нечередующимися в смежных междоузлиях ребрами и ложбинками; *Д* — участок побега *Calamites ramosum* с чередующимися в смежных междоузлиях ребрами и ложбинками; *Е* — реконструкция растения *Stylocalamites* sp.; *Ж*, *З* — лист и олиственная ветвь *Archaeocalamites radiatus*; *И* — часть ветви *Annularia stellata*; *1* — уровень воды или субстрата; *2* — придаточные корни; *3* — корневище; *4* — ствол; *5* — ветвь кроны; *6* — веточный рубец; *7* — лист; *8* — узел; *9* — междоузлие



были однотипных мутовок, в которых пельтатные спорангиофоры располагались *между листьями*.

Большинство каламитовых относилось к гомоспоровым растениям, но некоторым была свойственна гетероспория, причем микро- и мегаспорангии находились на одном (см. рис. 119, *Л*) или на разных спорангиофорах одного стробила. У верхнекарбового каламокарпона (*Calamocarpon*) в мегаспорангии развивалась единственная спора (см. рис. 119, *З*), по-видимому, там же и прораставшая в гаметофит. Споры каламитовых трилетные (см. рис. 119, *Б—Д*) с мощным периспорием, расщеплявшимся на 3 лентовидные элатеры, или гаптэры, в одной точке прикрепленные к экзоспорию и свободно спирально завернутые вокруг споры. Элатеры способны к гигроскопическим движениям, разворачиваясь при подсыхании и вновь сворачиваясь вокруг споры при увлажнении (см. рис. 119, *Б, В*). Гаметофиты каламитовых известны недостаточно.

Каламитовые населяли лесные болота и заболоченные леса, в которых их древесные представители были эдификаторами каламитовых лесов или доминантами древесных лепидодендроновых в «смешанных» каламитово-лепидодендроновых лесах. Остатки растений этого порядка составляют основной компонент каламитовых каменных углей.

Calamostachyales, вероятно, произошли от Cladoxylopsida.

Ordo Equisetales — порядок хвощовые

Хвощовые возникли не позднее раннего карбона и продолжают существовать в виде единственного рода *Equisetum* (хвощ) с 20—30 современными видами. В организации хвощовых много общего с каламитовыми, но в стробилах мутовки спорангиофоров не перемежаются с мутовками листьев (рис. 120, см. рис. 123, *А, Б*). Все известные хвощовые — травянистые растения. Хвощи имеют систему моноподиально нарастающих разветвленных плагиотропных гипогеогенных корневищ, от которых отрастают ортотропные ассимилирующие надземные побеги (рис. 121, *Б, В, Д*). Вероятно, сходная конструкция побеговой системы была и у многих ископаемых представителей порядка (см. рис. 120, *Б*). У многих видов хвощей на плагиотропных корневищах образуются клубни (см. рис. 121, *И—Л*).

На узлах корневища и подземных участках ортотропных побегов развивается по мутовке корней (см. рис. 120, *Б, Д*; 121, *А, Б, В, Д*). Характерна дифференциация корней на толстые многолетние, отрастающие от некоторых

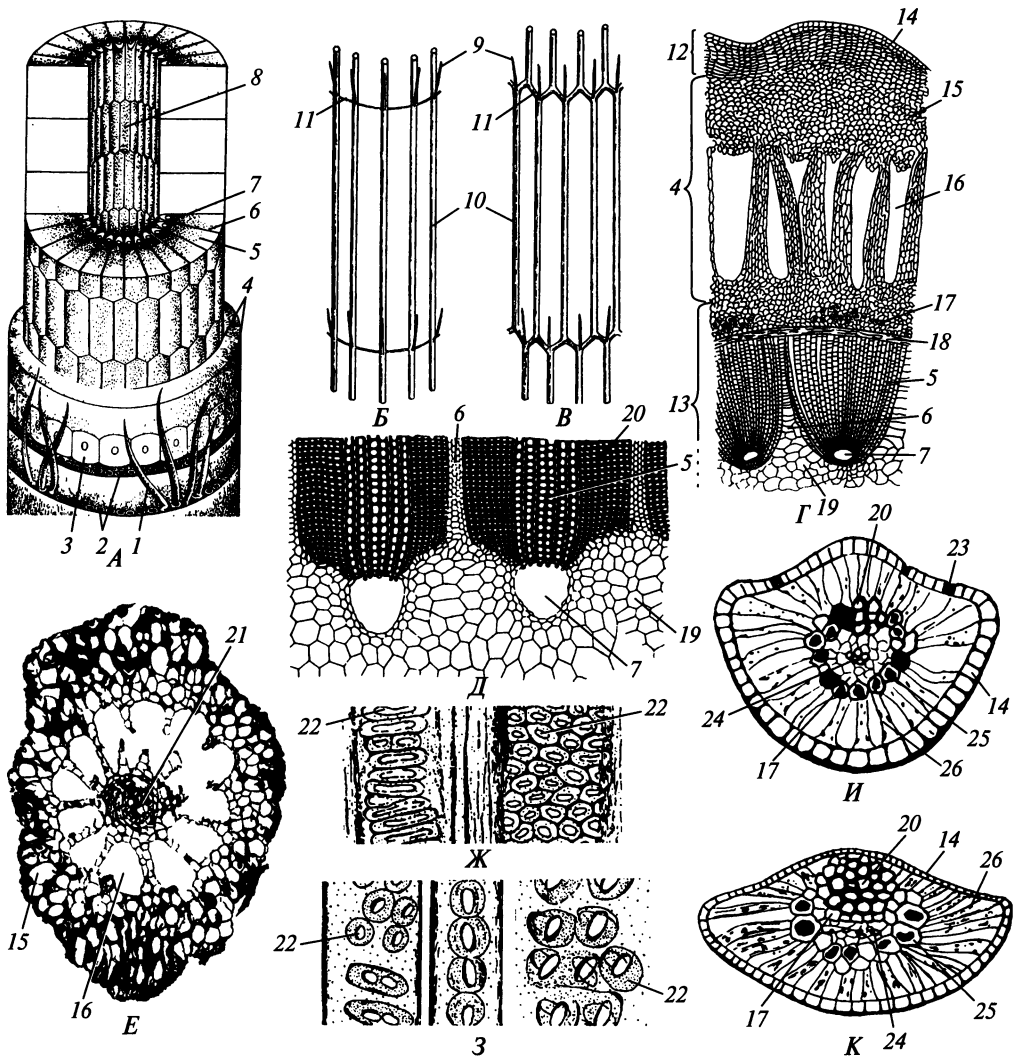


Рис. 118. Анатомия представителей Calamostachyales:

А — схема внутреннего строения стебля; Б — часть полистелы *Archaocalamites* sp.; В — часть артростелы *Calamites* sp.; Г — анатомия стебля *Astromyelon angustodunense*; Д — строение ксилемы *Calamodendron intermedium* на поперечном срезе стебля; Е — поперечный срез корня *Astromyelon williamsonii*; Ж, З — поровость трахеид вторичной ксилемы у *Arthropityx bistriata* (Ж) и *Archaocalamites esnostensis* (З); И, К — варианты анатомии листа *Calamocladus charaeformis*; 1 — листья; 2 — листовые рубцы; 3 — веточные рубцы; 4 — кортекс; 5 — вторичная ксилема; 6 — первичный луч; 7 — водоносная каринальная полость; 8 — воздухоносная сердцевинная полость; 9 — лиственный след; 10 — меристела; 11 — комиссура; 12 — перидерма; 13 — стела; 14 — эпидерма; 15 — кортикальная паренхима; 16 — воздухоносные кортикальные полости; 17 — флоэма; 18 — камбий; 19 — стеллярная паренхима; 20 — волокна; 21 — стела корня; 22 — окаймленная пора; 23 — устье; 24 — ксилема жилки листа; 25 — обкладка пучка; 26 — хлоренхима

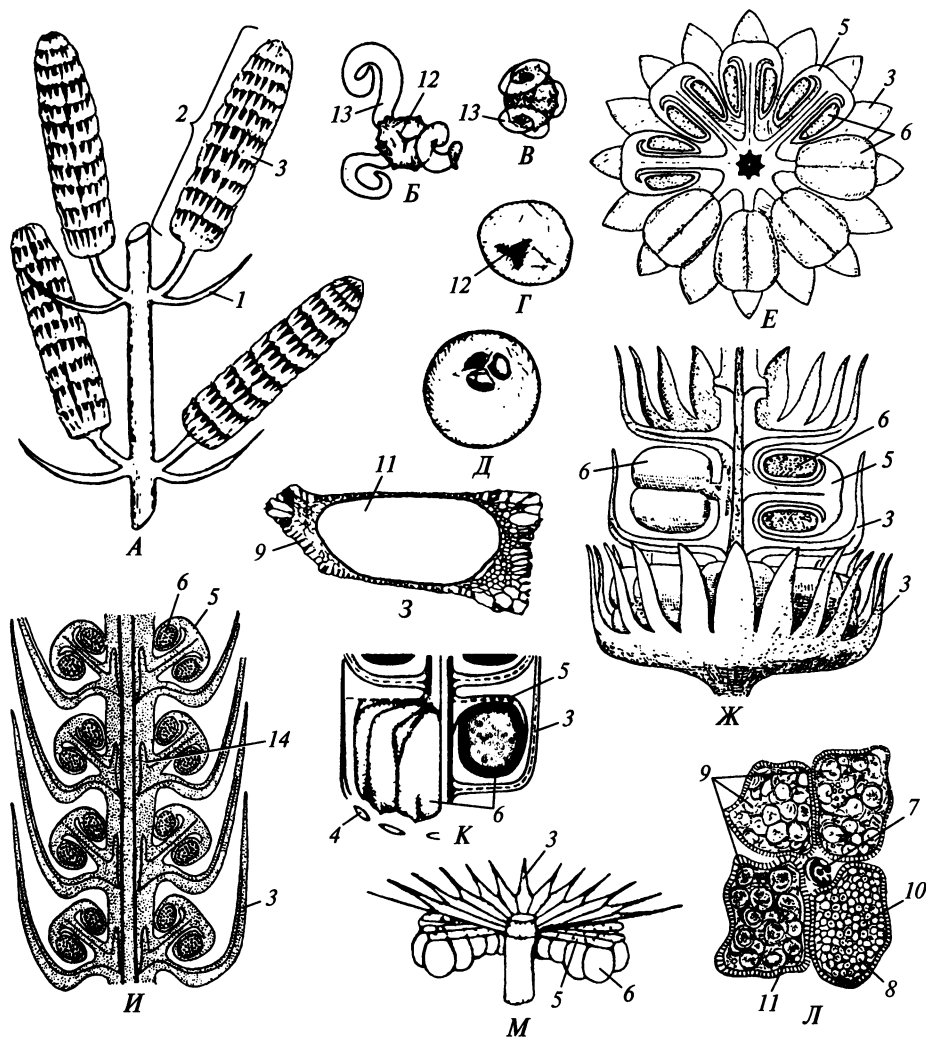
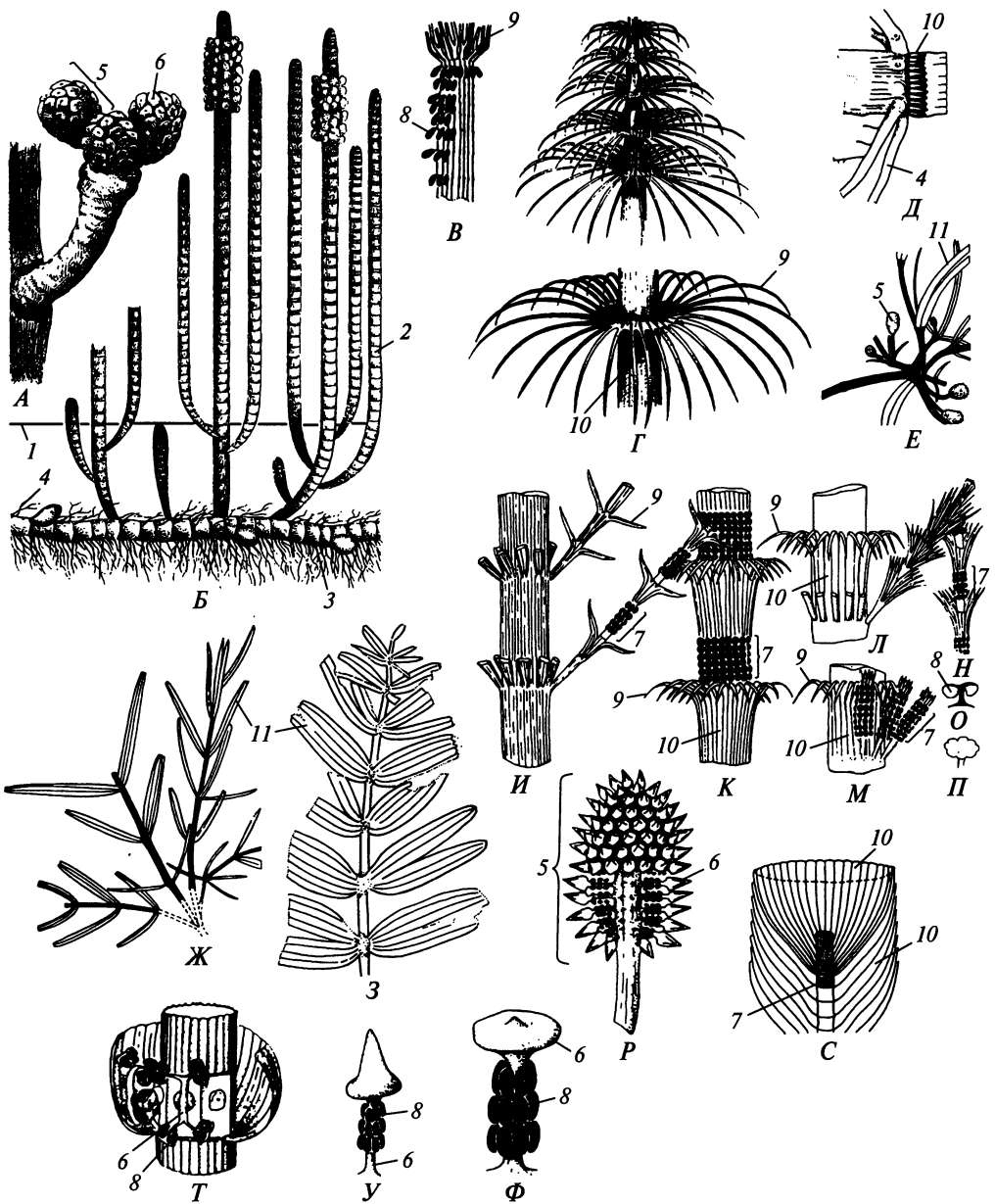


Рис. 119. Фруктификации и споры представителей Calamostachyales:

А — участок фруктификации *Palaeostachya decasnema*; Б, В — микроспоры *Elaterites triferens* (принадлежавшие *Calamocarpon insignis*) с проксимального полюса соответственно с развернувшимися и свернутыми элатерами; Г — спора *Palaeostachya decasnema* с проксимального полюса; Д — мегаспора *Calamostachys binneyi*; Е, Ж — стробил *C. binneyi* в поперечном и продольном разрезе; З — продольный срез мегаспорангия *Calamocarpon insignis* с единственной мегаспорой; И — продольный срез стробила *Palaeostachya* sp.; К — участок стробила *Mazostachys pendulata*; Л — поперечный срез спорангиофора *Calamostachys casheana*; М — участок стробила *Cingularia typica* с частично удаленными спорангиофорами и листьями; 1 — крюющий лист стробила; 2 — стробил; 3 — видоизмененный лист стробила; 4 — видоизмененный лист стробила в поперечном сечении; 5 — спорангиофор; 6 — спорангий; 7 — ножка спорангиофора; 8 — микроспорангий; 9 — мегаспорангий; 10 — микроспора; 11 — мегаспора; 12 — лета; 13 — элатера (гаптера); 14 — проводящий пучок следа спорангиофора



узлов плагиотропного корневища, и тонкие однолетние, развивающиеся на подземных участках ортотропных побегов. Корни выглядят как узловы придаточные, но на самом деле это — апицигенные корни на боковых побегах (см. рис. 121, *M*), апексы которых останавливаются в развитии вскоре после своего возникновения и не заметны на сформировавшемся корневище. Анатомия корней достаточно полно известна только у современных видов *Equisetum* (см. рис. 121, *E—3*). Их корни имеют обычное для сосудистых растений строение с радиальным проводящим пучком с олигоархной ксиле-

Рис. 120. Ископаемые представители Equisetales:

A, B — фруктификация и реконструкция внешнего вида *Equisetites arenaceus*; *B* — реконструкция стробила *Notocalamites ascósus*; *Г* — реконструкция внешнего вида побега *Phyllothéca equisetoides*; *Д* — участок корневища *Equisetites cónicus*; *Е, Ж* — спороносный и вегетативный побеги *Schizonéura paradóxa*; *З* — вегетативный побег *S. manchuriensis*; *И* — фруктификация *Phyllópitys héeri*; *К* — фруктификация *Equisetinoståchys gorélovae*; *Л, Н* — вегетативный побег и фруктификация *Ph. turnaensis*; *М* — фруктификация *Sondersonia matúra*; *О, П* — спорангиофор *Tchernovia* sp. в продольном разрезе и внешний вид; *Р* — стробил *Echinostáchys oblonga*; *С* — фруктификация *Manchuroståchys manchuriensis*; *Т* — фруктификация *Gondwanostáchys australis*; *У* — спорангиофор *Echinostáchys oblonga*; *Ф* — спорангиофор *E. cylindrica*; *1* — уровень почвы; *2* — надземный побег; *3* — корневище; *4* — корень; *5* — стробил спорангиофоров; *6* — спорангиофор; *7* — фертильная зона спорангиофоров; *8* — спорангий; *9* — свободная верхушка листа; *10* — листовое влагалище; *11* — «солистья»

мой и экзархной протоксилемой. Метаксилема сложена сосудами с простыми перфорационными пластинками и лестничной поровостью боковых стенок члеников. В кортексе есть одно кольцо крупных воздухоносных полостей; внутренний слой кортекса дифференцирован в типичную эндодерму. В апексе есть одна трехсторонняя инициальная клетка. Ветвление корней латеральное эндогенное.

Строение надземных побегов разнообразно. Большинству ископаемых форм были свойственны узкие длинные листья. У представителей семейств Tchernoviaceae (черновиевые) и Gondwanostachyaceae (гондваностахиевые) они были свободные или срастались на большем или меньшем протяжении в цилиндрические, конические либо дисковидные влагалища, но сохраняли длинные свободные верхушки (см. рис. 120, *Г, К, Л*). У представителей семейства Echinostachyaceae (эхиностахиевые) листья одной мутовки срастались в два-несколько пучков, так называемых солистьев (см. рис. 120, *Е—З*). Для семейства Equisetaceae (хвощовые) характерна редукция листьев, срастающихся в плотно охватывающее стебель влагалище с короткими зубчиками по верхнему краю — верхушками листьев (см. рис. 121, *А—Д*); функцию фотосинтеза у них выполняют стебли. Нарастание побега обеспечивает активность апикальной меристемы, в которой у хвощей и, вероятно, у остальных хвощовых находится единственная инициальная клетка (рис. 122, *Е*). У хвощей хорошо выражен также интеркалярный рост в основаниях междоузлий. Побеги ветвятся латерально между листьями (Equisetaceae и, по видимому, Tchernoviaceae) или из пазух некоторых листьев мутовки (Echinostachyaceae); надземные побеги некоторых видов не ветвятся (см. рис. 120, *Б, 121, А*).

Стебли ребристые, причем у современных и части ископаемых представителей Equisetaceae ребра в смежных междоузлиях чередуются, а у остальных форм они проходят, не прерываясь, вдоль всего стебля. Стела представлена артростелой с эндархной протоксилемой (см. рис. 122, *А—Г*) и мелкими веточными лакунами в узлах; листовых лакун нет; листовые следы однопучковые. Проводящие элементы представлены кольчатыми и спиральными трахеидами, в корнях есть также очень короткие сосуды из 2—3 члеников с сетчатыми перфорационными пластинками. У разных видов хвощей в стебле развивается одна, две или несколько эндодерм с поясками Каспари на антикли-

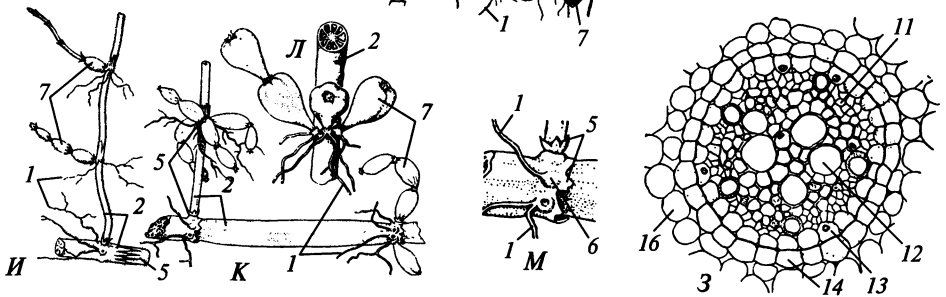
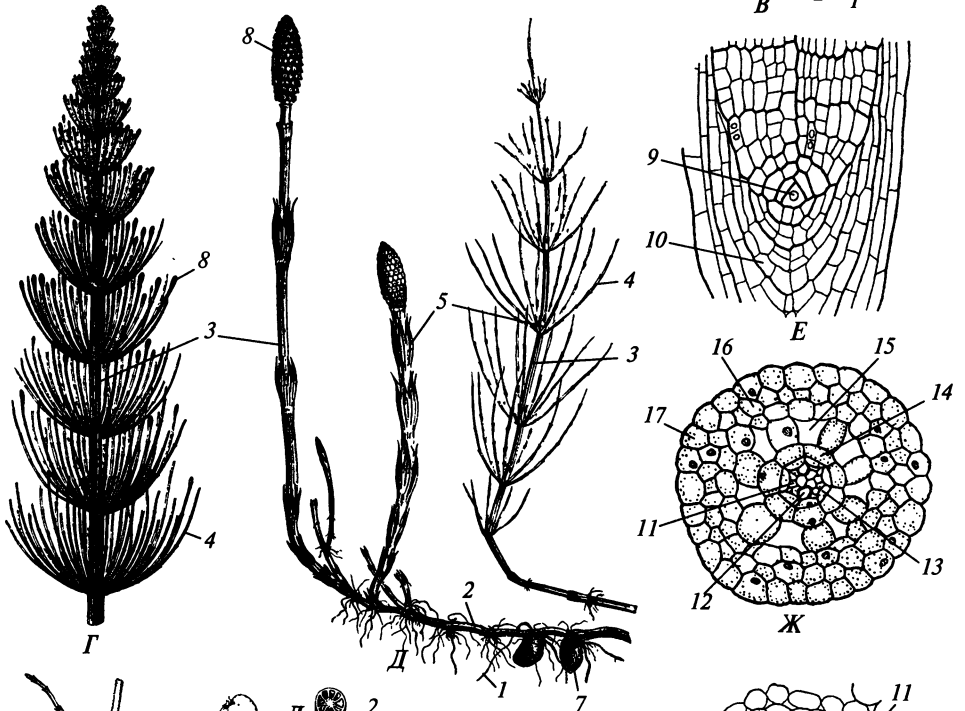


Рис. 121. Equisetales:

A — внешний вид *Equisetum scirpoides*; *B* — внешний вид вегетативного и репродуктивных побегов *E. pratense*; *B* — внешний вид верхушки репродуктивного и вегетативного побегов и основания надземного побега *E. sylvaticum*; *Г* — внешний вид надземного побега *E. myriochaetum*; *Д* — репродуктивные и вегетативные побеги *E. arvense*; *Е* — продольный срез апекса корня *E. fluviatile*; *Ж*, *З* — поперечные срезы тонкого корня (*Ж*) и стелы толстого корня (*З*) *E. fluviatile*; *И—Л* — участки горизонтальных и вертикальных корневищ с клубнями *E. arvense* (*И*), *E. palustre* (*Л*) и *E. telmateia* (*Л*); *М* — «придаточные» корни на корневище *E. palustre*; *1* — корень; *2* — корневище; *3* — надземный побег; *4* — боковая ветвь; *5* — листовое влагалище; *6* — примордий бокового побега; *7* — клубень; *8* — стробил спорангиофоров; *9* — инициальная клетка апекса; *10* — корневой чехлик; *11* — флоэма; *12* — ксилема; *13* — перицикл; *14* — эндодерма; *15* — воздухоносная полость; *16* — кортикальная паренхима; *17* — ризодерма

нальных стенках клеток. Единственная эндодерма разграничивает стелу и кортекс; две эндодермы отграничивают кольцо меристел соответственно от кортекса и сердцевинны; у видов с множественными эндодермами каждая меристела окружена эндодермой.

Хвощовым свойственны разнообразные полости в стебле. Вероятно, это свидетельствует о формировании представителей всего порядка в прибрежно-водных или болотных биотопах. Наибольшее разнообразие полостей присуще современным видам *Equisetum*. Водоносные *каринальные* полости формируются в меристелах на месте разрушающихся элементов протоксилемы и значительной части метаксилемы. Крупная воздухоносная полость образуется в междоузлиях на месте сердцевинной паренхимы, значительно более мелкие воздухоносные *валлекулярные* полости возникают в кортексе против борозд стебля (рис. 122, *A—Г*).

Из тканей кортекса наибольший объем занимает основная паренхима. На периферии кортекса чередуются продольные субэпидермальные тяжи склеренхимы в ребрах и хлоренхимы — в бороздах (см. рис. 122, *A—Г*). В эпидерме борозд находятся глубоко погруженные устьица, апертуры которых сообщаются с наружной средой узкими неровными щелями между нависающими над ними побочными клетками (см. рис. 122, *Д*). Стенки побочных клеток устьичных аппаратов и основных клеток эпидермы сильно кремневают.

Фруктификации, как правило, представлены мутовками пельтатных спорангиофоров (см. рис. 120, *О, П*; рис. 123, *В*). У черновиевых они располагались многоярусными зонами между мутовками листьев на неветвящемся главном побеге или боковых ветвях, или на укороченных боковых ветвях, несших одну многоярусную зону спорангиофоров и мутовку листьев над ней (см. рис. 120, *В, И, К, М, Н*). Такие укороченные спороносные ветви представляли собой не что иное, как *латеральные стробилы* спорангиофоров. У представителей *Gondwanostachyaceae* были специализированные фертильные побеги с расставленными мутовками листьев (см. рис. 120, *Т*), которые были значительно короче, чем листья вегетативных побегов, и срастались друг с другом на всю длину в чашевидное влагалище. В нижней части каждого междоузлия фертильного побега находилась единственная мутовка спорагиофоров. Каждый из них представлял собой короткую безлистную веточку, дихотомирующую в медианной плоскости. Оба ее ответвления также дихотомировали, но уже в трансверсальной плоскости. Каждая из четырех конечных веточек за-

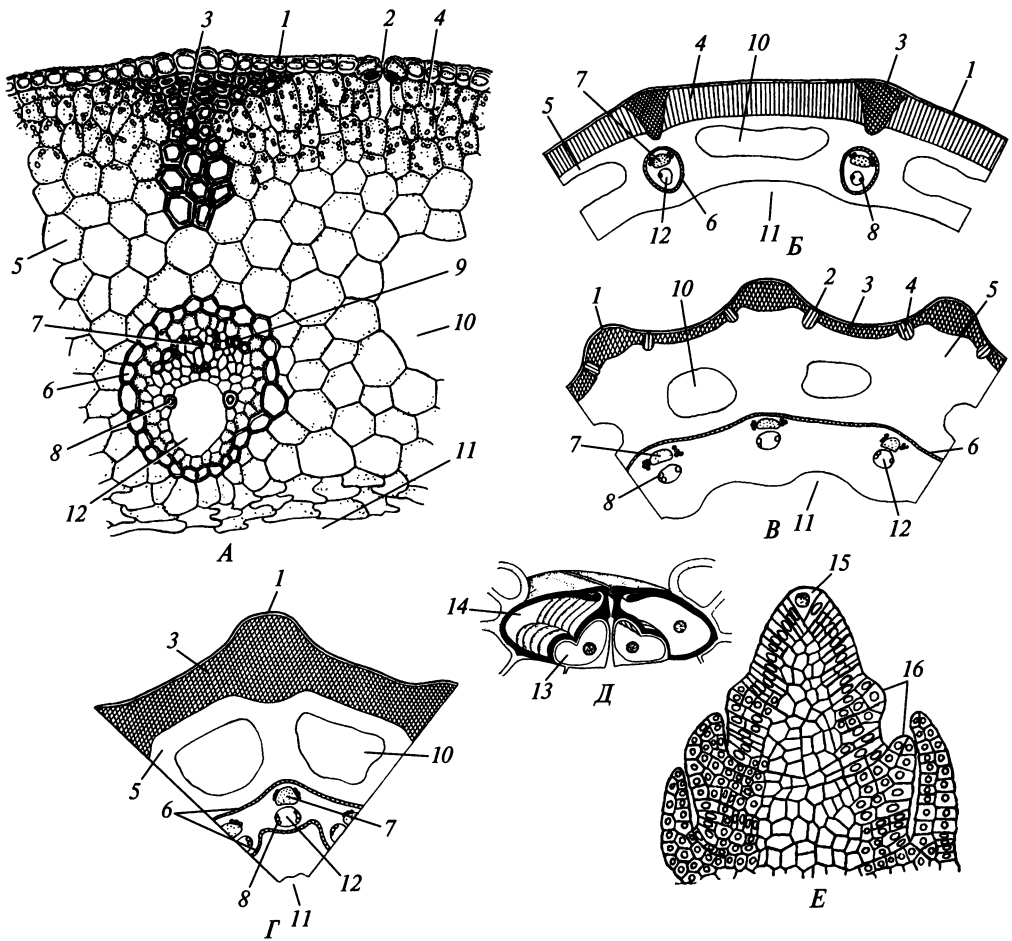


Рис. 122. Equisetales:

A — участок поперечного среза надземного побега *Equisetum fluviatile*; *Б, В* — схемы поперечного среза стеблей *E. fluviatile* и *E. sylvaticum*; *Г* — схема поперечного среза корневища *E. sylvaticum*; *Д* — устьичный аппарат *E. hyemale* в разрезе; *Е* — продольный срез апикальной почки *E. telmateia*; 1 — эпидерма; 2 — устьице; 3 — склеренхима; 4 — хлоренхима; 5 — кортикальная паренхима; 6 — эндодерма; 7 — флоэма; 8 — ксилема; 9 — волокна; 10 — valleкулярная полость; 11 — сердцевинная полость; 12 — каринальная полость; 13 — замыкающая клетка устьища; 14 — побочная клетка устьичного аппарата; 15 — апикальная инициаль; 16 — листовые примордии

вершалась щитком с четырьмя спорангиями на базископической стороне щитка. У эхиностахиевых и хвощовых спорангиофоры собраны в стробилы на концах главного и — реже — боковых побегов (см. рис. 120, *A, E*; 121, *A—Г*). Изредка у современных хвощей стробилы пролиферируют. У ряда видов хвощей стробилы спорангиофоров развиваются на специализированных неветвящихся бесхлорофилльных побегах (см. рис. 121, *Д*), отмирающих сразу после спороношения.

В каждый спорангиофор из стелы оси стробила входит один проводящий пучок, который повторно дихотомизирует, снабжая каждый спорангий. Спо-

рангии располагаются продольными рядами на ножке спорангиофора у эхиностахиевых (см. рис. 120, *P, Y, Ф*) и однорядным кольцом на базископической стороне щитка — у остальных представителей порядка (см. рис. 123, *B, Г*). Однако развитие спорангиофоров современных хвощей (см. рис. 123, *Д*) показывает, что спорангии закладываются по кольцу вокруг апекса спорангиофора и впоследствии из-за его неравномерного роста оказываются смещенными на базископическую сторону формирующегося щитка. Спорангий развивается из одной-двух протодермальных клеток (см. рис. 123, *Е*) и таким образом представляет собой промежуточный тип между эвспорангием и лептоспорангием. Тапетум, дифференцирующийся из периферийных клеток археспория, плазмодиальный.

Зрелый спорангий вскрывается продольной щелью, обращенной к ножке спорангиофора (см. рис. 123, *Г*).

Споры хвощовых безапертурные с мощным периспорием, который, как и у каламитовых, растрескивается на гигроскопичные элатеры (см. рис. 123, *Ж, З*). Эхиностахиевые были гетероспоровыми растениями, причем микро- и мегаспорангии формировались в разных стробилах. Остальные представители Equisetales — растения гомоспоровые.

Гаметофиты известны только у современных видов хвощей. Они талломные (см. рис. 123, *И, К*) и обычно состоят из многослойной стелющейся по субстрату пластинки, на нижней стороне которой развиваются ризоиды, а на верхней — ортотропные неправильно-лопастные пластины или, реже, нити. При развитии под водой формируются нитчатые гаметофиты. Гаметофиты одних видов обоеполые, но антеридии и архегонии развиваются одновременно, а иногда функциональны только мужские или только женские гаметангии. У других видов они, как правило, раздельнополые, хотя некоторые гаметофиты со временем меняют свой пол. Иногда в онтогенезе пол сменяется неоднократно (*E. arvense*).

Регуляторные факторы половой дифференциации гаметофитов изучены недостаточно.

Антеридии развиваются из поверхностных клеток на лопастях или нитях гаметофита. Зрелый антеридий вскрывается *расхождением* клеток однослойной стенки на верхушке и высвобождает крупные многожгутиковые сперматозоиды (см. рис. 123, *Л, М*). Архегонии также формируются из поверхностных клеток (см. рис. 123, *Н*), но на плагитропной пластинчатой части гаметофита. Они имеют короткую выступающую из ткани гаметофита шейку с двумя шейковыми канальцевыми клетками, которые располагаются не друг за другом, а *бок о бок перпендикулярно каналу шейки*. Брюшная часть архегония «погружена» в ткань пластинки и состоит из брюшной канальцевой клетки, яйцеклетки и производных подстилающей клетки. Стенка брюшка архегония как таковая не образуется, но вследствие делений соседних с архегонием клеток гаметофита вокруг яйцеклетки возникает обкладка, аналогичная стенке. Архегоний вскрывается в результате расхождения и последующего отпадения терминальных клеток шейки, после чего субтерминальные клетки сильно удлиняются и также расходятся свободными концами. Из оплодотворенной зиготы развивается шарообразный проэмбрио (см. рис. 123, *О*). Из одной его половины формируются корень и небольшая ножка, а из другой — апекс побега и три первых листа в мутовке (см. рис. 123, *П, Р*).

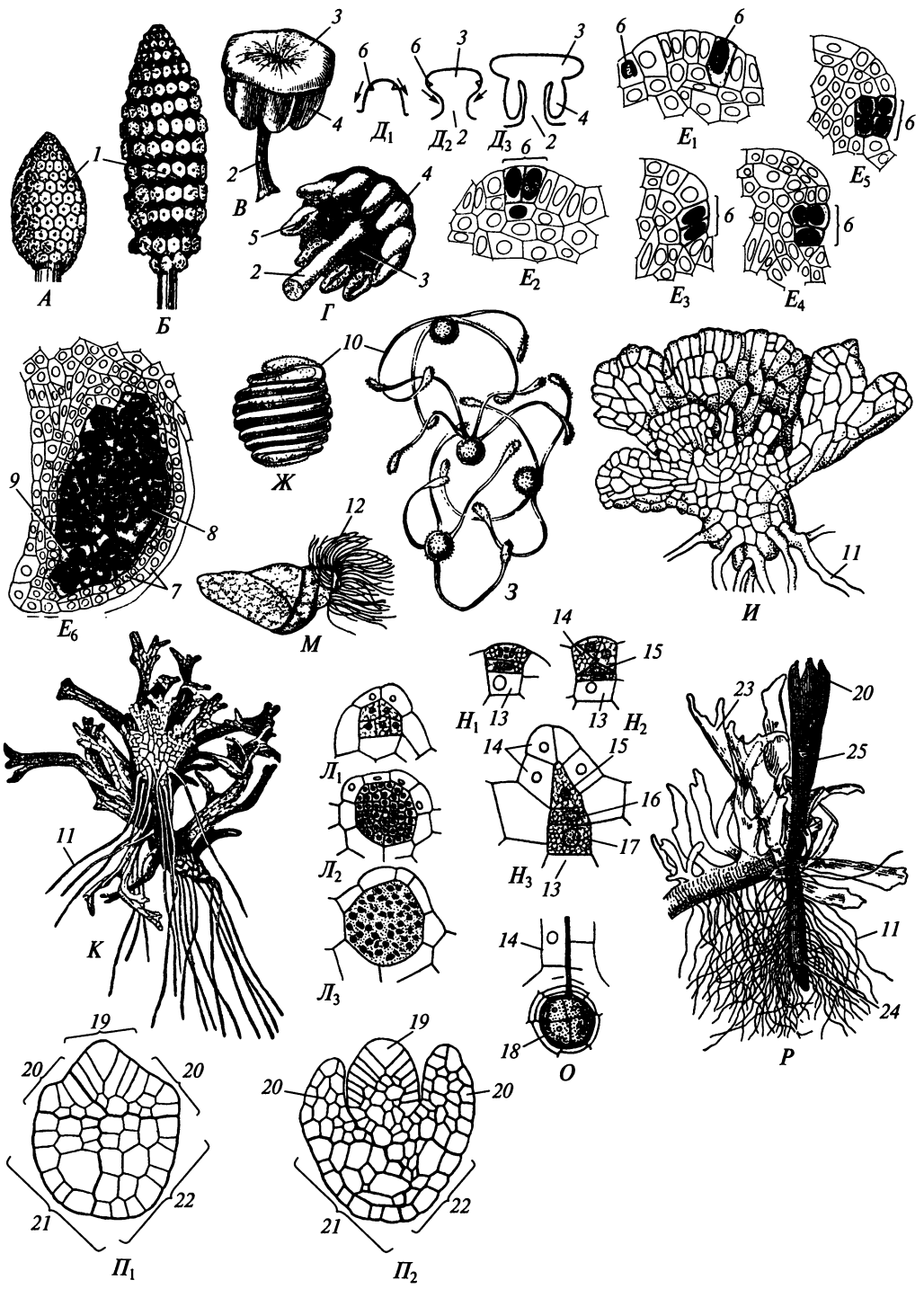


Рис. 123. Equisetales:

A, B — незрелый и зрелый стробилы спорангиофоров; *B* — спорангиофор сверху; *Г* — спорангиофор с вскрывшимися спорангиями, снизу; *Д₁–Д₃* — схема развития спорангиев на спорангиофоре; *Е₁–Е₆* — стадии развития спорангия; *Ж* — спора со свернутыми элатерами; *З* — группа спор, сцепленных развернувшимися элатерами; *И* — ♂гаметофит; *К* — ♀гаметофит; *Л₁–Л₃* — стадии развития антеридия; *М* — сперматозоид; *Н₁–Н₃* — стадии развития архегония; *О* — стадия квадранта в развитии зародыша; *П₁–П₂* — зародыш на более поздних стадиях развития; *Р* — проросток; *1* — спорангиофор; *2* — ножка спорангиофора; *3* — щиток спорангиофора; *4* — спорангий; *5* — щель в стенке вскрывшегося спорангия; *6* — зачаток спорангия; *7* — стенка спорангия; *8* — тапетум; *9* — археспорий; *10* — элатера; *11* — ризоид; *12* — жгутик; *13* — подстилающая клетка; *14* — шейка архегония; *15* — шейковая канальцевая клетка; *16* — брюшная канальцевая клетка; *17* — яйцеклетка; *18* — зародыш; *19* — апекс побега; *20* — лист; *21* — зачаток корня; *22* — ножка; *23* — гаметофит; *24* — корень спорофита; *25* — побег спорофита. *A–B, Д, Ж, З, М, О–Р* — *Equisetum arvense*; *Г* — *E. máximum*; *Е* — *E. hyemale*; *И, Л, Н* — *E. telmateia*; *К* — *E. pratense*



3.4.3. Subdivisio Fflices, Pteridophýtina — подотдел папоротники

Подотдел папоротники — парафилетический таксон по отношению к *Articulatae* и семенным растениям, однако множество «синтетических» типов и переходных форм не позволяет рационально перегруппировать его представителей в строго монофилетические таксоны. Наиболее примитивные формы имеют теломную организацию, большинство же папоротников — побеговые растения с корнями, причем обладающие не только трофофиллами, но и *спорофиллами*, которые или сходны с трофофиллами, или резко отличаются от них. Стела стебля варьирует от гаплостелы до сложно устроенной полициклической диктиостелы и, возможно, эвстелы. *Протоксилема* бывает *центрархной* и *мезархной* и не *резорбируется* с образованием водоносной полости, хотя у немногих представителей место разрушенной протоксилемы зарастает паренхимой. *Листовые следы* *двух-, многопучковые*, над местом отхождения листового следа в стеле находится *листовая лакуна* (см. рис. 130).

Classis Zygoteridópsida — класс зигоптериевые

Целиком вымерший класс, известен с верхнего девона до нижней перми включительно. В его пределах можно наблюдать постепенное формирование характерной организации папоротников от ранних теломных форм, еще трудно отличимых от тримерофитовых, до поздних представителей, обладавших вайями и напоминавших обликом современные папоротники из класса *Polypodiópsida* (см. далее).

По-видимому, у многих зигоптериевых были *придаточные корни* с типичным для папоротниковидных радиальным пучком. Ксилема в корнях была *олигоархной*. Зрелые спорангии зигоптериевых имели одно-, многослойную стенку, но способ развития спорангиев не известен. Взрослые гаметофиты этих растений не найдены.

Теломные формы. Один из самых примитивных представителей порядка — верхнедевонский *Rhacophýton* (ракофитон, семейство *Rhacophytaceae*; рис. 124) имел четко выраженную главную ось не менее 1,5 м длиной и до 2 см в диамет-



Рис. 124. Zygoteridopsida. *Rhacophyton ceratangium*:

A — часть главной оси с основаниями парных ветвей; *B* — поперечное сечение главной оси и пара боковых ветвей на общем основании; *B* — фрагмент слабо уплощенного разветвления высокого порядка у более древних растений; *Г* — фрагмент значительно более сильно уплощенного разветвления высокого порядка у более поздних растений; *Д* — часть фруктификации; *Е* — группы спорангиев; *Ж* — спора с проксимального полюса; 1 — адвентивный корень; 2 — главная ось; 3 — плосковетка; 4 — актиностела; 5 — афлебия; 6 — спорангий; 7 — лета

ре, способ ветвления и нарастания которой не выяснены. На оси по неправильной спирали (см. рис. 124, *A*) на общем основании под острым углом друг к другу располагались парные плосковетки I порядка. Каждая из них перисто разветвлена на ветви II порядка, также ветвившиеся перисто. Веточки последующих порядков повторно дихотомировали. У ранних представителей ветвление боковых осей I и последующих порядков было еще трехмерным, а у более поздних оно становилось все более плоским, а сами конечные веточки — уплощенными (рис. 124, *B—Г*). По бокам от общего основания пары плосковеток находилось по одной многократно дихотомировавшей короткой веточке — гомологи *афлебий* (рис. 124, *Б*). Похожие, но менее мощные парные веточки располагались по бокам в основаниях ветвей II порядка. Между плосковетками отрастал придаточный корень. Свисавшие с разных узлов главной оси придаточные корни составляли вокруг нее рыхлую корневую мантию (см. рис. 124, *A*).

В главной оси была развита актиностела (см. рис. 124, *Б*) с мезархной протоксилемой. В боковых осях, по крайней мере I и II порядков, была сильно уплощенная гаплостела с двумя тяжами мезархной протоксилемы по краям ксилемной пластинки. Протоксилема, по-видимому, с возрастом лизировалась и зарастала паренхимой, вследствие чего по краям ксилемной пластинки появлялись крупные «метаксилемные петли». С широких сторон ксилемной пластины формировались слои вторичной ксилемы из лестничных трахеид и одноклеточных лучей. В главной оси и корнях вторичного утолщения не было.

Фруктификации ракофитона были представлены фертильными боковыми ветвями, ветвление которых было значительно более объемным, чем ветвление вегетативных плосцветок. Веретеновидные спорангии располагались терминально на концевых веточках многократно дихотомировавших ветвей II порядка (см. рис. 124, *Д, Е*). Они имели многослойную стенку и сильно оттянутую верхушку. Особенности вскрывания спорангиев не известны. В спорангиях формировались одинаковые трилетные споры (см. рис. 124, *Ж*), возможно каватные.

Растения карбонового рода *Staurópteris* (ставроптерис, семейство Stauropteridaceae) сохранились фрагментарно, что не позволяет реконструировать облик всего растения. Их известные фрагменты представлены однотипно разветвленными (до VI порядка) теломатами (рис. 125, *А—Д*). У всех видов (кроме *S. biseriáta*; см. рис. 125, *Б*) на каждой оси кроме осей последнего порядка поочередно по двум ортостихам на очень коротком общем основании под острым углом друг к другу располагались по две боковые ветви. По бокам от пары боковых ветвей часто находились две крючковидные афлебии (см. рис. 125, *А, В*), которые, по-видимому, служили для цепляния за соседние растения. Никаких признаков планации ветвей и формирования плосцветок у ставроптериса не выявлено. Таким образом, по организации вегетативных органов *Stauropteris* более примитивен, чем *Rhacophyton*, хотя он существовал значительно позднее. Корни у ставроптериса не обнаружены.

В осях находилась актиностела с четырьмя ребрами ксилемы без метаксилемных петель. Мезархная протоксилема занимала краевое положение в ребрах ксилемы. В толстых осях ребра ксилемы разбединены мягкой тканью (см. рис. 125, *Г, З, И*). Достоверно неизвестно, была ли это флоэма или паренхима. Вторичное утолщение в осях отсутствовало.

Спорангии располагались терминально на некоторых конечных веточках. Одни виды были гомоспоровыми, другие — гетероспоровыми. Микроспорангии (см. рис. 125, *Е*) округлые, с многослойной стенкой и многочисленными трилетными микроспорами. Мегаспорангии (см. рис. 125, *Ж*) эллипсоидальные, с однослойной стенкой. Нельзя исключить, что в отличие от микроспорангиев они были лептоспорангиями. Большая часть археспория в мегаспорангии превращалась в паренхиму, и только в дистальной его части два мегаспороцита давали начало восьми трилетным мегаспорам, из которых от 2 до 8 развивались, а остальные дегенерировали. Спорангии ставроптерисов вскрывались *верхушечным отверстием*, что нетипично для Pteridophyta и напоминает Lycopodiophyta¹.

Таким образом, в своей организации *Stauropteris* сочетал черты глубокой примитивности в строении вегетативных органов и черты высокой эволюционной продвинутой тонкую стенку спорангия и, главное, гетероспорию, благодаря которой он значительно превысил уровень не только всех современных ему Pteridophyta, но и большинство современных папоротников. Подобное сочетание примитивных и продвинутых признаков у одного организма называют *гетеробатмией*. Гетеробатмия свойственна и многим другим растениям и наиболее резко проявляется у примитивных форм.

¹ Проявление правила Кренке.

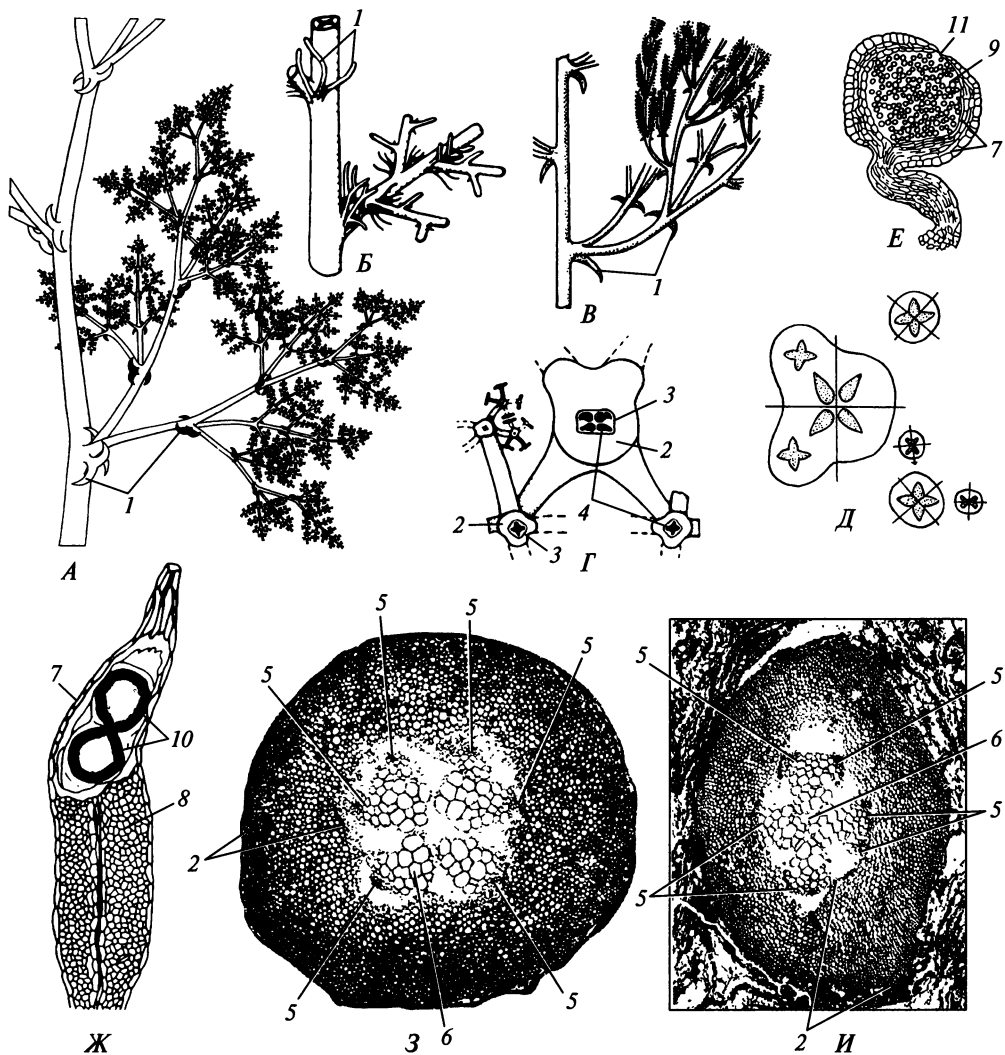


Рис. 125. Zygopteridopsida:

A, B — разные реконструкции *Stauropteris oldhamia*; *B* — *S. biseriata*; *Г* — схема ветвления и стелярной организации *S. oldhamia*; *Д* — симметрия осей разных порядков ветвления у *Stauropteris* sp.; *Е* — микроспорангий *S. oldhamia* в продольном разрезе; *Ж* — мегаспорангий *S. burntislandica* в продольном разрезе; *З, И* — поперечные срезы осей I и более высокого порядков *S. oldhamia*; *1* — афлебия; *2* — кортекс; *3* — стела; *4* — ксилема; *5* — протоксилема; *6* — метаксилема; *7* — стенка спорангия; *8* — паренхима, возникшая из стерильного археспория; *9* — микроспоры; *10* — мегаспоры; *11* — стомиум

Побеговые формы. Большинство зигоптериевых выработало побеговую организацию, чаще всего весьма своеобразную. Стебли многих видов были покрыты трихомами или чешуйками (рис. 126, *B, Г*), причем чешуйки в отличие от чешуек современных папоротников были васкуляризованы. Стела стебля радиально-симметричная. Наиболее обычна гапlostела (см. рис. 126, *Г*; 127, *B—E*) с несколькими тяжами мезархной протоксилемы или актиностела с

немногими слабо выступающими ребрами ксилемы (см. рис. 126, Д). У отдельных представителей (*Asterochlaena*) была актиностела с далеко выступающими лопастными ребрами ксилемы (см. рис. 126, Е). Существуют также немногие формы с *сифоностелой* (*Anachoróptaris*, *Ankyróptaris*), но не известно, была ли у них внутренняя флоэма. Трахеиды протоксилемы кольчатые и спиральные, трахеиды метаксилемы — сетчатые и лестничные, в редких случаях отмечены также точечные трахеиды (семейство *Botryopteridaceae*). Тонкое строение стенок трахеид не изучено.

От узлов стебля отрастали адвентивные корни (см. рис. 126, Г; 127, Д, Е). У отдельных представителей (*Seftenbergia*) листья также располагались на узлах стебля, но у подавляющего большинства были особые осевые органы — *филлофоры*, которые и несли листья (см. рис. 126, В, К). В отличие от стеблей филлофоры имели билатерально-симметричную стелу, строение которой различается у разных родов и семейств. Стела филлофора (см. рис. 127) бывает клепсидроидная (многие *Zygoteridaceae*), этаптероидная (свойственна некоторым представителям *Zygoteridaceae* и *Tedeaceae*), а также в поперечном сечении эллиптическая с одним адаксиально смещенным тяжем протоксилемы (*Botryopteridaceae*), С-образная, обращенная краями на абаксиальную сторону (*Zygoteridaceae*, *Psalixochlaenaceae*, *Sermayaceae*), С-образная со спирально завернутыми краями (*Tedeaceae*, *Sermayaceae*) и ω-образная, раскрытая на абаксиальную сторону (*Botryopteridaceae*).

Ветвление побегов происходило по-разному. У одних зигоптериевых филлофоры, по-видимому, не ветвились, а ветвление стеблей не было связано с узлами, и его обычно описывают как дихотомическое (*Zygoteridaceae*). У других представителей наряду с таким ветвлением стеблей ветвились и филлофоры (*Botryopteridaceae*, *Tedeaceae*, *Psalixochlaenaceae*, *Sermayaceae*), причем от филлофора ответвлялись не только дочерние филлофоры, но и стебли (см. рис. 127, Д). Филлофоры у таких растений в свою очередь нередко ответвлялись и от черешков. Такая неупорядоченность ветвления зачастую не позволяет точно идентифицировать органы по отдельным сохранившимся фрагментам растения и практически исключает возможность реконструировать облик целого растения. При интенсивном ветвлении этого типа у ряда видов возникали ложные стволы до 15 см в диаметре, в сечении которых видно несколько стеблей в общей массе переплетенных филлофоров и адвентивных корней (см. рис. 126, Ж). Для некоторых родов семейства *Psalixochlaenaceae* характерно уникальное латеральное ветвление стеблей из пазух филлофоров (см. рис. 126, Г, Д), очевидно, не гомологичное аксиллярному ветвлению побегов семенных растений.

Вторичное утолщение обнаружено только в филлофорах единственного вида — *Zygóptaris williamsonii* (см. рис. 126, И).

Черешковые сложно расчлененные листья располагались на филлофоре по двум ортостихам попарно (см. рис. 126, В, К), а в редких случаях — поодиночке (*Tedelea*). В некоторых случаях хорошо заметно, что листья одной пары имеют общее основание. По бокам от основания филлофора на узле стебля находились две *афлебии* (см. рис. 126, В), которые у разных представителей варьировали от трижды-четырежды дихотомически отдельных до цельных. Сходные, но слабее расчлененные афлебии были у ряда видов и по бокам от оснований листьев. Черешки листьев анатомически подобны филлофорам.

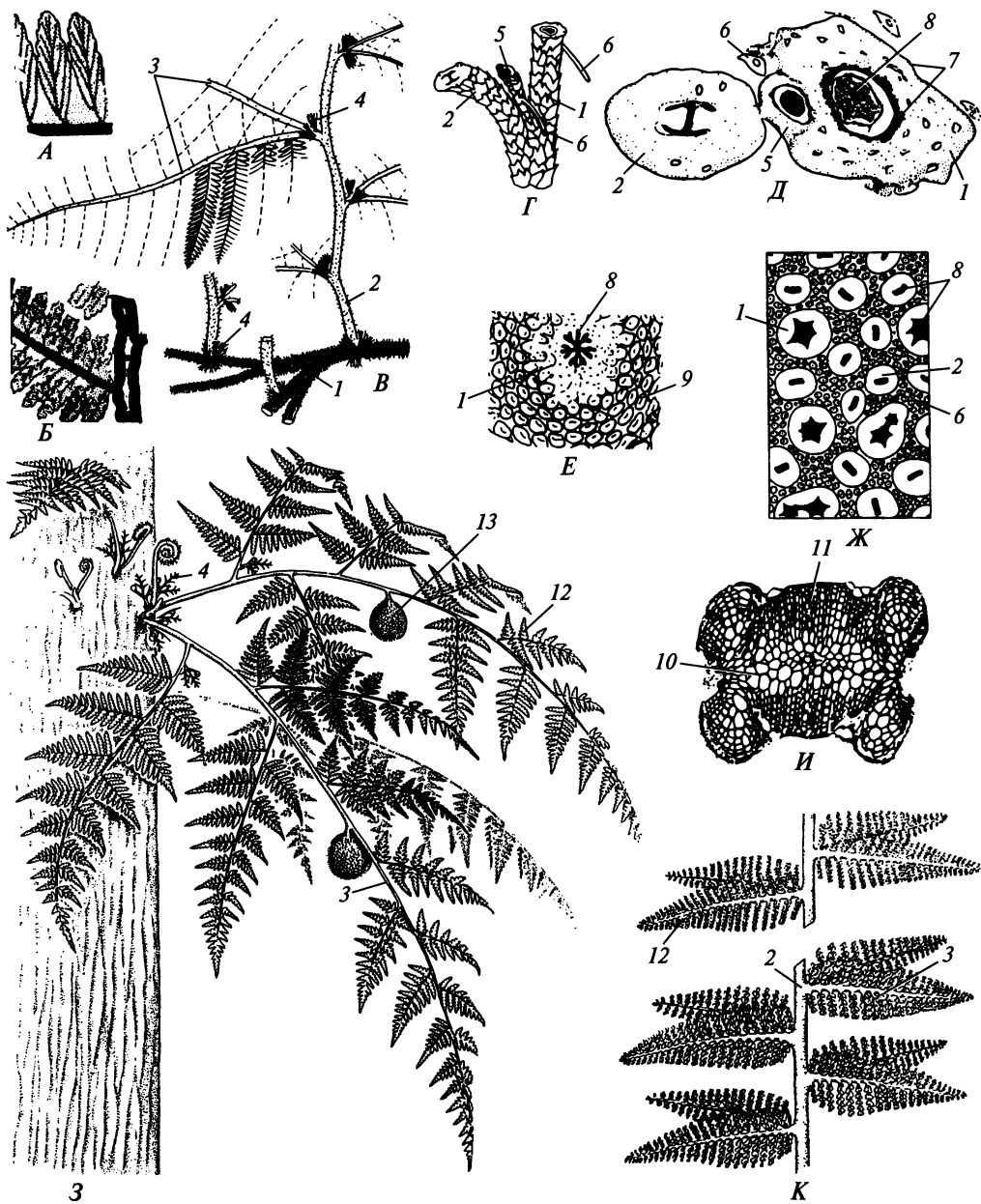


Рис. 126. Zygopteridopsida:

A — *B* — *Nemejcopteris feminaeformis*, деталь (*A*) и часть перышка вайи (*B*) и реконструкция внешнего вида (*B*); *Г* — участок осевой системы *Tedelea (Ankyropteris) glabra*; *Д* — поперечный срез стебля, филлофора и пазушной ветви *T. glabra*; *Е* — поперечный срез стебля *Asterochlaena laxa*; *Ж* — ложный ствол *Astroclepsis* sp.; *З* — реконструкция внешнего вида эпифитного *Botryopteris forensis*; *И* — поперечный срез ксилемы филлофора *Zygopteris* sp.; *К* — реконструкция филлофора *Etapteris lacetiei*; *1* — стебель; *2* — филлофор; *3* — рахис; *4* — афлебия; *5* — пазушная ветвь; *6* — придаточный корень; *7* — кортекс; *8* — ксилема; *9* — черешок; *10* — метаксилема; *11* — вторичная ксилема; *12* — вегетативное перо вайи; *13* — фруктификация

Наиболее примитивные листья (вайи) еще очень похожи на плосковетки, но были целиком уплощены и разветвлены строго в одной плоскости. Их перья располагались на рахисе поочередно по двум ортостихам и имели в основании пару афлебий, также целиком уплощенных и разветвленных в одной плоскости, но плоскость афлебии, вероятно, была перпендикулярна плоскости вайи. У более продвинутых листьев афлебиев на рахисе нет, а дистальные разветвления слиты друг с другом латерально (см. рис. 126, 3, Б). Прогрессирующее в эволюции латеральное слияние разветвлений все более низких порядков привело к появлению вайй, подобных вайям большинства современных папоротников (см. рис. 126, 3). Однако в васкулатуре пластинок перьев вайй сохранялись отчетливые следы их возникновения из отдельных слившихся элементов (см. рис. 126, А).

Фруктификации отличались разнообразием (рис. 128). Самые примитивные представители имели фертильные системы теломов (см. рис. 128, А, Е, З), разветвленные по типу примитивных вайй, но не в одной плоскости, а в объеме. Они несли терминальные спорангии, сближенные по два или по несколько. Следующим эволюционным шагом можно считать плосковетки со стерильными и фертильными веточками (см. рис. 128, Б—Д, И), причем спорангии занимали терминальное или субтерминальное положение (*Botryopteris*).

Дальнейшая эволюция фруктификации ознаменовалась появлением *спорофилла* очень примитивного типа, имеющего вид узких ветвящихся лент (*Psalix*-

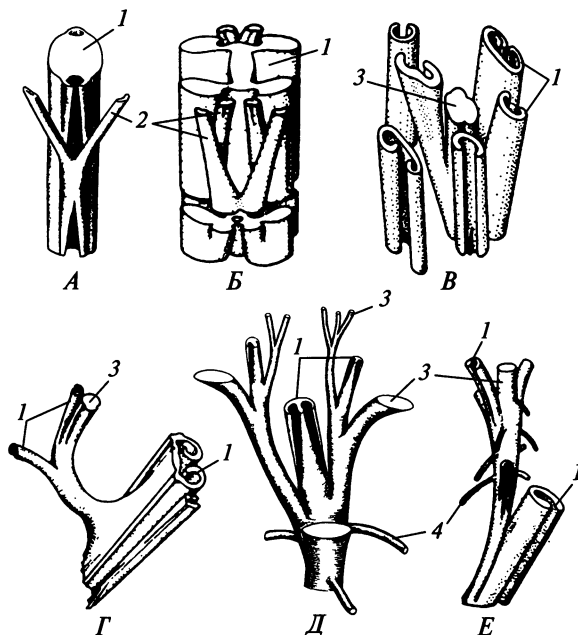


Рис. 127. Zygopteridopsida. Ксилема в филлофорах:

А — клепсидроидного типа у *Dinéuron pteroides*; Б — этаптероидного типа у *Etapteris scottii*; В, Г — С-образная со спирально завернутыми краями у *Anachorópterus involúta* и *Anachoropterus* sp.; Д — ω-образная у *Botryopteris trisecta*; Е — С-образная у *A. claváta*; 1 — ксилема филлофора; 2 — ксилема черешка вайи; 3 — ксилема стебля; 4 — ксилема адвентивного корня

chlaena; см. рис. 128, Л—О). Спорангии располагались субтерминальными, смещенными на абаксиальную сторону сорусами (см. рис. 128, Л). Спорангии одного соруса развивались и созревали неодновременно. Такие сорусы называют градатными. Градатный тип соруса — наиболее эволюционно продвинутой. Поэтому сочетание у одного растения градатных сорусов и очень примитивных спорофиллов есть проявление гетеробатмии.

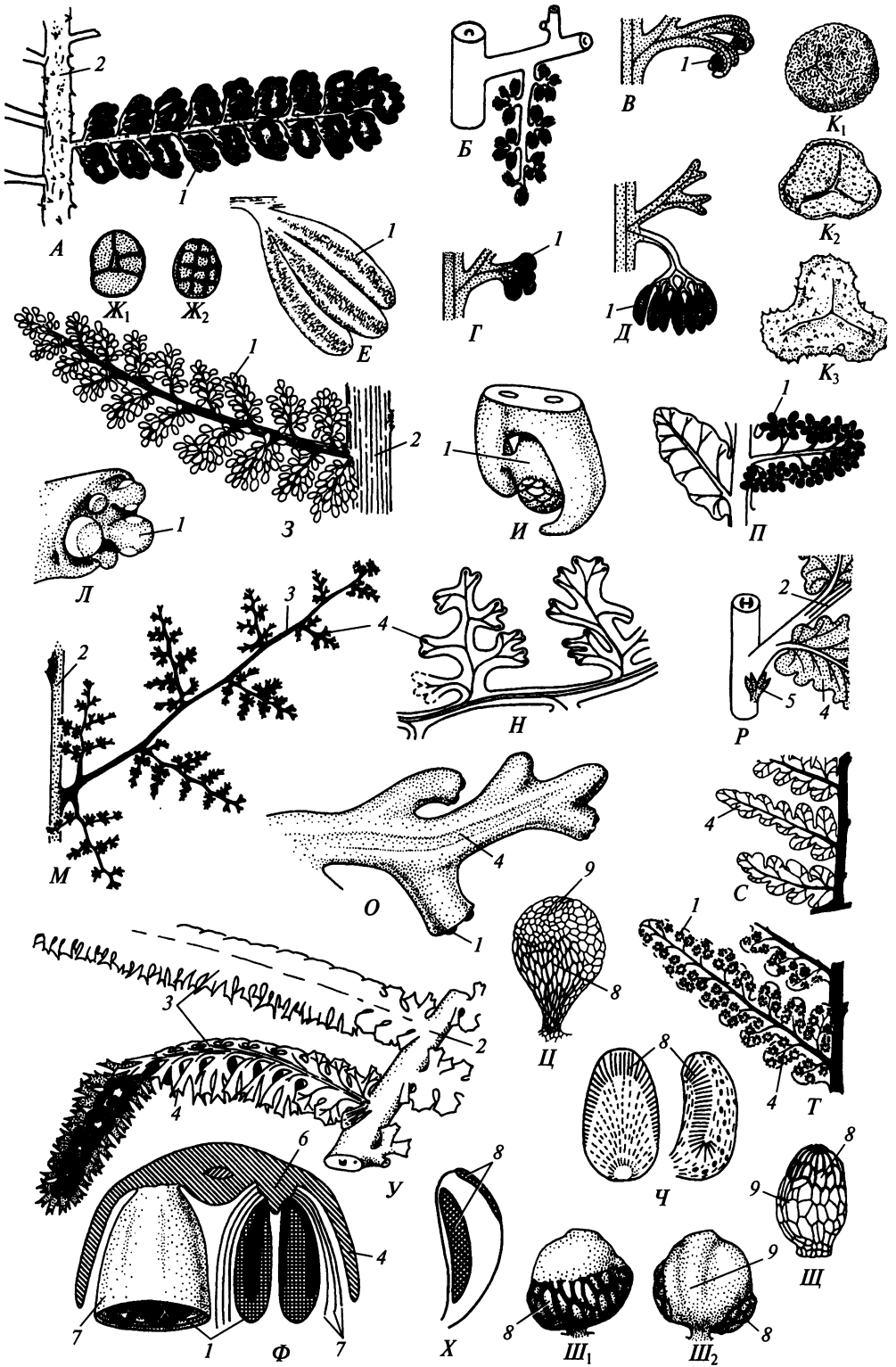
Наиболее эволюционно продвинутые фруктификации у Zygoteridopsida представлены спорофиллами, по форме не отличающимися от стерильных вайй (трофофиллов) (см. рис. 128, П—У). Такие спорофиллы несли на абаксиальной стороне сорусы из 4—10 или большего числа спорангиев. Сорусы располагались над жилками и были симультанного типа, т. е. спорангии в них развивались одновременно. У некоторых форм сорусы находились на хорошо заметном локальном разрастании пластинки, выполненном паренхимой, которое называют плацентой (см. рис. 128, Ф). У *Corynépteris* вокруг соруса развивались три однослойные чашевидные обертки, представлявшие выросты плаценты и укрывавшие сорус с боков (см. рис. 128, Ф). Они составляли индузий соруса.

Сравнение вегетативных органов и фруктификаций зигоптериевых показывает, что в процессе эволюции трофофиллы возникали из веточек теломов быстрее, чем спорофиллы. Движущим фактором преобразования теломов в трофофиллы, несомненно, было совершенствование функции улавливания света для фотосинтеза. Фруктификации преобразовывались в спорофиллы позднее, по-видимому, вследствие гомеозиса, т. е. включения программы развития трофофилла в зачатке теломной фруктификации. В развивавшейся фруктификации *Psalixochlaena*, вероятно, были активны обе программы развития — теломной фруктификации и трофофилла, вследствие чего фруктификация получила промежуточное строение между плосковеткой и вайей. Явления гомеозиса нередки у высших растений, но их причины пока неясны.

Следует иметь в виду, что таксоны, иллюстрирующие ряды постепенного преобразования теломов в трофо- и спорофиллы, существовали синхронно и не связаны друг с другом отношениями типа «предок — потомок».

Рис. 128. Zygoteridopsida:

А — фрагмент фруктификации *Nemejcopteris feminaeformis*; Б — фрагмент фруктификации *Musatea duplex*; В, Г — расположение спорангиев у *Botryopteris antiqua* и *B. forensis*; Д — расположение спорангиев у *Biscalithéca* sp.; Е — расположение спорангиев у *Etapteris* sp.; Ж₁, Ж₂ — гаметофиты *N. feminaeformis*, проросшие внутри спородермы; З — деталь фруктификации *Sefienbergia plumósa*; И — субтерминальное положение спорангия у *Botryopteris antiqua*; К₁—К₃ — споры с проксимального полюса (соответственно *B. globósa*, *Granulatisporites párvula* и *Botryopteris* sp.); Л—О — *Psalixochlaena cylindrica* (Л — субмаргинальное положение спорангиев, М — перо вайи; Н — перышко вегетативной вайи; О — перышко спорофилла с адаксиальной стороны); П, Р — детали вайй *Tedelea glabra* (П — перышки спорофилла с адаксиальной (слева) и абаксиальной (справа) стороны, Р — перышки вегетативной вайи); С, Т — фрагменты вайй *Oligocarpia brongniartii* (С — вегетативной, Т — спороносной с абаксиальной стороны); У — деталь спорофилла *Corynepteris scotii*; Ф — поперечный срез перышка спорофилла *C. involucrata*; Х — спорангий *Nemejcopteris feminaeformis*; Ц — спорангий *Botryopteris forensis*; Ч — спорангий *Corynepteris scotii* с широкой и узкой стороны; Ш₁, Ш₂ — спорангий *Psalixochlaena cylindrica* со стороны кольца и стомиума; Ш — спорангий *Sefienbergia pennaformis*; 1 — спорангий; 2 — рахис; 3 — перо вайи; 4 — перышко вайи; 5 — афлебия; 6 — плацента; 7 — индузий; 8 — кольцо; 9 — стомиум



Все известные побеговые зигоптериевые были гомоспоровыми растениями. Зрелые спорангии имели стенку из нескольких (*Zygopteridaceae*) или одного (*Botryopteridaceae*, *Tedeleaceae*, *Psalixochlaenaceae*, *Sermaiaceae*) слоя клеток. Принято считать, что спорангии последнего типа были лептоспорангиями, однако особенности их развития изучены недостаточно.

Часть стенки спорангия была занята клетками с неравномерно утолщенными стенками (см. рис. 128, X—Ш). Их гигроскопические деформации обуславливали развитие в стенке спорангия напряжений, вызывавших ее разрыв. Массив таких толстостенных клеток называют *кольцом*, хотя он почти никогда не имеет форму полного кольца, а нередко и вовсе не похож на кольцо. Кольцо бывает представлено в следующих вариантах: двумя продольными лентами (*Zygopteridaceae*), одним массивом, охватывающим до $\frac{2}{3}$ окружности спорангия (*Botryopteridaceae*), поперечным кольцом в основании (*Botryopteridaceae*, *Psalixochlaenaceae*) или середине (*Sermaiaceae*) спорангия, косым полукольцом (*Psalixochlaenaceae*), продольным полукольцом (*Musatea* из *Zygopteridaceae*) или куполовидным массивом на верхушке спорангия (*Tedeleaceae*).

В стенке спорангия ряда видов удается различить участок с особо мелкими тонкостенными клетками, по которым и происходит разрыв стенки, — *стомиум*.

Споры трилетные, у разных родов различающиеся формой и скульптурой поверхности (см. рис. 128, К). Иногда встречаются споры, проросшие внутри спорангия (см. рис. 128, Ж). Взрослые гаметофиты не известны, но едва ли они были эндоспорическими.

Теломные представители *Zygopteridopsida* во многом сходны с представителями *Trimerophytales*, от которых они, вероятно, и произошли. Побеговые формы зигоптериевых сильно отличаются от теломных форм, но демонстрируют большое сходство с ними в анатомии и — главное — тот же тип ветвления с парными боковыми структурами. В целом филлофор побеговых *Zygopteridopsida* конструктивно сходен с системой теломов *Rhacophyton*, а вайи легко сопоставимы с плосковетками последнего. Очень легко представить, как вайи произошли от плосковеток путем усиления их планации, частичного слияния (в морфогенезе — неразделения) веточек последних порядков ветвления, что хорошо видно по жилкованию перышек вайи.

Таксоны, у которых зрелые спорангии имели стенку из нескольких слоев клеток (*Rhacophytaceae*, *Stauropteridaceae*, *Zygopteridaceae*), иногда помещают в порядок *Zygopteridales*, а те, у которых стенка спорангия была однослойной (*Botryopteridaceae*, *Tedeleaceae*, *Psalixochlaenaceae*, *Sermaiaceae*), — в порядок *Botryopteridales*. Однако многие представители обоих порядков по вегетативным органам не различимы даже на уровне родов. Кроме того, стенка мегаспорангия у *Stauropteris* была однослойной, а стенка микроспорангия — немногослойной. Поэтому разделять *Zygopteridopsida* на порядки по слоистости стенки зрелого спорангия, вероятно, нецелесообразно. Очевидно, что часть зигоптериевых очень рано выработала однослойную стенку спорангия, так как среди самых примитивных их представителей есть формы как с многослойной стенкой спорангия, так и с однослойной. Сочетание примитивной организации вегетативных органов и фруктификаций с однослойностью стенки зрелого спорангия — еще одно проявление *гетеробатмии*.

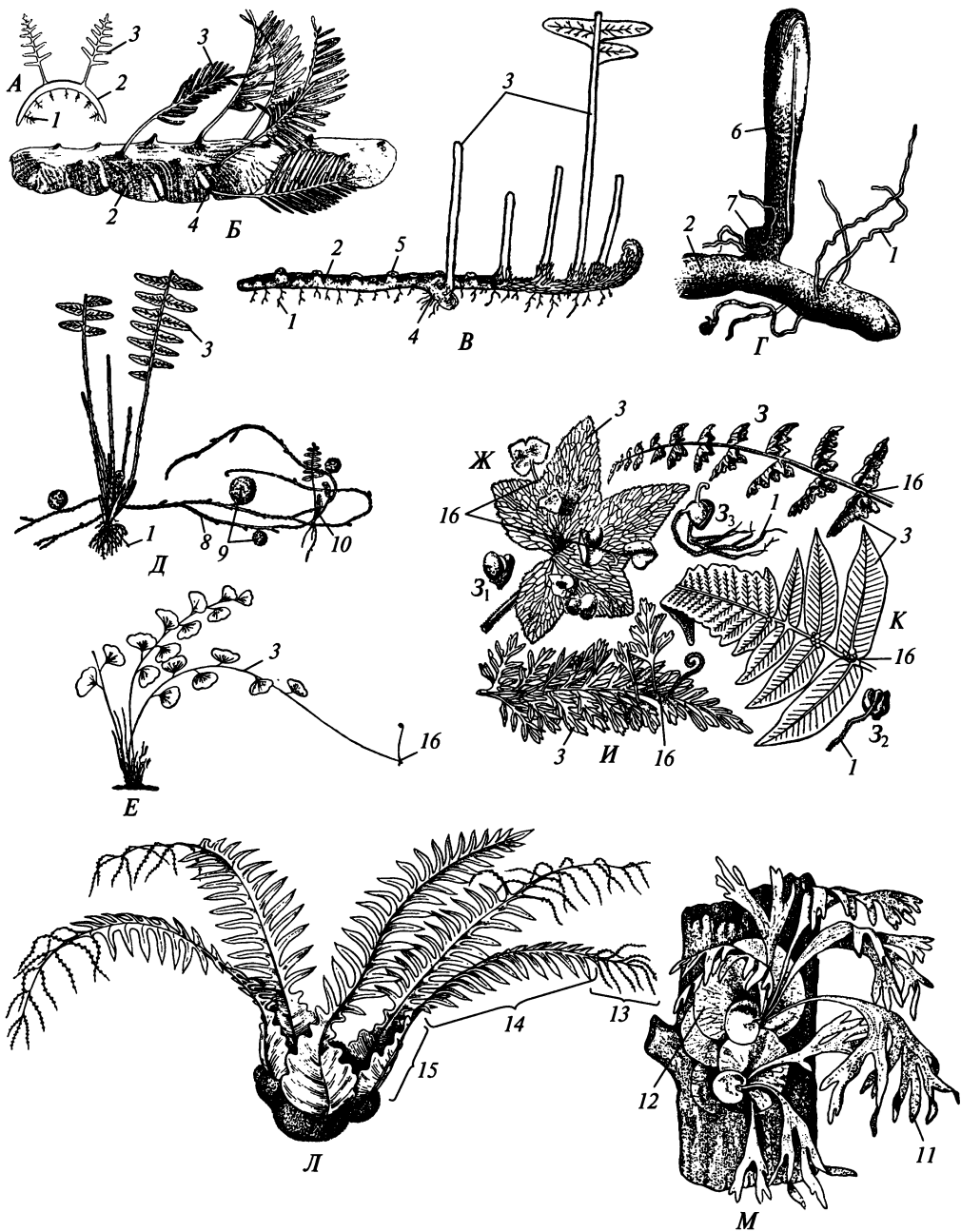
Classis Polypodiópsida — класс многоножковые

Класс возник в конце перми, включает около 300 родов и 10 000 видов современных растений, более сотни родов известны в ископаемом состоянии. Система класса уже долгое время находится в стадии активной ревизии и нестабильна. Все многоножковые — побеговые растения. Подавляющее большинство их — травы, розеточные или длиннокорневищные (рис. 129, Б, В, Л, М) с ползучими эпи- либо гипогегенными корневищами. Некоторые роды представлены деревьями с колонновидным неветвящимся стволом, несущим розетку листьев (см. рис. 139, Д, Е). Очень своеобразны лианы, у которых от ползучего подземного корневища отрастают обвивающиеся вокруг опоры вайи длиной в несколько метров с далеко расставленными на рахисе перышками (*Lygódium*; см. рис. 138, З, Л). Есть плавающие аэрогидатофиты (см. рис. 140, К). Немногим видам свойственна редукция спорофита вплоть до его полного исчезновения у нескольких видов *Vittaria* (виттария), которые существуют в виде вегетативно размножающихся гаметофитов.

Многоножковые — первично гоморизные растения. Их придаточные корни закладываются обычно в узлах (см. рис. 129, В, Г) на верхушке побега и у многих видов очень медленно (1—2 года) растут сквозь кортекс. У ряда представителей придаточные корни густо оплетают стебель в виде так называемой *корневой мантии*. В апикальной меристеме корня находится одна трехсторонняя инициальная клетка (рис. 130, А). Стела корня содержит типичный радиальный пучок с олигоархной ксилемой, окруженный однослойным паренхимным перициклом. Внутренний слой кортекса дифференцирован в типичную эндодерму. Между эндодермой и ризодермой находится либо многослойная паренхима, либо внутренняя склеренхима и наружная паренхима (см. рис. 130, Г, Д). Клетки периферийной зоны кортикальной паренхимы суберинизируются, давая «ложную перидерму». Ветвление корней латеральное, эндогенное, причем боковые корни закладываются в эндодерме (см. т. 3, рис. 154).

Побеги нарастают благодаря активности апикальной меристемы с единственной инициальной клеткой. Она, как правило, трехсторонняя, но у нескольких видов с резко выраженным дорсовентральным побегом (*Gleichenia*, *Peridium*, некоторые *Polypodium*) двусторонняя (см. рис. 130, Б, В). Ветвление побегов латеральное, боковые ветви образуются либо без связи с листьями материнского побега, либо — чаще — возникают в основании черешка вайи с абаксиальной стороны. У ряда видов почки дифференцируются на рахисе, пластинке перышка или даже на верхушке вайи (*Camptóporus*; *Asplenium bulbiferum* и др.). Они прорастают в новые растения (см. рис. 129, Е) и служат для вегетативного размножения. Многие розеточные папоротники (*Nephrolépis*, *Matteuccia* и др.) размножаются вегетативно с помощью столонов (см. рис. 129, Д). Длиннокорневищные папоротники легко размножаются путем партикуляции корневищ. У ряда видов на пластинках вайи образуются выводковые почки (см. рис. 129, Ж—К).

Трофофиллы многоножковых папоротников очень разнообразны по форме: от цельных до четырежды перисто- или пальчато-рассеченных (см. рис. 139, Д, У; 140, А). Для всех видов характерен длительный апикальный рост вайи благодаря деятельности двусторонней инициальной клетки (см. рис. 130, Б, В). Верхушка растущей вайи спирально закручена на адаксиальную сторону, чем



обеспечивается защита длительно функционирующей апикальной меристемы трофофилла. Немногим видам свойствен диморфизм трофофиллов. У эпифитных розеточных платициериумов (*Platyserium*) развивается особая формация почковидных вай, плотно прилежащих к стволу или ветви растения-опоры (см. рис. 129, *M*). Такие вайи в совокупности формируют «карман», в котором скапливается гумус и в который прорастают придаточные корни.

Рис. 129. Polypodiopsida. Внешний вид растений и вайи с адвентивными почками:

A, B — поперечный срез побега (*A*) и внешний вид (*B*) *Polypodium imbricatum* с двухрядным филлотаксисом; *B* — *Polypodium vulgare* с двухрядным филлотаксисом; *Г* — верхушка побега *Pteridium aquilinum*; *Д* — *Nephrolepis* sp. со столонами и клубнями; *Е* — *Adiantum dolabriforme*; *Ж* — *Hemionitis palmata*; *З* — участок вайи с выводковыми почками и выводковые почки (*З₁—З₃*) *Cystopteris bulbifera* на разных стадиях развития; *И* — *Asplenium viviparum*; *К* — *A. celtidifolium*; *Л* — *Drynaria meyeniana*; *М* — *Platyserium alpicorne*; *1* — придаточные корни; *2* — стебель; *3* — лист (вайя); *4* — боковой побег; *5* — рубец от опавшего листа; *6* — развивающийся лист; *7* — филлофор; *8* — стolon; *9* — клубень; *10* — молодое дочернее растение; *11* — трофофилл; *12* — вайя, специализированная к аккумуляции гумуса; *13* — спороносный участок вайи; *14* — ассимилирующий участок вайи; *15* — участок вайи, специализированный к аккумуляции гумуса; *16* — выводковые почки

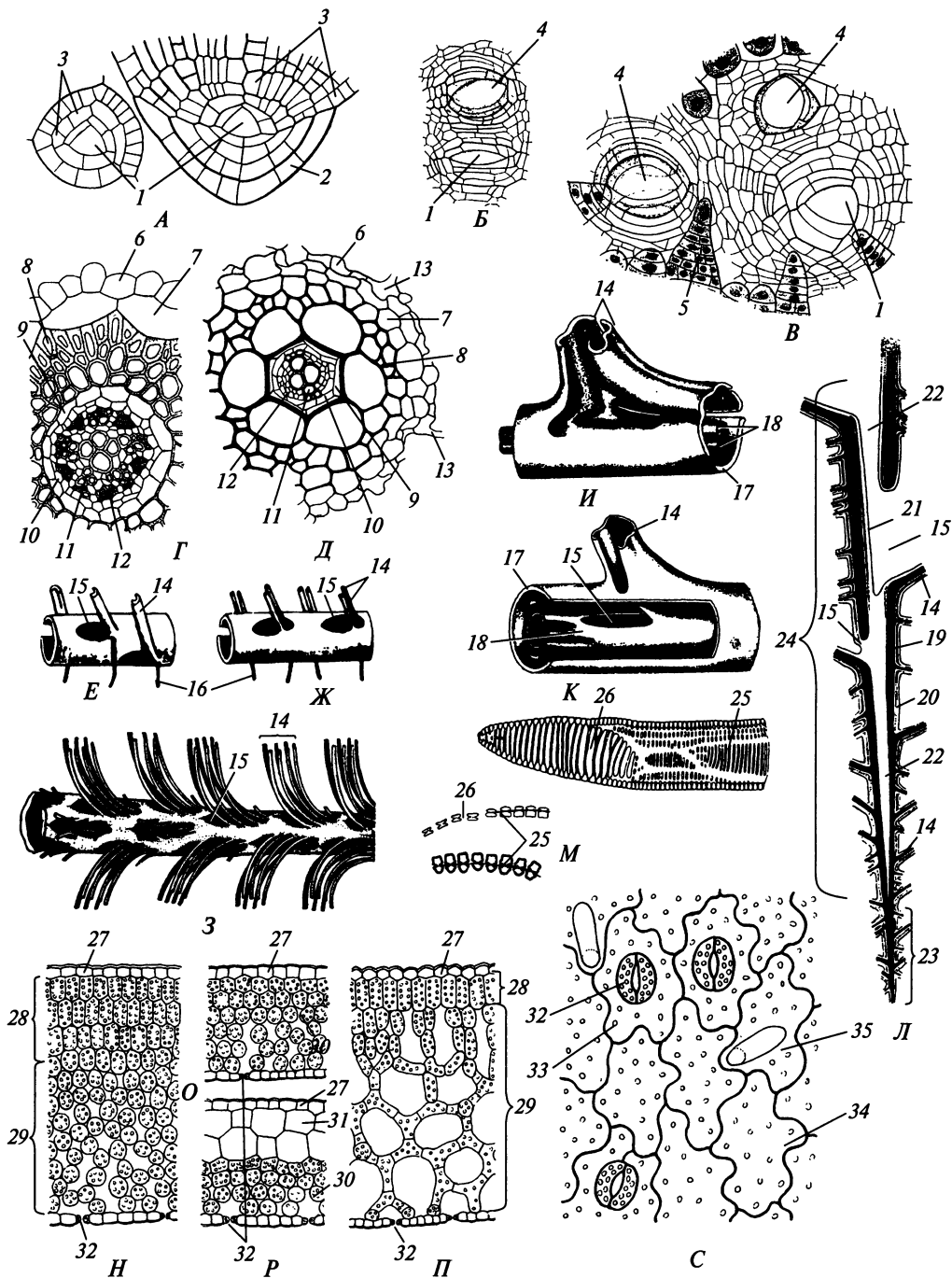


Почковидные вайи быстро буреют, теряя способность к фотосинтезу. Фотосинтезируют у платицериумов неправильно дихотомирующие ремневидные вайи. У эпифитных дринарий (*Drynaria*) собирающий гумус «карман» образован слабо лопастными быстро буреющими основаниями пластинок вайи, а фотосинтезируют их дистальные перисто-рассеченные части (см. рис. 129, *Л*).

Вайи, как правило, располагаются на стебле по спирали, но у ряда видов *Polypodium* (многоножки) — двумя, а у некоторых видов *Polypodium* и *Gleichenia* (глейхения) — даже одним рядом на верхней стороне сильно уплощенного ползучего корневища (см. рис. 129, *A, B*; 136, *A, Ж*). У *Pteridium* (орляк) от ползучего корневища двурядно отрастают укороченные филлофоры (см. рис. 129, *Г*), на которых ежегодно развивается по одной вайе.

Стебли молодых спорофитов гапlostелические (см. рис. 130, *Л*) с центрарной или мезархной протоксилемой. У немногих видов гапlostела сохраняется и в стеблях взрослых растений, но в целом для взрослых многоножковых папоротников характерны разные варианты сифоностелы (см. рис. 130, *Л*) с мезархной протоксилемой. В большинстве случаев стела моноциклическая, ряду представителей свойственна дициклическая стела (см. рис. 130, *Е—К*). Протоксилема сложена кольчатыми и спиральными трахеидами, а метаксилема — лестничными. Стенки трахеид современного типа. У *Pteridium* наряду с трахеидами в метаксилеме есть сосуды, членики которых имеют очень примитивные лестничные перфорационные пластинки (см. рис. 130, *М*). Листовые следы у одних видов однопучковые, у других — двухпучковые, у третьих — многопучковые (см. рис. 130, *Е—З*). Характерно слияние проводящих пучков листового следа в один U-образный в поперечном сечении пучок, раскрытый на адаксиальную сторону, который проходит в черешке и рахисе вайи. Жилкование пластинок перышек от дихотомического до несовершенного сетчатого (рис. 131; 141, *Б, В*). Мезофилл, как правило, сложен хлоренхимой, которая может быть дифференцирована на палисадную и губчатую (см. рис. 130, *Н, П*). У немногих видов наряду с ней имеется водоносная паренхима (см. рис. 130, *Р*). У представителей класса довольно часто встречаются полоцитные устьичные аппараты (см. рис. 130, *С*).

Фруктификации многоножковых всегда представлены спорофиллами. Примитивные спорофиллы подобны трофофиллам (рис. 132, *А*). Спорофиллы более продвинутого типа утратили способность к фотосинтезу и имеют сильно редуцированные пластинки перышек (см. рис. 132, *Б*), а у наиболее уклонившихся от прототипа спорофиллов от перышек остались только их средние жил-

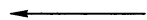


ки, и спорофилл похож на систему разветвленных теломов (см. рис. 132, В), составлявших фруктификации примитивных зигоптериевых папоротников.

Такое уподобление эволюционно продвинутых спорофиллов очень примитивным теломным фруктификациям далеких предков представляет собой одно

Рис. 130. Анатомия представителей Polypodiopsida:

A — апекс корня на поперечном и продольном срезах; *B* — верхушка побега *Pteridium aquilinum* с поверхности; *B* — верхушка побега *Polypodium vulgare* с поверхности; *Г, Д* — поперечные срезы корней *Adiantum capillus-veneris* и *Trichomanes accédens*; *Е—З* — диаграммы соленостелы с однопучковыми (*Е*), двухпучковыми (*Ж*) и многопучковыми (*З*) листовыми следами; *И, К* — варианты дициклической соленостелы; *Л* — диаграмма продольного сечения стелы молодого спорофита *Dicranopteris pectináta*; *М* — окончание сосуда с поверхности (сверху) и в сечении (слева); *Н—Р* — варианты строения листовой пластинки; *С* — участок эпидермы; *1* — инициаль апекса; *2* — чехлик; *3* — зона роста; *4* — апикальная инициаль вайи; *5* — чешуйка; *6* — ризодерма; *7* — наружный кортекс; *8* — склеренхимный внутренний кортекс; *9* — эндодерма; *10* — перидицикл; *11* — ксилема; *12* — флоэма; *13* — корневой волосок; *14* — листовой след; *15* — лакуна; *16* — корневой след; *17* — наружная меристела; *18* — внутренняя меристела; *19* — ксилема; *20* — наружная флоэма; *21* — внутренняя флоэма; *22* — сердцевина; *23* — протостела; *24* — сифоностела; *25* — пора; *26* — перфорация; *27* — эпидерма; *28* — палисадная хлоренхима; *29* — губчатая хлоренхима; *30* — хлоренхима; *31* — водоносная паренхима; *32* — устьице; *33* — побочная клетка; *34* — основная клетка эпидермы; *35* — трихома



из проявлений нередкой у высших растений *псевдоциклической эволюции*. Причины этого феномена не известны.

У многих многоножковых папоротников специализированная фруктификация представлена не всей вайей, а только ее базальными (например, у *Aneimia*; см. рис. 138, *A, Г*) или дистальными (например, у *Drynaria*; см. рис. 129, *Л*) перьями, тогда как остальные перья вайи выполняют функцию фотосинтеза.

Спорангии располагаются на *абаксиальной* стороне спорофилла у края перышек или по жилкам. Большинству представителей свойственны сорусы (см. рис. 132, *Г, Ж—К*). У некоторых родов сорусы, по-видимому, утрачены в ходе эволюции и спорангии располагаются вдоль всего края пера спорофилла сплошной более или менее широкой полосой (см. рис. 132, *Д*), которую называют *ценосорусом* (*Pteris, Pteridium* и др.), либо равномерно по всей абаксиальной поверхности перышка — *акростихоидно* (*Platycerium, Acróstichum* и др.; см. рис. 132, *Е*).

Примитивные сорусы *симультаные (простые)*, с небольшой плацентой, на которой *одновременно* развиваются немногочисленные спорангии (см. рис. 132, *Ж—К*). Более продвинутые *градатные* сорусы имеют сильно выступающую плаценту, на которой *последовательно базипетально* формируются многочисленные спорангии (см. рис. 135, *О*). Это увеличивает период спороношения и тем самым способствует повышению выживаемости потомства. В *смешанных* сорусах спорангии также развиваются *неодновременно*, но *без определенного порядка*. В сорусах между спорангиями образуются стерильные *парафизы*, возможно, гомологичные спорангиям (см. рис. 139, *Ц, Щ*). В большинстве случаев сорус прикрыт *индузием*, возникающим как вырост плаценты или поверхности перышка рядом с сорусом. Форма и строение индузиев очень разнообразны (см. рис. 132, *З—К*). У некоторых родов сорусы (или ценосорусы) прикры-

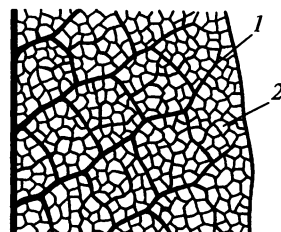


Рис. 131. Примитивное сетчатое жилкование листовой пластинки *Drynaria meyeniana*:

1 — жилка; *2* — ареола

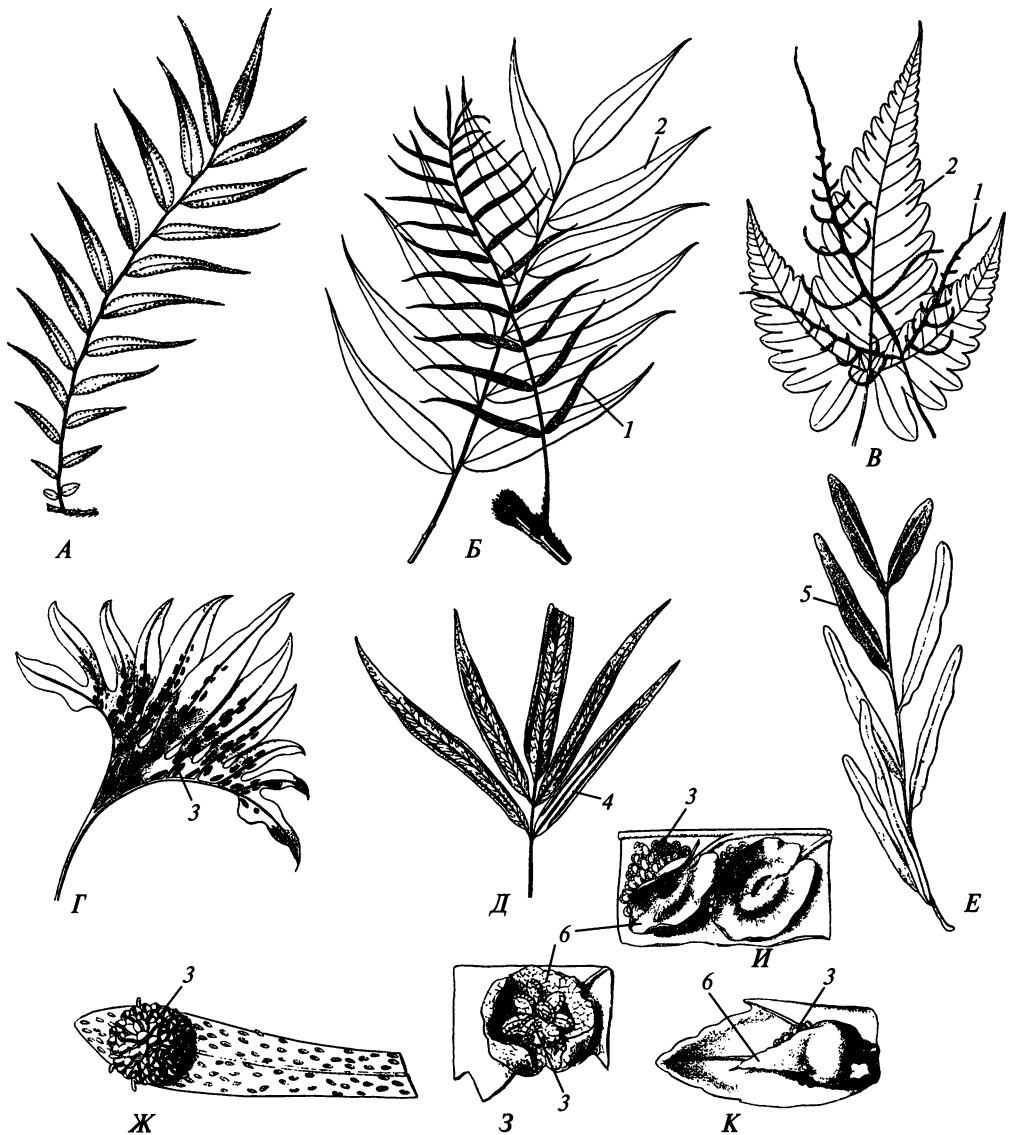


Рис. 132. Polyodiopsida. Спороносные структуры:

A — спорофилл, подобный трофофиллу, у *Arthrópteris tenella*; *B* — спорофилл и трофофилл *Stenochlaena sorbifolia*; *B* — спорофилл и трофофилл *Stenosemia aurita*; *Г* — сорусы на абаксиальной стороне спорофилла *Cheirópteris palmatopedáta*; *Д* — ценосорусы на абаксиальной стороне спорофилла *Taenitis blechnoides*; *Е* — спороносные перышки с акростихоидным расположением спорангиев на абаксиальной стороне у *Acróstichum aureum*; *Ж* — симультанный сорус без индусия у *Polypodium tamariscinum*; *З* — сорус с чашевидным индусием у *Woodsia obtusa*; *И* — сорусы с щитовидным индусием у *Fadyenia prolifera*; *К* — сорус с языковидным индусием у *Cystópteris fragilis*; *1* — спорофилл; *2* — трофофилл; *3* — сорус; *4* — ценосорус; *5* — спороносное перышко с акростихоидно расположенными спорангиями с абаксиальной стороны; *6* — индусий

ты завернутым на абаксиальную сторону краем перышка, что нередко скоррелировано с редукцией индузия (см. рис. 141, Д, Е).

Polypodiopsida — преимущественно лептоспорангиатные папоротники. Их спорангии имеют *двухслойный танетум* (см. рис. 11, М). В стенке спорангия находится кольцо, обеспечивающее его резкое вскрывание и выбрасывание спор. По строению и положению кольца выделяют семейства. Почти все представители класса — гомоспоровые растения, 5 современных родов представлены гетероспоровыми формами. Более примитивные многоножковые имеют трилетные споры, а продвинутые — монолетные.

Гаметофиты многоножковых разнообразны. Самый распространенный тип — пластинчатые неветвящиеся, стелющиеся по субстрату. Чаще всего они сердцевидной формы с апикальной меристемой в выемке между лопастями, многослойные в срединной части и однослойные по краям (см. рис. 144, В). На их нижней стороне развиваются ризоиды и гаметангии. У некоторых видов гаметофиты нитчатые, ветвистые, напоминающие протонему Bryopsida, со специализированными веточками, несущими антеридии и архегонии (см. рис. 135, Р—Т). Гаметофиты *Actinostachys* цилиндрические, подземные, микотрофные, способные утолщаться вторично благодаря деятельности меристемы, униполярно откладывающей паренхиму.

Гаметофиты у гомоспоровых видов потенциально обоеполые, но одновременно на них функционируют, как правило, только органы одного пола, что предотвращает самооплодотворение и инбридинг. Виды *Woodwardia protogиничны*, т.е. на их гаметофитах сначала развиваются архегонии, а позднее — антеридии. Остальным родам свойственна *протерандрия*, когда гаметофит последовательно проходит стадии мужского и женского растения. Показано, что гаметофиты некоторых видов, перешедшие в стадию женского растения, выделяют в среду *антеридиоген*, задерживающий окружающие гаметофиты на мужской стадии онтогенеза. Таким образом, многоножковым папоротникам присущ *физиологический гетероталлизм*, проявляющийся в результате их взаимо-

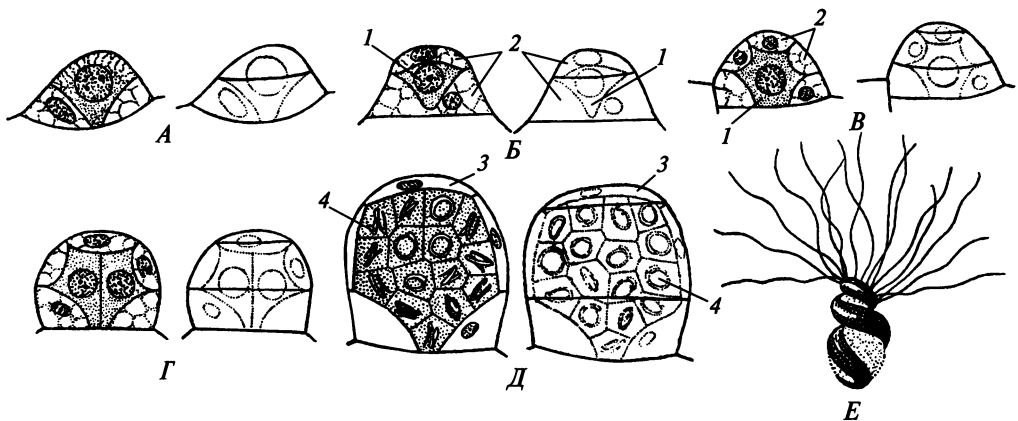


Рис. 133. Polypodiopsida. Развитие антеридия (А—Д; слева — в продольном сечении, справа — внешний вид) *Nephrolépis* sp. и сперматозоид (Е) *Dryopteris filix-mas*:

1 — первичный сперматоцит; 2 — клетки стенки; 3 — оперкулярная клетка; 4 — сперматоцит

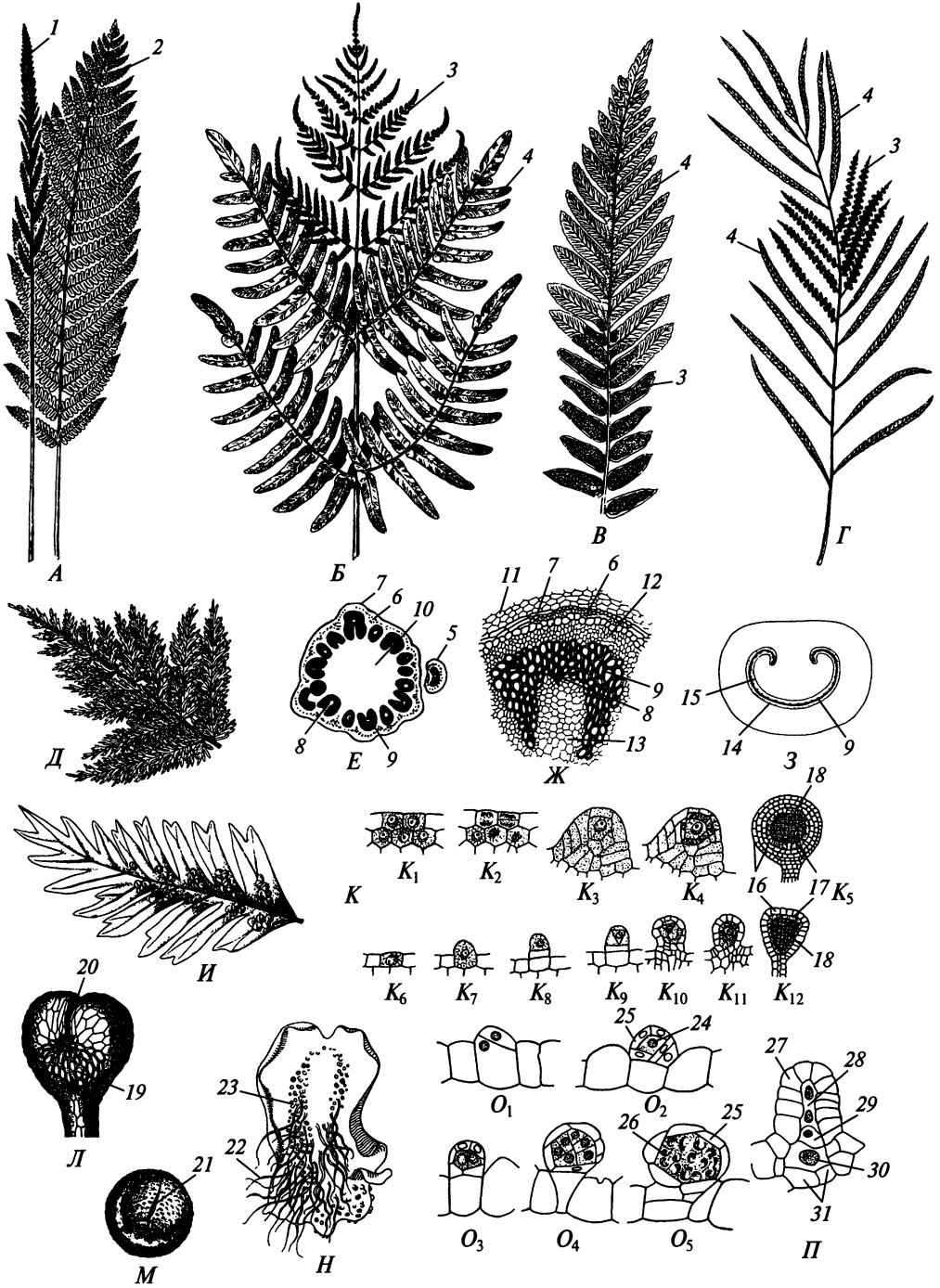


Рис. 134. Osmundales:

A — трофофилл и спорофилл *Osmunda cinnamomea*; *B* — вайя *O. regalis*; *B* — вайя *Todea bárbara*; *Г* — вайя *O. presliána*; *Д* — спорофилл *Leptópterys hymenophylloides* с адаксиальной стороны; *Е* — схема поперечного среза стелы стебля *O. cinnamomea*; *Ж* — деталь поперечного среза стелы *O. regalis*; *З* — схема поперечного среза черешка *O. japónica*; *И* — групповое расположение спорангиев у *L. hymenophylloides*; *К* — два варианта развития спорангия; *Л* — вскрывшийся спорангий *O. regalis*; *М* — спора *O. regalis* с проксимального полюса; *Н* — гаметофит *O. regalis* снизу; *О* — развитие антеридия у *O. claytoniána*; *П* — архегоний *O. claytoniana*; *1* — спорофилл; *2* — трофофилл; *3* — спороносное перо; *4* — вегетативное перо; *5* — черешок; *6* — флоэма; *7* — перицикл; *8* — протоксилема; *9* — метаксилема; *10* — сердцевина; *11* — эндодерма; *12* — паренхимная обкладка ксилемы; *13* — основная паренхима; *14* — абаксиальная флоэма; *15* — адаксиальная флоэма; *16* — стенка спорангия; *17* — тапетум; *18* — археспорий; *19* — «кольцо»; *20* — щель; *21* — лета; *22* — ризоид; *23* — архегоний; *24* — первичный сперматоцит; *25* — стенка антеридия; *26* — сперматозоид; *27* — стенка шейки архегония; *28* — шейковая канальцевая клетка; *29* — брюшная канальцевая клетка; *30* — яйцеклетка; *31* — подстилающие клетки



действия друг с другом. Лишь у *Platyzóma* и гетероспоровых видов пол гаметофита предопределяется при спорогенезе. У гомоспоровых папоротников из рода *Platyzoma* в одних спорангиях формируется 16 условно называемых мегаспор, а в других — 32 условно называемые микроспоры. Вырастающие из «мегаспор» гаметофиты могут пройти весь цикл мужского и женского растения, а гаметофиты, вырастающие из «микроспор», в любых условиях произрастания оказываются мужскими. У гетероспоровых представителей настоящие микро- и мегаспоры всегда дают начало однополым гаметофитам.

Развитие зародыша варьиabelно и до сих пор изучено неполно.

Тип развития антеридиев большинства многоножковых папоротников уникален (тип лептоспорангиатных папоротников, рис. 133, *A—Д*): первое деление антеридиальной инициали перегородкой сложной формы приводит к образованию воронковидной базальной и апикальной клеток. В ходе последующего тангенциального деления апикальной клетки образуются клетка стенки антеридия и первичный сперматоцит. Позднее клетка стенки антеридия отделяет кольцевой стенкой терминальную оперкулярную клетку стенки. Зрелый антеридий малоклеточный, содержит 32 многожгутиковых сперматозоида (см. рис. 133, *Е*) и вскрывается в результате отпадения (реже разрыва) оперкулярной клетки. Архегонии по строению и развитию похожи на архегонии хвощей, но у большинства представителей шейковая канальцевая клетка одна и содержит от 2 до 4 ядер (рис. 134, *П*).

Ordo Osmundáles — порядок осмундовые

Остатки осмундовых известны с нижнего триаса, но ряд пермских форм, вероятно, также следует включать в этот порядок. Большинство осмундовых вымерло, и в современной флоре сохранились только 3 рода примерно с 20 видами.

Осмундовые — травянистые или древовидные растения с ортотропным неветвящимся стеблем высотой от 0,5 до 2 м (в зависимости от вида), несущим терминальную розетку простоперистых или дваждыперистых вайй (см. рис. 134, *A—Д*). Вайи осмундовых бывают до 2,5 м длиной. Они отличаются

длительным апикальным ростом благодаря функционированию двусторонней инициальной клетки, характер деятельности которой детерминируется постепенно, к 15—20-му пластохрону. На более ранних стадиях развития вайи инициальная клетка способна превратиться в инициаль побегового апекса, если она освобождается от влияния более взрослых листьев. Эту особенность осмундовых относят к числу примитивных. В мезофилле рядом с проводящими пучками находятся слизевые клетки. У основания вайи находятся парные афлебии (сходство с *Zygopteridopsida*).

Отрастающие парами в узлах корни образуют вокруг стебля «мантию».

Стебли пермских представителей порядка (*Thamnopteris*, *Zalesskya*) были гапlostелическими, с мезархной протоксилемой. У некоторых триасовых форм в стеблях была типичная диктиостела (*Osmundacaulis*), но в целом для осмундовых характерна эктофлойная сифоностела (см. рис. 134, *Е, Ж*) с небольшими листовыми лакунами («протодиктиостела»), чем они сильно отличаются от других *Polyodiopsida*. Протоксилема сложена кольчатыми и спиральными трахеидами, метаксилема — лестничными трахеидами.

У одних видов трохофиллы и спорофиллы сходны, а у других резко различаются (рис. 134, *А, Д*), так как пластинки перышек спороносных вайй редуцированы и не содержат хлорофилла. У ряда видов спороносны не все перышки спорофилла, а только некоторые из них, располагающиеся в проксимальной, средней или дистальной частях вайи (см. рис. 134, *Б—Г*). Спорангии находятся на абаксиальной стороне перышек, а на очень узких перышках — по их краю (*Osmunda*). Спороносной может быть практически вся абаксиальная поверхность перышка (*Todea*) или только его базальная часть вдоль жилки (*Leptopteris*). Группы таких спорангиев напоминают сорусы (см. рис. 134, *И*), но настоящих сорусов у осмундовых нет. Крупные, до 0,7 мм в диаметре, спорангии развиваются каждый из *одной или нескольких* протодермальных клеток (см. рис. 134, *К*). В последнем случае верхняя часть спорангия возникает из единственной клетки, делящейся подобно инициали лептоспорангия остальных многоножковых, а окружающие ее клетки участвуют в формировании основания спорангия и его ножки. Наружные клетки археспория дают 2—4 слоя клеток, из которых внутренний дифференцируется в тапетум, а остальные входят в состав стенки спорангия. Зрелые спорангии осмундовых имеют двух-, четырехслойную стенку. Кольцо представлено небольшой группой толстостенных клеток, располагающихся латерально и обеспечивающих вскрывание спорангия (см. рис. 134, *Л*). В одном спорангии развивается около 512 спор.

Все осмундовые — гомоспоровые растения. Их трилетные споры (см. рис. 134, *М*) прорастают без периода покоя, иногда еще находясь в спорангии, что часто считают примитивной особенностью. Гаметофиты (см. рис. 134, *Н*) пластинчатые, 5—30 мм длиной, многослойные и существуют более года. По крайней мере у некоторых видов в паренхиме гаметофита найден эндозитный мицелий гриба. На вентральной стороне у гаметофитов образуются многоклеточные однорядные («септированные») ризоиды. Гаметангии развиваются на нижней стороне гаметофита: архегонии на срединном ребре, а антеридии на краях. Начальные стадии развития антеридия включают косые деления клеток (см. рис. 134, *О*), чем напоминают начальные стадии развития лептоспорангия. Принято считать, что сходство в развитии структур, особен-

но на начальных его этапах, свидетельствует об их гомологии¹. Однако считать антеридии осмундовых гомологами лептоспорангиев абсурдно. Сходство в развитии тех и других, несомненно, конвергентно и обусловлено малым числом возможных вариантов деления инициальных клеток. Многочисленные сперматозоиды высвобождаются через отверстие в стенке антеридия, возникающее после отпадения оперкулярной клетки. При развитии архегония возникает тяж центральных клеток, который включает не только канальцевые клетки и яйцеклетку, но и первоначально единственную *подстилающую клетку* под яйцеклеткой. Шейка архегония довольно длинная, искривлена в сторону апекса гаметофита и содержит две шейковые канальцевые клетки или одну двухъядерную шейковую канальцевую клетку (см. рис. 134, *П*). Архегоний вскрывается путем расхождения дистальных клеток стенки шейки.

Зигота делится вдоль оси архегония. Затем обе клетки делятся поперек оси архегония, вследствие чего возникают четыре квадранта. Обращенные к шейке квадранты дают соответственно первый лист и апекс побега. Из оставшихся квадрантов происходят прилегающий к листу первичный корень и прилегающая к апексу побега ножка.

Осмундовые — лесные гигрофиты теплого умеренного пояса, влажных субтропиков и среднегорных тропиков. Некоторые виды имеют дизъюнктивные реликтовые ареалы.

По строению и расположению спорангиев и анатомии стеблей *Osmundales* проявляют сходство с некоторыми *Botryopteridaceae*, которое, возможно, указывает на родственные связи этих таксонов. По своей организации осмундовые занимают промежуточное положение между высокоорганизованными *Zygopteridopsida* и остальными *Polypodiopsida*, но представляют особую ветвь эволюции, и их нельзя считать предками последних.

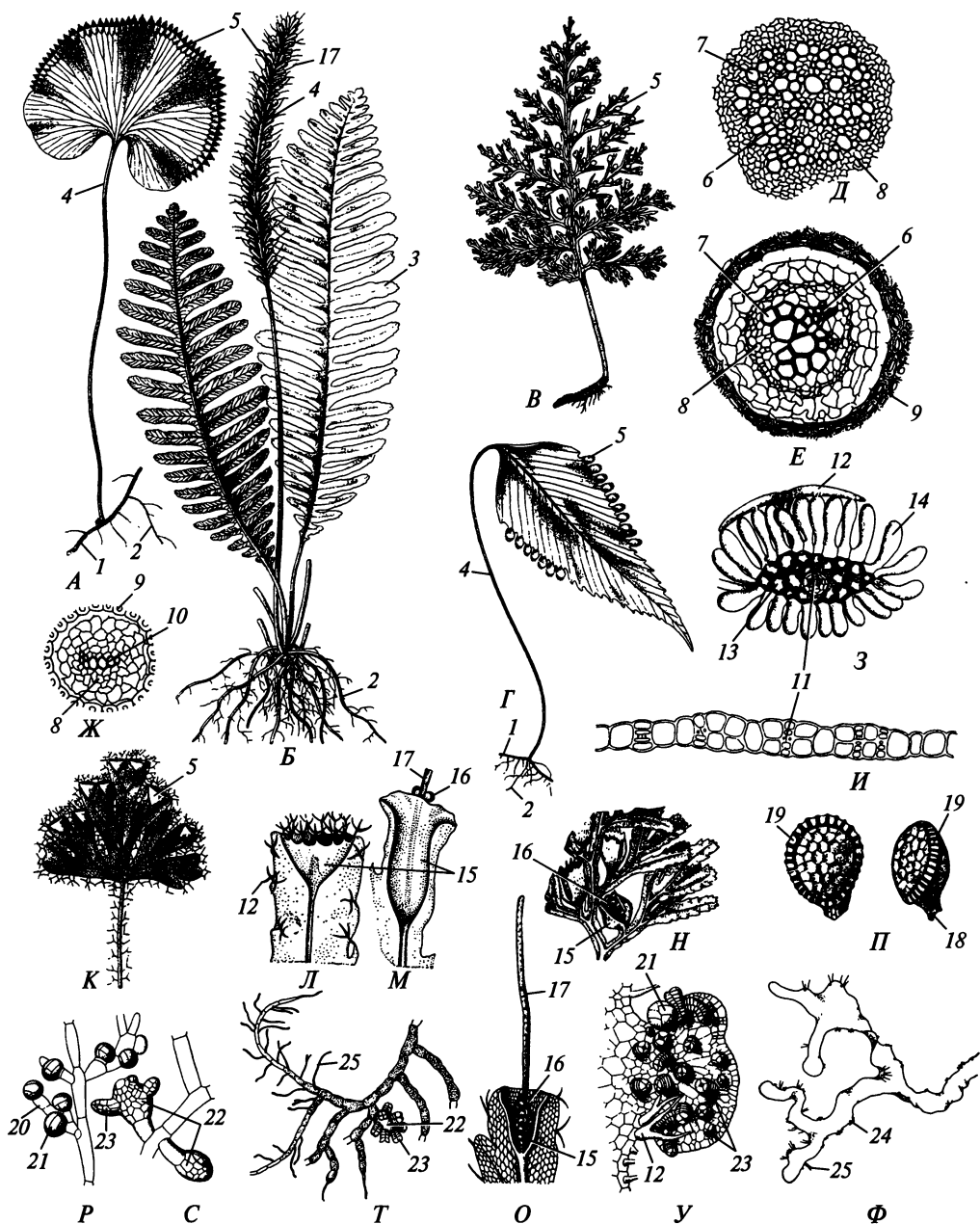
Экономического значения осмундовые почти не имеют, хотя немногие виды изредка используют как декоративные растения, а в Японии осмунду после подвяливания и специального приготовления используют в пищу.

Ordo Hymenophyllales — порядок гименофилловые

В настоящее время порядок включает около 700 видов из 2—6 родов, объединяемых в единственное семейство *Hymenophyllaceae*. Ископаемые представители известны с верхнего триаса. Гименофилловые — преимущественно мелкие травы, розеточные или с плагиотропными ползучими побегами (рис. 135, *А—Г*). Лишь у нескольких видов вайи достигают 60 см длины, а у большинства их длина находится в пределах 2—3 см; есть и еще более мелкие формы с листьями короче 1 см.

Стебли в большей или меньшей степени уплощены дорсовентрально, опушены и содержат *гапlostелу* чаще всего с мезархной протоксилемой; у некоторых представителей стела напоминает коллатеральный пучок (см. рис. 135, *Д, Е*). По-видимому, гапlostела у гименофилловых не примитивна, а обус-

¹ Сходство ранних стадий развития — один из показателей гомологий при использовании метода *тройного параллелизма* (сходство строения, развития и подтверждение палеонтологическими данными) для их выявления.



ловлена малой толщиной стеблей этих растений, в которых не остается места для паренхимной сердцевины. От нижней стороны стебля в узлах отрастают адвентивные корни. У ряда видов корней нет. Предполагают, что у них функцию всасывания водных растворов выполняют трихомы на стебле. Вайи располагаются на верхней стороне стебля двумя ортостихами. Листовые пластинки у разных видов варьируют от цельных цельнокрайних до глубоко трижды-перистораздельных (см. рис. 135, А, В, Г). Соответственно жилкование бывает

Рис. 135. Hymenophyllales:

A — *Trichomanes reniforme*, внешний вид; *B* — *T. spicatum*, внешний вид; *B* — *Hymenophyllum dilatatum*, внешний вид; *Г* — *H. cruentum*, внешний вид; *Д* — поперечное сечение стелы стебля *Vandenboschia auriculata*; *Е* — поперечное сечение стелы стебля *H. sericeum*; *Ж* — поперечное сечение проводящего пучка в черешке у *Meringium denticulatum*; *З* — поперечный срез пера вайи *H. malingii*; *И* — поперечный срез пера вайи *Trichomanes membranaceum*; *К* — спорофилл *T. lyalii* с абаксиальной стороны; *Л* — сорус с индузией *T. lyalii*; *М* — сорус с индузией *T. venosum*; *Н* — сорусы с индузией у *Hymenophyllum tunbridgense*; *О* — продольный срез соруса *T. alatum*; *П* — спорангий *H. tunbridgense* в разных ракурсах; *Р*, *С* — гаметофит *T. rigidum* с антеридиями (*Р*) и архегониями (*С*); *Т* — нитчатый гаметофит *T. bilabiatum*; *У* — деталь гаметофита *H. dilatatum* с нижней стороны; *Ф* — пластинчатый гаметофит *H. kurzii*; *1* — стебель; *2* — корень; *3* — трофофилл; *4* — спорофилл; *5* — сорус с индузией; *6* — протоксилема; *7* — метаксилема; *8* — флоэма; *9* — склеренхима; *10* — ксилема; *11* — проводящий пучок; *12* — трихома; *13* — склеренхимный мезофилл; *14* — эпидерма; *15* — индузий; *16* — спорангий; *17* — плацента; *18* — ножка спорангия; *19* — кольцо; *20* — антеридиофор; *21* — антеридий; *22* — архегониофор; *23* — архегоний; *24* — гаметангий; *25* — ризоид



от дихотомического до перистого (рис. 135, *A*, *Г*). Характерны очень тонкие, зачастую полупрозрачные пластинки толщиной в 2—4 слоя клеток (см. рис. 135, *И*). Есть даже виды с однослойными пластинками вайи. У отдельных видов пластинки сильно редуцированы до жилок, в которых проводящий пучок окружен склеренхимой (см. рис. 135, *З*). Функцию фотосинтеза в них выполняют пузыревидно разросшиеся основные клетки эпидермы. Устьица на листьях гименофилловых не развиваются.

Спорофиллы сходны с трофофиллами или резко отличаются от них (рис. 135, *Б*). Сорусы спорангиев развиваются субмаргинально у окончаний жилок (рис. 135, *К*). Они градатного типа, часто с длинными нитевидными интеркалярно нарастающими плацентами (рис. 135, *Б*, *М—О*), хотя есть виды с небольшими округлыми плацентами. Индузий представляет собой пленчатый вырост абаксиальной эпидермы проксимальнее соруса. Он на всю длину или на большую часть своей длины срастается краями с пластинкой вайи. В результате сорус оказывается в *бокаловидном* или *двухлопастном вместилище* (см. рис. 135, *Л—Н*).

Спорангии гименофилловых — типичные лептоспорангии с *косым* кольцом в стенке (см. рис. 135, *П*). Соответственно этому они вскрываются косою щелью, выбрасывая трилетные споры. В каждом спорангии формируется 128-256-512 спор (редко спор 64 или 32). Все гименофилловые — гомоспоровые растения.

Гаметофиты короткоживущие, пластинчатые, в виде узких ветвящихся однослойных лент с ризоидами на нижней стороне (*Hymenophyllum* и близкие роды — см. рис. 135, *Ф*) или нитчатые (*Trichomanes* — см. рис. 135, *Т*). У некоторых видов гаметофиты размножаются вегетативно с помощью выводковых почек. Антеридии образуются по краям лентовидных гаметофитов (см. рис. 135, *У*) и терминально на особых веточках нитчатых гаметофитов — антеридиофорах (см. рис. 135, *Р*). Антеридии развиваются по типу лептоспорангиатных папоротников (см. рис. 133). Архегонии с довольно длинными шейками образуются на нижней стороне пластинчатого гаметофита или базально на специальных многорядных веточках нитевидного гаметофита — архегониофорах (см. рис. 135, *С*, *Т*).

Зигота делится *косо* по отношению к оси архегония. Образовавшиеся две клетки делятся также *косо* с образованием трех ярусов квадрантов.

Все гименофилловые — эпифиты или лесные эпилитные, реже напочвенные умброфиты и ультрагигрофиты, для нормальной жизнедеятельности которых необходима близкая к 100%-й влажность воздуха. Многие виды обитают вблизи водопадов, орошаемые брызгами воды. Некоторые гименофилловые населяют более сухие биотопы. При снижении влажности они, подобно некоторым селлагинеллам, впадают в криптобиоз, высыхая и скручивая листья. Активная жизнедеятельность восстанавливается в непродолжительные периоды повышенной влажности после дождей. Большинство видов населяет влажные тропические и субтропические леса, но некоторые обитают в умеренной теплой зоне и высокогорьях. Экономического значения гименофилловые не имеют.

Тонкое строение экзоспория гименофилловых наиболее примитивно среди современных Filices. По строению сорусов и спорангиев Hymenophyllales проявляют определенное сходство с Psalixochlaenaceae из Zygoteridopsida. Пока не ясно, отражение ли это родственных связей таксонов или проявление конвергенции.

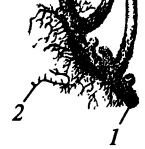
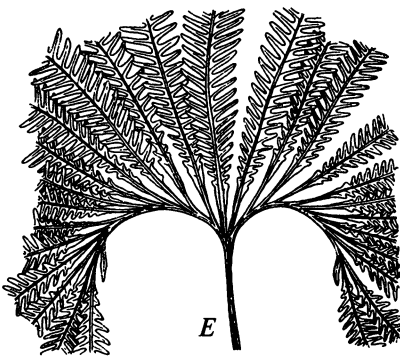
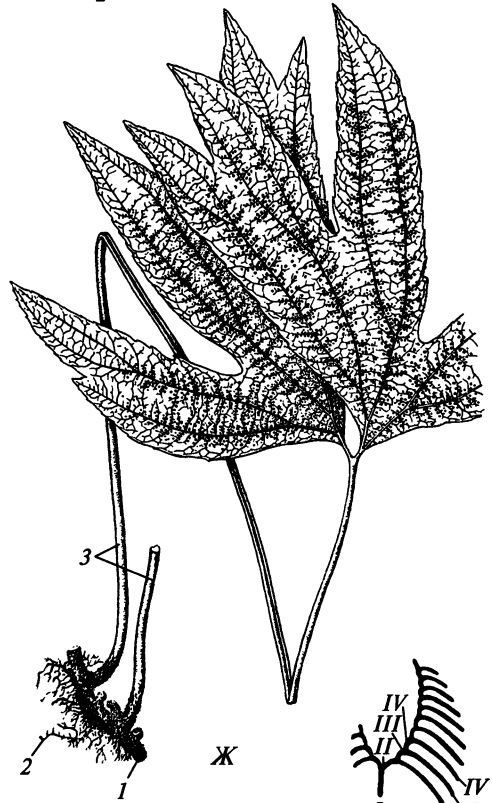
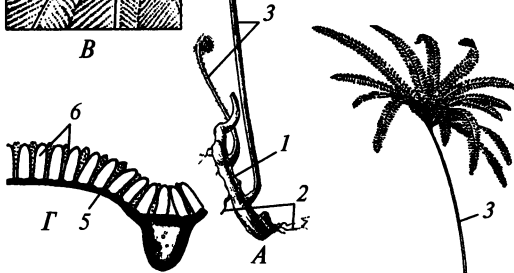
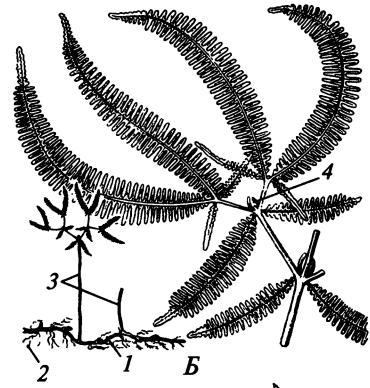
Ordo Gleicheniales — порядок глейхениевые

Порядок возник, по-видимому, в перми, и в настоящее время существует около 150 видов. Современные глейхениевые — травы, главным образом крупные и очень крупные, с длинными ползучими побегами (рис. 136, А, Б, Д—Ж) и нередко с однорядными листьями. Среди ископаемых представителей были растения с ортотропными побегами с верхушечной розеткой листьев (юрско-меловая *Weichselia*, сем. Matoniaceae, см. рис. 136, В). Стебли опушены трихомами или трихомами и чешуйками, строение которых различается у разных родов. Стела (рис. 137, В, Г) варьирует от гапlostелы (большинство Gleicheniaceae, стебли молодых растений из других семейств) до трициклической амфифлоидной сифоностелы, все меристелы которой связаны друг с другом в узлах через листовые следы (см. рис. 137, Д) (стебли взрослых растений из рода *Matonia*, семейство Matoniaceae). Протоксилама мезархная из кольчатых и спиральных трахеид, метаксилама из лестничных трахеид. Для ряда представителей Matoniaceae характерно развитие в ксилеме диффузной тяжелой паренхимы.

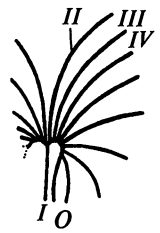
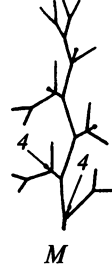
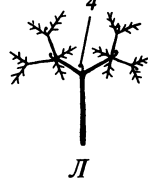
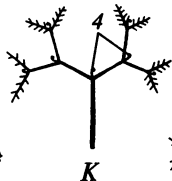
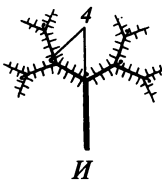
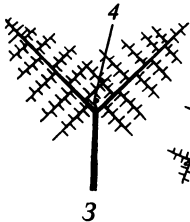
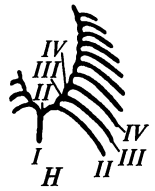
Вайи, как правило, крупные, длиной от одного до нескольких метров. У некоторых ископаемых глейхениевых они были дваждыперистые с перьями и перышками, располагавшимися на черешке не в одной плоскости (см. рис.

Рис. 136. Gleicheniales:

А — *Gleichenia microphylla*; Б — *Dicranopteris lineáris*, внешний вид и деталь вайи; В, Г — *Weichselia reticuláta*, розетка листьев сверху и прикрепление перышек к рахису; Д, Е — *Matonia pectináta* — внешний вид и деталь вайи; Ж — *Dipteris chinensis*; З—Л — схемы расчленения вай Gleichenia-типа; М — схема расчленения вайи Phlebópteris-типа; Н — схема расчленения вайи Dictyophyllum-типа; О — схема расчленения вайи Matonia-типа; 1 — стебель; 2 — корень; 3 — вайя; 4 — замершая верхушка вайи/пера; 5 — рахис; 6 — перышки



Ж



136, Г). В целом для порядка типичны длительно растущие вайи с многократно последовательно ветвящимися рахисами. У вайи *Gleichenia*-типа (*Gleicheniaceae*) рахисы ветвились ложнодихотомически (см. рис. 136, 3—Л). При этом под прекратившей рост верхушкой пера развивались одинаковые по мощности рахисы перьев следующего порядка. В результате возникает система

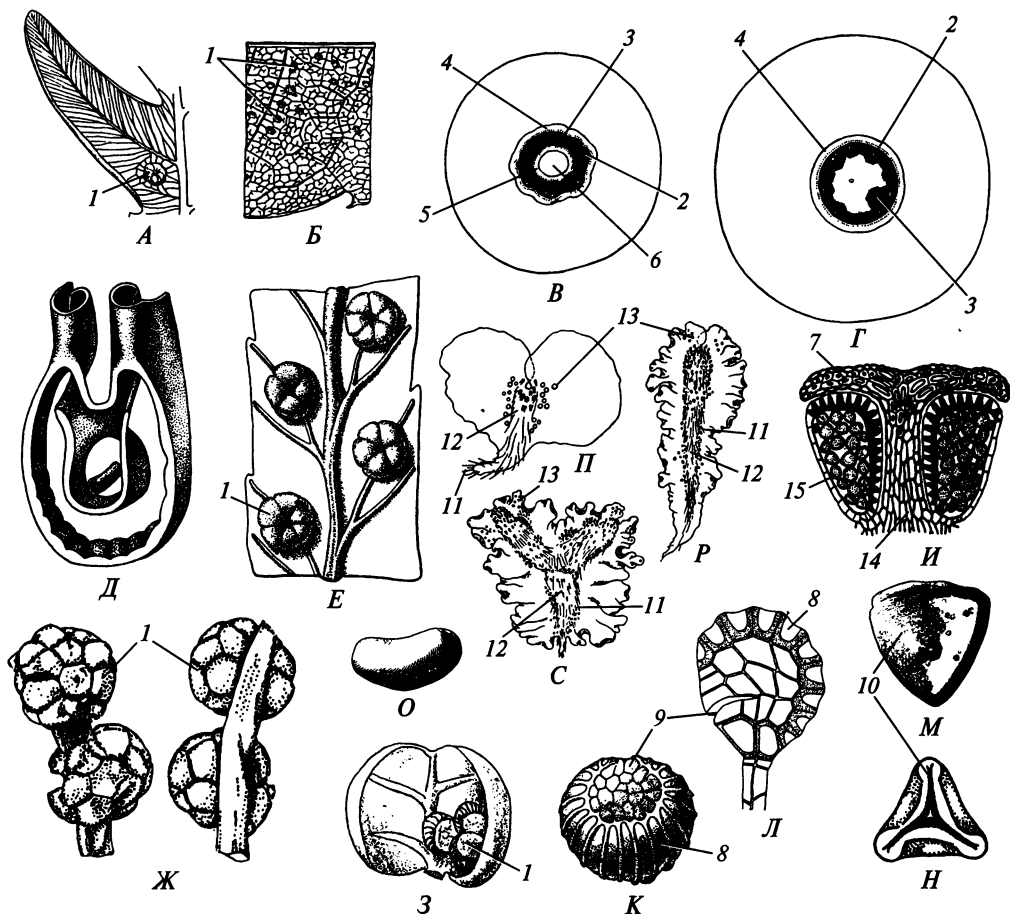


Рис. 137. Gleicheniales:

A — жилкование перышка и сорус *Matonia pectinata*; *B* — жилкование перышка и сорусы *Dipteris chinensis*; *B*, *Г* — схемы поперечных срезов стеблей *Dicranopteris pectinata* (*B*) и *Hicriopteris glauca* (*Г*); *Д* — трициклическая сифоностела *Matonia pectinata*; *Е* — сорусы на абаксиальной стороне перышка *Sticherus flabellatus*; *Ж* — сорусы *Weichselia reticulata* на редуцированных до средних жилок перышках, в разных ракурсах; *З* — сорус на абаксиальной стороне перышка *Gleichenia microphylla*; *И* — продольный срез соруса *Weichselia reticulata*; *К* — спорангий *G. dicarpa* сверху; *Л* — спорангий *Dipteris conjugata* сбоку; *М* — спора *G. dicarpa* с проксимального полюса; *Н* — спора *Phlebopteris smithii* с проксимального полюса; *О* — спора *G. pedalis* с экватора; *П*, *Р* — 75-дневный и 9-месячный гаметофиты *Sticherus bifidus* снизу; *С* — гаметофит *Hicriopteris glauca* снизу; *1* — сорус; *2* — протоксилема; *3* — метаксилема; *4* — наружная флоэма; *5* — внутренняя флоэма; *6* — сердцевина; *7* — индусий; *8* — кольцо; *9* — стомиум; *10* — лета; *11* — ризоид; *12* — срединное ребро; *13* — гаметангий; *14* — плацента; *15* — спорангий

многократно бифуркирующих рахисов, несущих боковые однаждыперистые перья. Конечные элементы этой системы также представляют собой однаждыперистые перышки. Вайи *Phlebópteris*-типа (часть *Matoniaceae*) отличаются тем, что дочерние рахисы неодинаковы, следствием чего становится дихоподиально нарастающая система рахисов вайи (см. рис. 136, *М*). Черешок вайи *Matonia*-типа разветвляется на два более или менее одинаковых рахиса, каждый из которых завершается однаждыперистым перышком и отвечает *базископический* (т.е. направленный к основанию вайи) рахис следующего порядка и т.д. (см. рис. 136, *Е*, *О*). Типичные вайи *Dictyophyllum*-типа очень похожи на вайи предыдущего типа, но последовательные рахисы отвечают *акроскопически* (см. рис. 136, *Н*), т.е. к верхушке вайи (*Dipteridaceae*). Следствием ослабления ветвления и слияния перьев вайй последнего типа становятся двуллопастные листья с глубокораздельными (см. рис. 136, *Ж*), зубчатыми надрезанными и даже цельными цельнокрайними лопастями (некоторые виды верхнетриасовой-меловой *Hausmannia*). Жилкование пластинок перистое, открытое (*Gleicheniaceae* — рис. 137, *А*), примитивное перистое сетчатое с немногочисленными анастомозами между боковыми жилками (*Matoniaceae*) или перистое сетчатое со слепо оканчивающимися в ареолах мелкими жилками (*Dipteridaceae* — см. рис. 137, *Б*). Жилкование последнего типа конвергентно сходно с сетчатым жилкованием листовых пластинок примитивных покрытосеменных.

Фруктификации представлены спорофиллами, у большинства видов сходными со стерильными вайями. *Симультанные сорусы* из 2—16 лептоспорангиев располагаются по боковым жилкам (*Gleicheniaceae*), двумя рядами вдоль средней жилки перышка (*Matoniaceae*) или в ареолах пластинки (*Dipteridaceae*) (см. рис. 137, *А*, *Б*, *Е*). В мезозое существовали глейхениевые (*Weichselia*), у которых пластинки спороносных перьев были редуцированы, а шаровидные группы из 12—44 сорусов располагались в один ряд на рахисах (см. рис. 137, *Ж*). Спорангии в сорусе располагаются кольцом (*Gleicheniaceae* и *Matoniaceae* — см. рис. 137, *А*, *Е*) или без определенного порядка (*Dipteridaceae*). У ряда представителей (все современные и некоторые ископаемые *Matoniaceae*) плацента разрастается в центре кольца спорангиев и несет зонтиковидный индузий (см. рис. 137, *И*). У остальных глейхениевых индузия нет, но молодые спорангии защищены трихомами и чешуйками; бывают парафизы (*Dipteridaceae*).

Спорангии (см. рис. 137, *К*, *Л*) с косым (*Gleicheniaceae*, часть *Matoniaceae* и *Dipteridaceae*) или почти продольным (некоторые *Matoniaceae*, *Dipteridaceae*) кольцом. У более примитивных *Gleicheniaceae* в одной спорангии развиваются 128, 256, 512 или 1024 споры, а у более продвинутых эволюционно *Matoniaceae* и *Dipteridaceae* — всего 64. Все глейхениевые — гомоспоровые растения. Споры (см. рис. 137, *М—О*) трилетные (*Gleicheniaceae*, *Matoniaceae*) или монолетные (*Dipteridaceae*, некоторые *Gleicheniaceae*).

Гаметофиты наземные, фотосинтезирующие, пластинчатые, сердцевидные или лентовидные, с широкими однослойными складчатыми или фестончатыми краями и более толстым (до 25 слоев клеток) срединным ребром, иногда разветвленные (см. рис. 137, *П—С*). На срединном ребре с вентральной стороны располагаются ризоиды и гаметангии (антеридии бывают также и на дорсальной стороне). Антеридии развиваются по типу осмундовых (см.

рис. 134) путем косых делений клеток на ранних стадиях развития, имеют стенку из 3—15 клеток и вскрываются вследствие отпадения оперкулярной клетки. Архегонии с длинными шейками, искривленными к апексу гаметофита.

Глейхениевые распространены главным образом в тропиках и субтропиках от равнин до среднегорного пояса, немногие виды встречаются в умеренных теплых зонах обоих полушарий. Это гелиоморфные мезофиты или мезоксерофиты, причем ясно выраженные признаки ксероморфизма появились уже у юрских видов. Глейхениевые были наиболее разнообразны и широко распространены в нижнем мелу. По всем признакам они тогда играли важную ценотическую роль, занимая ту же адаптивную зону, что и современные травянистые покрытосеменные. Интенсивная эволюция покрытосеменных в верхнем мелу, возможно, вызвала упадок *Gleicheniales*. Современные глейхениевые населяют в основном лесные опушки и поляны, берега рек и кустарниковые и травяные формации. Некоторые виды проявляют черты эксплерентности и как пионерные растения образуют густые одновидовые заросли. Ряд видов — своеобразные лианы с ползучим по земле стеблем и длинными вайями, взбирающимися по окружающим растениям, опираясь на них перышками. В традиционных культурах Юго-Восточной Азии из прочных не гниющих в воде черешков и рахисов глейхениевых изготавливают различные плетеные изделия, но в целом экономического значения они не имеют.

Gleicheniales, вероятно, произошли от *Sermapaceae* (*Zygopteridopsida*) и представляют собой древнюю и довольно сильно изолированную линию эволюции *Polypodiopsida*. Сходство *Dipteridaceae* с *Polypodiaceae* скорее всего конвергентное.

Ordo Schizaeales — порядок схизейные

Несомненные остатки схизейных известны с юры. В настоящее время различают около 200 их видов, среди которых есть розеточные травы с ортотропными укороченными неветвящимися побегами (рис. 138, *А, Д, Н*), безрозеточные травы с ползучими плагиотропными побегами (см. рис. 138, *Г*) и очень своеобразные листовые лианы с ползучими подземными побегами и длительно нарастающими вьющимися листьями (см. рис. 138, *З*). Характерно опушение из трихом; чешуйки обнаружены только у одного рода (*Mohria*, семейство *Anemiaceae*).

Стебли имеют склерифицированный кортекс и по-разному устроенную стелу: гаплостелу (*Lygodium*), эктофлойную сифоностелу (*Schizaea*, некоторые виды *Anemia*), эктофлойную диктиостелу (*Anemia*), диктиостелу (*Mohria*). Протоксилема мезархная, но плохо различима, так как трахеиды и прото-, и метаксилемы лестничные. Наряду с трахеидами развита скудная *диффузная тяжевая паренхима*.

Вайи варьируют в длину от 2 см (*Schizaea pusilla*, *Anemia elegans*) до 30 м (ряд видов *Lygodium*) и очень разнообразны по форме (см. рис. 138, *А—Р*). Они бывают дважды-, четыреждыперистыми (у разных видов), многократно дихотомически рассеченными или разделными, а также цельными узколинейными с устьицами, расположенными в один ряд на абаксиальной сторо-

не¹. У вьющихся вай *Lygodium* рахис более года нарастает апикально и несет очередные или более или менее супротивные перышки на черешочках либо рахисы II порядка с перисто расположенными перышками на коротких черешочках. Жилкование пластинки открытое, от дихотомического до перистого и пальчатого, редко — до перистого сетчатого (у нескольких видов *Anemia* и *Lygodium*); узколинейные листья имеют неразветвленную среднюю жилку.

Фруктификации представлены спорофиллами. В большинстве случаев лишь некоторые из их перышек фертильны, а остальные стерильны, и только у *Mohria* (см. рис. 138, *P, C*) фертильны все перышки вайи. Фертильные перышки бывают дистальными (*Schizaeaceae*, *Lygodiaceae*) или проксимальными (*Anemia*). Фертильные перышки иногда сходны со стерильными, но значительно чаще у них редуцирована пластинка (см. рис. 138). Сорусов нет, и отдельные спорангии обычно располагаются двумя рядами вдоль средней жилки фертильного перышка (см. рис. 138, *O*). Они закладываются маргинально, но в ходе морфогенеза перышка смещаются на его абаксиальную сторону вследствие развития пластинки. Спорангии прикрыты завернувшимся на абаксиальную сторону краем листа (*Schizaeaceae*, некоторые *Anemiaceae*; см. рис. 138, *O, C*) или индузием (*Lygodiaceae*); в случае сильной редукции пластинки (многие виды *Anemia*) спорангии полностью открыты (см. рис. 138, *T, Y*), а фертильное перышко напоминает систему ветвящихся теломов (проявление псевдоциклической эволюции). Спорангии — типичные лептоспорангии с дистальным или латеральным кольцом (см. рис. 138, *Φ—Ц*). Обычно они образуют 128 спор. Споры бывают трилетными (*Lygodiaceae*, *Anemiaceae*) и монолетными (*Schizaeaceae*). Сочетание монолетних спор — эволюционно наиболее продвинутого их типа — с достаточно примитивным строением стелы, отсутствием (вероятнее всего, исходным) сорусов, примитивными спорангиями — это пример *гетеробатмии*.

Гаметофиты в семействе *Schizaeaceae* микотрофные. Они бывают двух типов (см. рис. 138, *Ю, Э*): подземные клубневидные неправильной формы, более или менее равномерно покрытые простыми ризоидами, с гаметангиями по всей поверхности (*Actinostachys*); подземные гетеротрофные и наземные частично автотрофные нитчатые ветвящиеся. На нити равномерно располагаются ризоидальные клетки, от которых отрастают ризоиды и в которые врастают гифы гриба. У остальных схизейных гаметофиты автотрофные, пластинчатые, сердцевидной (*Lygodiaceae*; см. рис. 138, *Б*) или неправильной (*Anemiaceae*) формы с трех-, восьмислойным срединным ребром и однослойными краями. Ризоиды развиваются на вентральной стороне по ребру. Пластинчатые гаметофиты стелются по субстрату или приподнимаются над ним (*Mohria*; см. рис. 138, *Я*). Нитчатые гаметофиты вероятнее всего возникли вторично как неотенические формы и гомологичны филламенту других папоротников. Эволюционные взаимоотношения между клубневидными и пластинчатыми гаметофитами не известны.

У пластинчатых гаметофитов гаметангии развиваются на срединном ребре на вентральной стороне у стелющихся форм и на обеих сторонах — у приподнимающихся. У нитчатых гаметофитов антеридии находятся в основаниях ответвлений нити, а архегонии — терминально на специализированных ве-

¹ Вероятно, такие листья представляют собой филлодии.

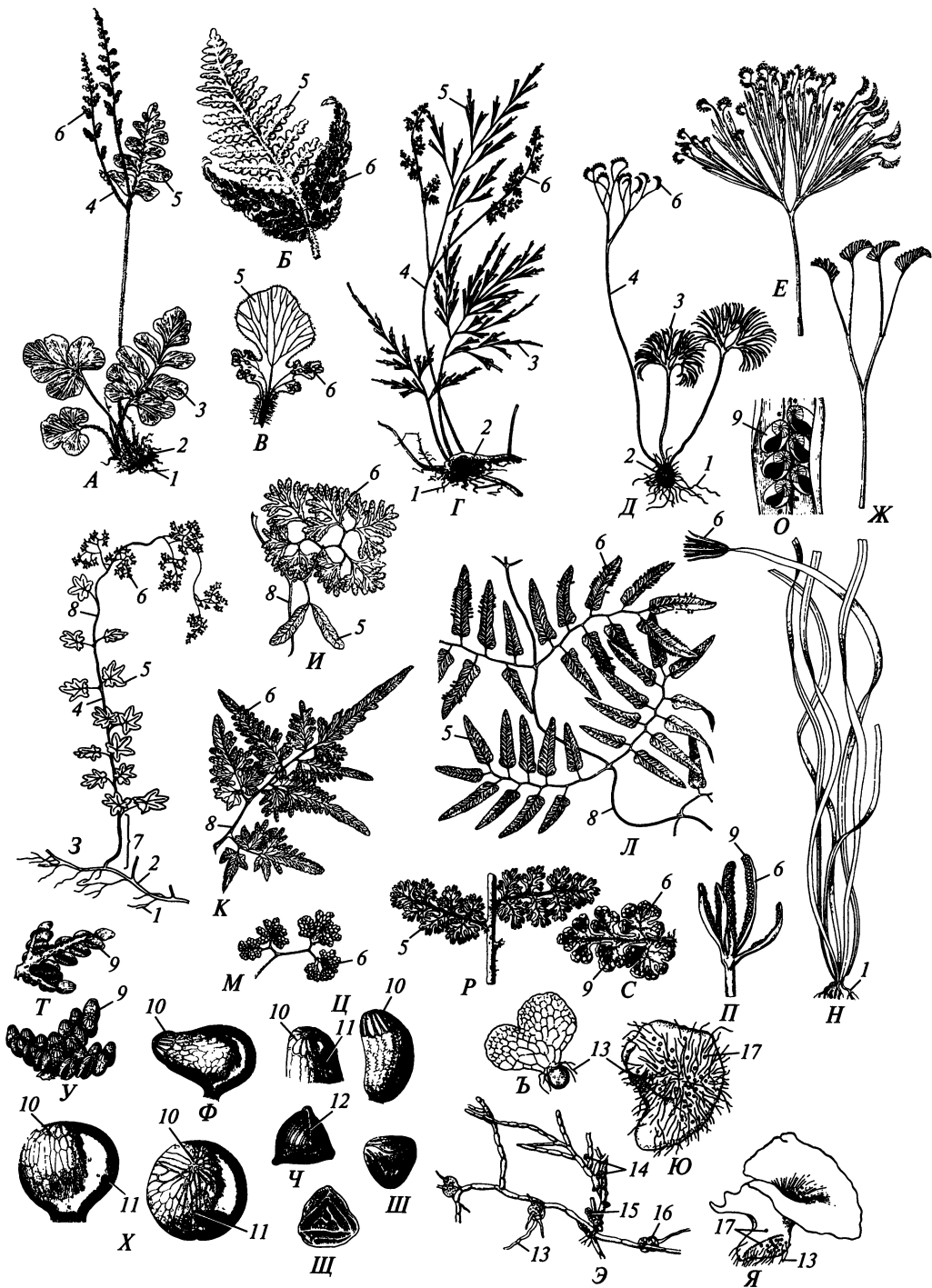


Рис. 138. Schizaeales:

A — внешний вид *Anemia glareósa*; *B* — фертильная вайя *A. trichorhíza* с абаксиальной стороны; *B* — фертильная вайя *A. élegans* с абаксиальной стороны; *Г* — внешний вид *A. cunedáta*; *Д* — внешний вид *Schizaea dichótoma*; *E* — фертильная вайя *S. elegans*; *Ж* — фертильная вайя *S. bífida*; *З* — внешний вид *Lygodium palmátum*; *И* — частично фертильное перо вайи *L. articulátum*; *К* — фертильное перо *L. japónicum*; *Л* — часть вайи *L. volúbile*; *М* — фертильное перо вайи *L. articulatum*; *Н, О* — внешний вид (*Н*) и участок фертильного пера с абаксиальной стороны (*О*) *Actinostáchys digitáta*; *П* — фертильные перья вайи *A. macrofunda*; *Р, С* — стерильные (*Р*) и фертильные (*С*) перья вайи *Mohria caffrorum*; *Т, У* — спороносные перышки вайи *Anemia mandioccána*; *Ф* — спорангий *Lygodium japonicum*; *Х* — спорангий *Mohria caffrorum* в разных ракурсах; *Ц* — спорангий *Schizaea pénnula* сбоку и деталь верхней части; *Ч* — спора *Anemia fulva* с проксимального полюса; *Ш* — спора *Mohria caffrorum* с дистального полюса; *Щ* — спора среднеюрского *Cicatricosporites arálicus* с дистального полюса; *Ъ* — гаметофит *Lygodium japonicum*; *Э* — гаметофит *Schizaea pusilla*; *Ю* — гаметофит *Actinostachys oligostachys*; *Я* — гаметофит *Mohria caffrorum*; *1* — корень; *2* — стебель; *3* — трофофилл; *4* — спорофилл; *5* — стерильное перо; *6* — фертильное перо; *7* — черешок; *8* — рахис; *9* — спорангий; *10* — кольцо; *11* — стомиум; *12* — лета; *13* — ризоид; *14* — антеридий; *15* — архегоний; *16* — ризоидальная клетка; *17* — гаметангий

точках-архегониофорах (см. рис. 138, Э). Гаметангии продвинутого типа (проявление гетеробатмии): антеридии с двухклеточной стенкой, вскрывающиеся путем разрушения оперкулярной клетки, архегонии с короткой слабоискривленной шейкой, вскрывающейся посредством расхождения дистальных клеток стенки. Развитие зародыша практически не изучено.

Экологически схизейные очень разнообразны. Среди них есть гигрофиты, мезофиты и ксерофиты. Одни из них населяют леса или опушки, другие — саванны, сфагновые болота, скальные обнажения. Большинство видов приурочено к тропикам и субтропикам обоих полушарий, но единичные виды обитают в умеренном теплом климате и в среднегорном поясе тропиков. Почти все роды имеют дизъюнктивные ареалы.

В Юго-Восточной Азии рахисы лигодиумов используют для изготовления разных плетеных изделий, молодые листья употребляют в пищу. Некоторые виды лигодиума засоряют банановые плантации.

По строению и расположению спорангиев Schizaeales сходны с Tedeleaceae (Zygopteridopsida), от которых они, вероятно, и произошли.

Ordo Cyatheales — порядок циатейные

Порядок известен уже из юры, в современной флоре представлен примерно 1 000 видами, большинство их которых — розеточные деревья (рис. 139, *A, Д, E*) высотой от менее 1 (*Plagiogyria*) до 25 м (некоторые виды *Cyathéa*) с неветвящимися стволами, а также розеточные травы с укороченным ортотропным побегом (*Hymenophyllopsis*) или безрозеточные травы с плагиотропными ползучими побегами (*Loxsóma, Lophosoria* и др.).

Опушение более примитивных форм состоит только из *трихом*, а более продвинутых — из *чешуй*. Узловые адвентивные корни древесных видов обычно образуют вокруг ствола мантию (см. рис. 139, *И*), и у высоких деревьев многие из них не достают до субстрата. Некоторым циатейным свойственна соленостела (Loxsomataceae, Hymenophyllopsidaceae, *Amphidesmium*



из семейства Lophosoriaceae), но для взрослых растений большинства видов характерна диктиостела (Dicksoniaceae, Cyatheaceae, Plagiogyriaceae, Lophosoria) с одно-, многопучковыми листовыми следами (см. рис. 139, 3, И).

Вайи (рис. 139, А, Д, Е, У), как правило, крупные (1–6 м длиной у разных видов) и варьируют от цельных (некоторые Cyatheaceae) и однаждыперистых

Рис. 139. Cyatheaceae:

A — внешний вид *Plagiogyria semicordata*; *B* — спорангий *P. semicordata* в разных ракурсах; *B* — спорангий *Loxosoma cunninghamii* сбоку; *Г* — поперечный срез листовой пластинки *Hymenophyllopsis dejecta*; *Д* — внешний вид *Cyathea sinuata*; *Е* — внешний вид *Alsophila crinita*; *Ж* — поперечный срез черешка *Plagiogyria ruscophylla*; *З* — поперечный срез стебля *P. ruscophylla*; *И* — поперечный срез стебля *Cyathecáulis naktongensis*; *К—О* — поперечные срезы черешка (*К* — *Amphidesmium parkei*, *Л* — *Lophosoria pruinata*, *М* — *Cyathea hancockii*, *Н* — *Gymnosphaera ogúrae*, *О* — *C. mertensiana*); *П* — пневматофор на поперечном срезе черешка *Trichópterus excelsa*; *Р* — сорусы *Cyathea sinuata*; *С*, *Т* — споры *Alsophila andina* и *Loxosoma cunninghamii* с проксимального полюса; *У* — участок вайи *Thyrsopteris elegans*; *Ф* — сорусы *Plagiogyria semicordata*; *Х* — сорусы *Cibotium bárometz*; *Ц* — продольный срез соруса *Cyathea áurea*; *Ч* — сорусы *Alsophila podophylla*; *Ш, Ш* — внешний вид и продольный срез соруса *Loxosoma cunninghamii*; *Э* — участок фертильного перышка *Thyrsopteris excelsa*; *Ю* — спорангий *Th. excelsa*; *Я, Я₁* — внешний вид и продольный срез соруса *Th. excelsa*; *1* — кольцо; *2* — шель; *3* — проводящий пучок; *4* — стебель; *5* — вайя; *6* — стерильное перышко; *7* — фертильное перышко; *8* — сорус; *9* — индузий; *10* — плацента; *11* — спорангий; *12* — парафиза; *13* — пневматофор; *14* — листовой след; *15* — корневой след; *16* — меристела; *17* — полости, сообщающиеся с внешней средой; *18* — внутренняя меристела; *19* — корневая мантия; *20* — лета



(Plagiogyriaceae) до триждыперистых (Dicksoniaceae, Cyatheaceae, Loxsomataceae, Hymenophyllopsidaceae). Жилкование пластинок открытое, перистое (см. рис. 139, *Ф, Ч, Ш*). Иногда базальные перья вайи существенно мельче и проще остальных, приближены к основанию листа и выглядят как афлебии (ряд видов Cyatheaceae), но настоящих афлебий у циатейных нет¹. У представителей одного рода (*Hymenophyllopsis*) пластинки листа трехслойные и без устьиц (см. рис. 139, *Г*). Для многих видов характерны сложно устроенная васкулатура черешка и рахиса, а также парные пневматофоры в основании черешков (см. рис. 139, *К—О; Ж, П*).

Фруктификации представлены целыми спорофиллами или отдельными фертильными перьями. Фертильные перья одних видов сходны со стерильными, а у других — в большей или меньшей степени отличаются от них (см. рис. 139, *У*). Градатные сорусы располагаются у окончаний боковых жилок (Dicksoniaceae, Loxsomataceae, Hymenophyllopsidaceae), у их оснований (Cyatheaceae) или вдоль развилок жилок (Plagiogyriaceae, см. рис. 139, *Р, Ч, Х, Ш, Ф*). В первом случае с внутренней стороны от соруса развивается чешуевидный индузий, который остается свободным (большинство Dicksoniaceae; см. рис. 139, *Х*) или срастается с лопастью перышка в чашевидную структуру, охватывающую сорус (Loxsomataceae, Hymenophyllopsidaceae, некоторые Dicksoniaceae; см. рис. 139, *Ш*). При этом остальная пластинка перышка может быть полностью редуцирована, что придает ему вид системы сильно ветвящихся осей (проявление псевдоциклической эволюции) (см. рис. 139, *Э*). Есть также роды без индузиев (*Plagiogyria, Alsophila*). Отсутствие индузиев у одних циатейных, безусловно, вторично и обусловлено их редуцией (*Alsophila*), тогда как у других оно, вероятно, исходно (*Plagiogyria*).

Спорангии — типичные лептоспорангии, у большинства представителей с косым или почти продольным, полным или прерывистым кольцом, а у Loxsomataceae — с латеральным кольцом (см. рис. 139, *Б, В, Х, Ц, Ю*). У большинства циатейных в спорангии образуется 64 споры, но у некоторых —

¹ В отличие от афлебий они развиваются не на узле, а на листовой оси.

48. Все циатейные — гомоспоровые растения с трилетными спорами (см. рис. 139, С, Т).

Гаметофиты наземные, пластинчатые, обычно сердцевидные, с однослойными краями и трех-, четырехслойным срединным ребром, на котором с вентральной стороны развиваются антеридии и архегонии. Антеридии типа осмундовых с многослойной стенкой (*Plagiogygiaceae*) или типа лептоспорангиатных папоротников с двухклеточной стенкой. Архегонии с длинной шейкой, в которой располагаются четыре канальцевые клетки (*Plagiogygiaceae*) или одна четырехъядерная канальцевая клетка (остальные семейства).

Все циатейные — тропические формы, приуроченные к дождевым лесам. Особенно разнообразны они в горных дождевых лесах, где древесные виды доминируют в нижнем ярусе. Прочные благодаря сильной склерификации стволы древесных видов из семейств *Syatheaceae* и *Dicksoniaceae* используют наряду со стволами двудольных деревьев.

Включенные в этот порядок семейства различаются по многим признакам, и их нередко относят к разным линиям эволюции лептоспорангиатных папоротников, сближая с *Osmundales* (*Plagiogygiaceae*), *Gleicheniales* (*Syatheaceae*), *Hymenophyllales* (*Loxosomataceae*, *Hymenophyllopsidaceae*, *Dicksoniaceae*). Однако молекулярно-генетические данные и ряд морфолого-анатомических и эмбриологических особенностей указывают на их более близкое родство друг с другом, чем с другими порядками. *Syatheales*, вероятно, происходят от форм, близких к предкам *Hymenophyllales*.

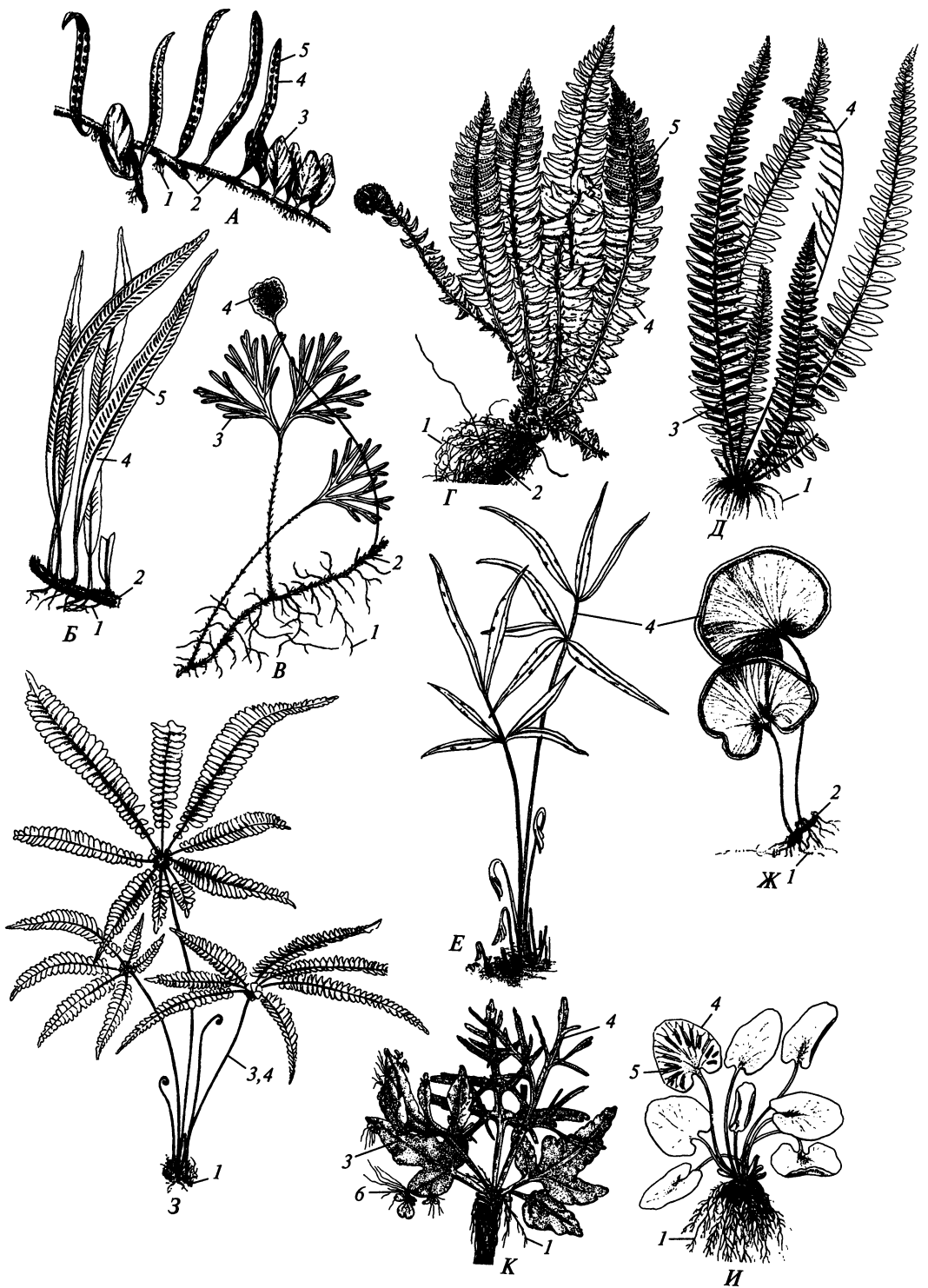
Ordo Polypodiáles — порядок многоножковые

Самый большой порядок *Filices*, представляет собой вторую, позднемеловую-раннепалеогеновую, диверсификацию папоротников, синхронную с диверсификацией цветковых растений, содержит до 9 000 видов, группирование которых в роды и семейства вызывает многочисленные дискуссии среди специалистов-птеридологов.

Все многоножковые — травы. Они бывают безрозеточными с ползучими побегами, растущими в толще субстрата или по его поверхности (рис. 140, А—В, Ж; см. рис. 142, А, В), и розеточными (см. рис. 140, Г, Д; 141, А) с обычно подземными плагиотропными укороченными побегами. Лишь немногие розеточные формы имеют ортотропные укороченные побеги, возвышающиеся над субстратом (до 1,5 м у некоторых видов *Blechnum* из *Blechnaceae*). Ползучие побеги интенсивно ветвятся, а розеточные либо неветвящиеся, либо их боковые ветви представлены столонами. Есть также лианы, обвивающие опоры рахисами (*Salpichlaena* из *Blechnaceae*, рис. 142, Б) или цепляющиеся адвентивными корнями (*Stenochlaena* из *Blechnaceae*, некоторые виды *Polypodium* из *Polypodiaceae* — см. рис. 142, Г).

Рис. 140. Polypodiales. Внешний вид папоротников:

А — *Microgramma owariensis*; Б — *Syngamma borneensis*; В — *Peltápteris peltáta*; Г — *Polýstichum lonchítis*; Д — *Polybotria appendiculáta*; Е — *Pteris crética*; Ж — *Lindsea reniformis*; 3 — *Adiantopsis radiáta*; И — *Asplenium brasiliense*; К — *Ceratópteris pteridoides*; 1 — корень; 2 — стебель; 3 — трофофилл; 4 — спорофилл; 5 — сорус; 6 — проросшая адвентивная почка



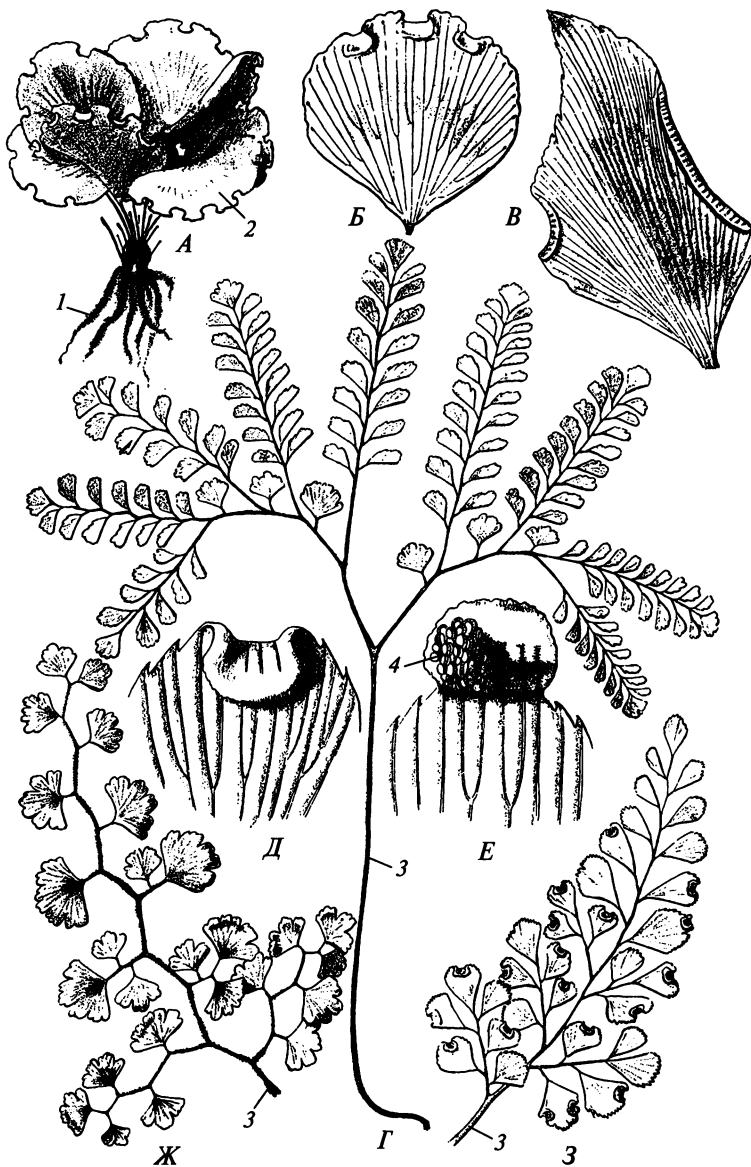


Рис. 141. Polypodiales. Разнообразие вай в роде *Adiantum*:

А, Б — внешний вид (*А*) и спорофилл с абаксиальной стороны (*Б*) *A. parishii*; *В* — перо спорофилла *A. macrophyllum*; *Г* — вайя *A. pedatum*; *Д, Е* — верхушка перышка спорофилла *A. capillus-veneris* с абаксиальной стороны (*Д*) и с искусственно отогнутым краем (*Е*); *Ж* — *A. feei*; 1 — корень; 2 — вайя; 3 — рахис; 4 — сорус

У *Pteridium* (орляк, Нуролепидасеае) от ползучего подземного стебля латерально ответвляются укороченные *филлофоры*, на которых ежегодно развивается по одной вайе. У остальных многоножковых вайи располагаются непосредственно на узлах стебля. Стебли, как правило, бурые или черные, густо покрытые *чешуйками* и *трихомами*, но у некоторых эпифитов они почти голые, зеле-

ные и фотосинтезирующие. Обычно стебли радиально-симметричны, а вайи располагаются по спирали, но есть немало видов с дорсовентральными плагиотропными стеблями и двухрядно расположенными вайями (см. рис. 129, А, Б; 142, А). Большинству многоножковых присуща моноциклическая диктиостела (см. рис. 130, З), но некоторые имеют дициклическую диктиостелу. Листовые следы в отличие от большинства представителей Polypodiopsida многопучковые (см. рис. 130, З). У *Pteridium* в метаксилеме наряду с трахеидами развиваются сосуды с лестничными перфорационными пластинками (см. рис. 130, М); водопроводящие элементы остальных видов представлены трахеидами.

Вайи многоножковых наиболее многообразны (см. рис. 129, 140—142), причем резко различающиеся вайи можно встретить у видов одного рода (например, *Asplenium* из семейства Aspleniaceae, *Adiantum* из семейства Adiantaceae). Некоторым видам свойствен диморфизм или полиморфизм вайй на одном растении (*Platyserium* из семейства Polypodiaceae — см. рис. 129, М). Длина вайй у разных видов от 3—4 см до 4 м. Самый распространенный тип вайй — дваждыперистые, реже встречаются однажды- и триждыперистые вайи. У ряда многоножковых вайи простые, цельные (см. рис. 140, А, Б, Ж, И; 141, А), причем в их жилковании порой бывают видны ясно заметные следы «слияния» краями перышек исходно перистой вайи. У немногих видов перышки располагаются на верхушке черешка тройчато (см. рис. 142, В). Есть виды с дихотомирующими листьями (см. рис. 140, В), а тип расчленения вайй отдельных видов вообще трудно охарактеризовать (см. рис. 141, Г, Ж, З). Жилкование пластинок бывает открытым дихотомическим (Adiantaceae, *Lindsea reniformis* из семейства Dennstaedtiaceae и др.), открытым перистым (большинство многоножковых), перистым петлевидным (Vittariaceae) и перистым сетчатым (некоторые Polypodiaceae). В последнем случае в ареолах нет слепо оканчивающихся жилок 4—6 порядков (см. рис. 142, Д). У некоторых видов в вайях развивается *отделительный слой* в черешке (некоторые Woodsiaceae и Oleandraceae) или в основаниях перышек (*Nephrolepis*, Oleandraceae).

Фруктификации представлены спорофиллами, обычно сходными с трофофиллами (см. рис. 140, Б, Г, Е), но иногда резко от них отличающимися (см. рис. 140, А, В). У немногих видов фертильны только отдельные перышки вайи (например, некоторые виды *Polypodium*, *Drynaria* из семейства Polypodiaceae и *Acróstichum* из семейства Pteridaceae). Сорусы располагаются по жилкам более или менее равномерно по всей абаксиальной стороне пластинки, двумя рядами по бокам от средней жилки листа или перышка или смещены к краю пластинки (см. рис. 140, А, Б, Г; 141, 142). Форма соруса варьирует от круглой до линейной (см. рис. 140, Б; 143, Ж, З, И). Круглые сорусы бывают очень мелкими, менее 1 мм в диаметре, а длина линейных сорусов может достигать нескольких сантиметров. У некоторых многоножковых есть ценосорусы (см. рис. 132, Д, Е): линейные субмаргинальные (*Pellaea* и *Pteris*, Pteridaceae; *Taenitis*, Adiantaceae; *Ceratopteris*, Parkeriaceae; *Pteridium*, Нуроперидасеае и др.), линейные медианные (*Blechnum*), сетчатые, повторяющие форму жилок (*Hemionitis*, Hemionitidaceae), и акростихоидные, покрывающие всю поверхность перышка или сегмента (*Acróstichum*, *Platyserium*). Сорусы многоножковых градатные или смешанные, почти всегда с парафизами.

У части представителей Polypodiales сорусы располагаются открыто (Grammitidaceae, Hemionitidaceae, некоторые Polypodiaceae и Thelypteridaceae,

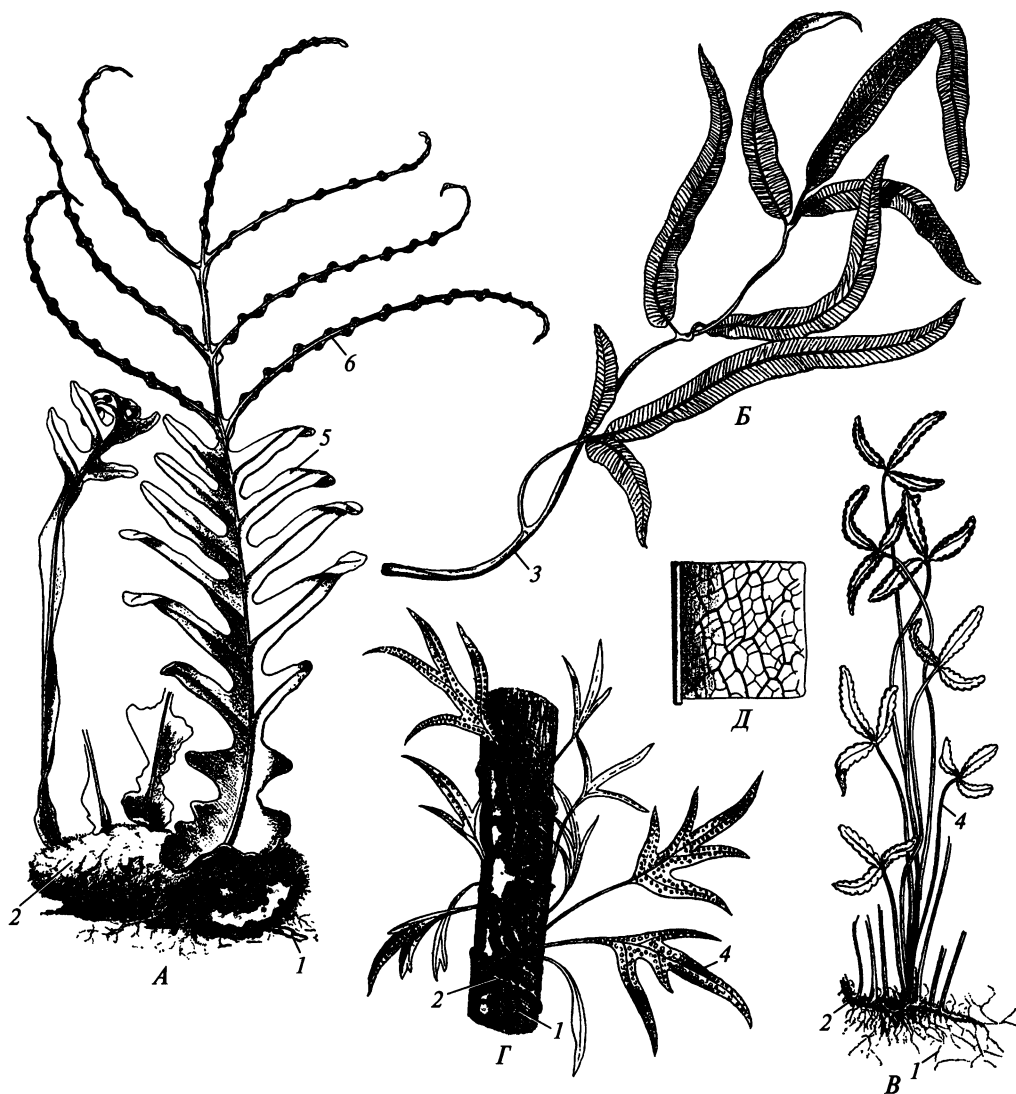


Рис. 142. Polypodiales:

А — внешний вид *Polypodium meyenianum*; Б — участок вьющейся вайи *Salpichlaena volubilis*; В — внешний вид *Cassibéera triphylla*; Г — внешний вид *Polypodium phymatodes*; Д — жилкование пластинки вайи *P. meyenianum*; 1 — корень; 2 — стебель; 3 — рахис; 4 — вайя; 5 — стерильное перо; 6 — фертильное перо

Gymnocarpium из семейства Woodsiaceae), что, вероятно, является апоморфией, но чаще всего сорусы до созревания спор укрыты разными структурами (см. рис. 143). В одних случаях это завернутый на абаксиальную сторону край спорофилла (Cryptogramмаceae, большинство Pteridaceae, Parkeriaceae), в других — индузий, прикрепляющийся базально (*Cystopteris* и *Matteuccia*; Woodsiaceae; Onocleaceae; Oleandraceae), латерально (*Aspleniaceae*; *Athyrium*) или в центре соруса (многие Dryopteridaceae; Thelypteridaceae), либо чашевидно окружающий сорус (*Hypoderris* и *Peranema* из Dryopteridaceae; *Woodsia* из Woodsiaceae).

У некоторых родов сорус укрыт как индузием, так и завернутым на абаксиальную сторону краем листа (*Thelypteris*, *Matteuccia*). Иногда базальный индузий сростается краями с пластинкой спорофилла, вследствие чего возникает двусторчатое или чашевидное вместилище соруса (*Davalliaceae*), похожее на таковое у *Hymenophyllales*. Линейные ценосорусы укрыты завернутым краем спорофилла (*Pteridaceae*, *Parkeriaceae*), линейным индузием (*Blechnaceae*) или и завернутым краем, и индузием (*Pteridium*). Акростихоидные ценосорусы всегда располагаются открыто. Линейные сорусы (некоторые *Grammitidaceae*) и ценосорусы (*Vittariaceae*) ряда многоножковых располагаются в довольно глубоких криптах.

Лептоспорангии многоножковых с вертикальным кольцом (рис. 144, А), прерванным в области ножки и стомиума. В них образуются по 64 споры, трилетних (*Adiantaceae*, *Hemionitidaceae*, *Pteridaceae*, *Parkeriaceae*, *Cryptogrammataceae*, *Grammitidaceae*, *Dennstaedtiaceae*) или монолетних (см. рис. 144, Б; *Polypodiaceae*, *Dryopteridaceae*, *Woodsiaceae*, *Thelypteridaceae*, *Davalliaceae*, *Onocleaceae*, *Oleandraceae*).

Гаметофиты, как правило, эфемерные, пластинчатые, сердцевидные, с трех-, четырехслойным срединным ребром («подушкой»), несущим на вентральной стороне ризоиды, и широкими однослойными боковыми крыльями (см. рис. 144, В); изредка гаметофиты лентовидные (см. рис. 144, Г). Лишь у немногих видов гаметофиты долговечные, могут размножаться вегетативно выводковыми почками (*Vittariaceae*), причем у нескольких видов в жизненном цикле полностью выпадает спорофаза. В большинстве случаев гаметофиты обоеполые, но у нескольких видов из однотипных спор вырастают раздельнополые гаметофиты (см. рис. 144, Е, Д), но только у *Platyzōma* (*Platyzomataceae*) пол гаметофита определяется при спорогенезе, тогда как во всех остальных случаях — после прорастания гаметофита.

Гаметангии развиваются на вентральной стороне гаметофита. Антеридии типа многоножковых (см. рис. 133) с двухклеточной стенкой, вскрывающиеся путем разрыва оперкулярной клетки, располагаются в базальной части «подушки» обоеполого гаметофита или в дистальной — у мужского гаметофита. Архегонии также располагаются на подушке, но в дистальной ее части. Они имеют короткие *базипетально* изогнутые шейки (см. рис. 144, В, Ж) с единственной двухъядерной шейковой канальцевой клеткой.

Зигота делится продольно оси архегония. Затем каждая из двух образовавшихся клеток делится перпендикулярно оси. Так возникают четыре клетки, впоследствии дающие ножку, апекс корня, лист и апекс побега (см. рис. 144, З, И).

Многоножковые в основном населяют влажные тропики, хотя ряд их представителей широко распространен в умеренном и холодном климате вплоть до Арктики и высокогорий. Большинство видов — лесные мезофиты и гигрофиты, среди которых очень много эпифитов. Безрозеточные эпифиты обычно имеют радиально-симметричные или слегка билатеральные стебли, растущие во мху, покрывающем стволы и ветви деревьев, но у некоторых видов они сильно уплощены и даже завернуты краями на вентральную сторону (см. рис. 129, А, Б) для более прочного контакта с опорой. У нескольких *мирмекофильных* видов (некоторые *Lecanópteris*, *Solenópteris*, *Polypodium* из *Polypodiaceae* — см. рис. 142, А) в клубневидных сильно паренхиматизированных стеблях му-

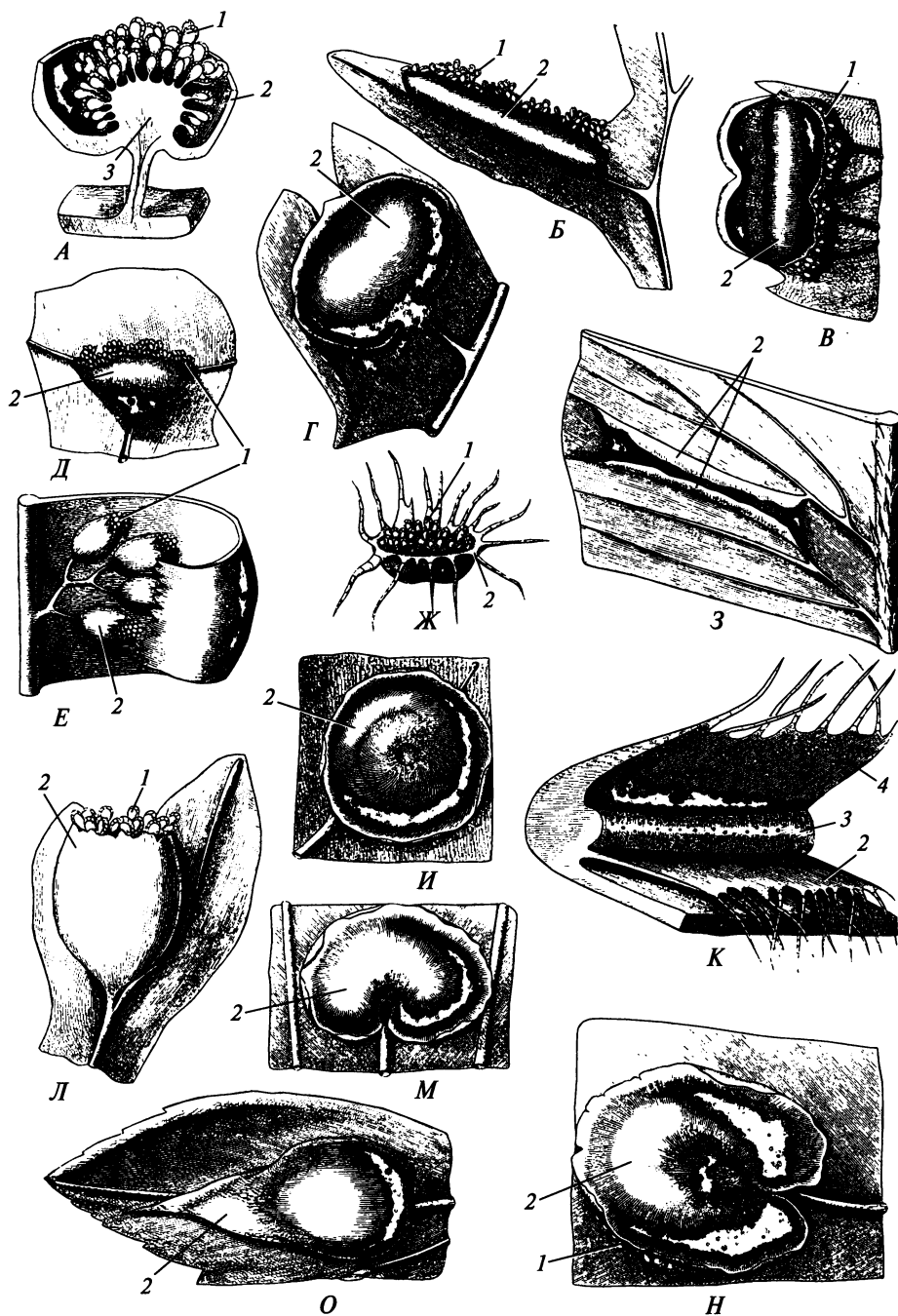


Рис. 143. Polydopiales, разнообразие индусиев:

A — *Peranema cyatheoides*; *Б* — *Asplenium bulbiferum*; *В* — *Cassibéera triphylla*; *Г* — *Humata heterophylla*; *Д* — *Diellia falcata*; *Е* — *Matteuccia struthiopteris*; *Ж* — *Hypoderris brownii*; *З* — *Asplenium brasiliense*; *И* — *Tectaria trifoliata*; *К* — *Pteridium aquilinum*; *Л* — *Davallia canariensis*; *М* — *Dryopteris filix-mas*; *Н* — *Fadyenia prolifera*; *О* — *Cystopteris fragilis*; 1 — спорангий; 2 — индусий; 3 — плацента; 4 — край перышка

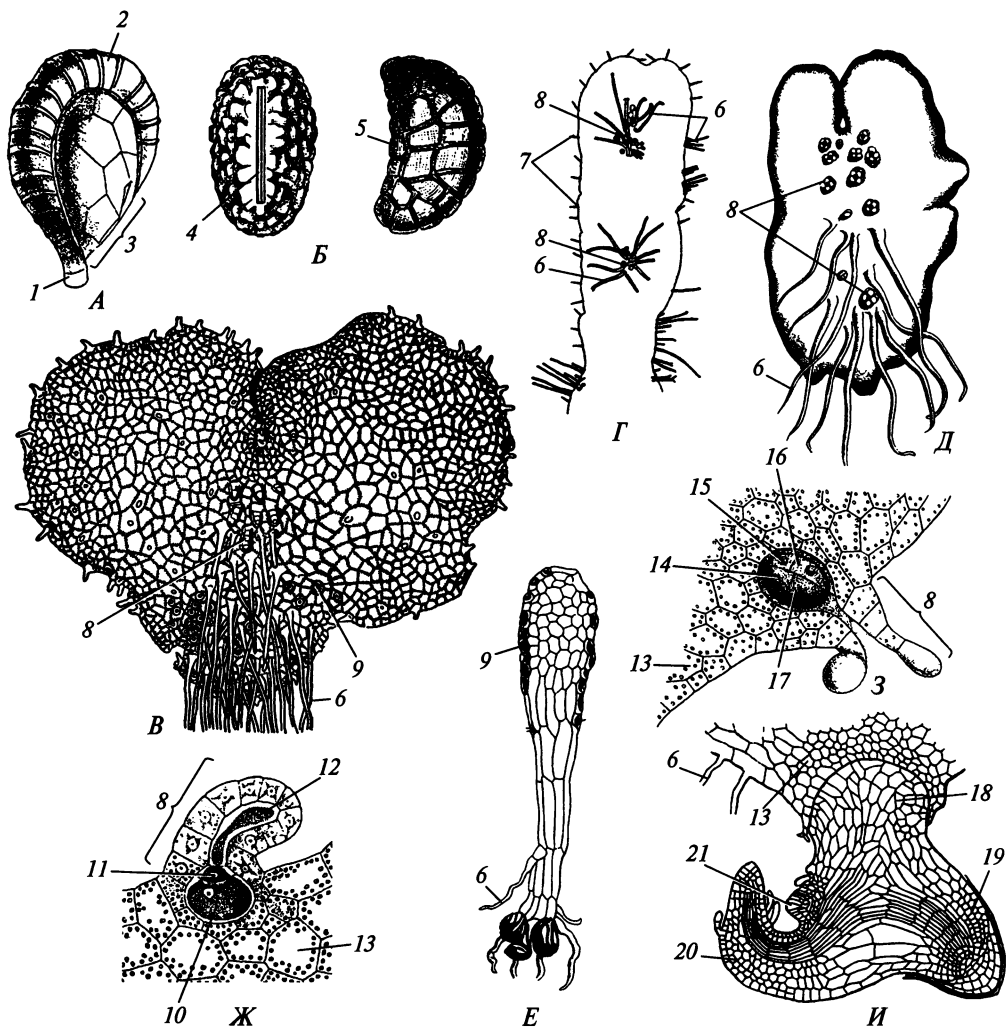


Рис. 144. Polytopiales:

A — спорангий *Peranema cyatheoides*; *B* — споры *Polypodium vulgare* с проксимального полюса (слева) и с экватора (справа); *B* — гаметофит *Dryopteris filix-mas* с вентральной стороны; *Г* — гаметофит *Polypodium obliquatum* с вентральной стороны; *Д*, *Е* — женский и мужской гаметофиты *Ceratopteris thalictroides* с вентральной стороны; *Ж* — продольный срез архегония *Pteridium aquilinum*; *З* — развивающийся зародыш *Adiantum nigrum*; *И* — проросток *Pteris serrulata* на сагитальном срезе; *1* — ножка спорангия; *2* — кольцо; *3* — стомиум; *4* — лета; *5* — проксимальный полюс; *6* — ризоид; *7* — трихома; *8* — шейка архегония; *9* — антеридий; *10* — яйцеклетка; *11* — брюшная канальцевая клетка; *12* — лизирующая шейковая канальцевая клетка; *13* — ткань гаметофита; *14* — зачаток ножки; *15* — зачаток апекса первого корня; *16* — зачаток первого листа; *17* — зачаток апекса побега; *18* — ножка; *19* — первый корень; *20* — первый лист; *21* — апекс побега

равьи выгрызают себе гнезда. Полагают, что они защищают такие папоротники от фитофагов. Кроме того, отмечают просачивание в созданные муравьями полости дождевой воды, которую растение, возможно, использует в период между дождями.

Розеточные эпифиты накапливают между листьями ветошь и пыль, со временем образующие гумус (до 100 кг у крупных особей), в который вырастают придаточные корни папоротника. Некоторые эпифитные папоротники имеют диморфные вайи, одни из них отстоят от субстрата, зеленые, сильнорасчлененные, фотосинтезирующие и несущие спорангии, а другие прижаты к ветви или стволу растения-опоры, слаборасчлененные или цельные, быстро теряющие хлорофилл и буреющие, служащие своеобразным контейнером для накопления гумуса; иногда такими «контейнерами» служат базальные видоизмененные части вайй (см. рис. 129, М, Л).

Некоторые многоножковые ксерофильны и населяют муссонные и саванновые леса. Среди папоротников этого порядка немало эпилитов (*Asplenium*, *Adiantum*, *Anogramma*, *Woodsia*, *Cystopteris* и др.), часть которых также представлена ксерофитами. Значительно реже встречаются болотные растения (отдельные виды *Woodwardia*, *Thelypteris*, *Onoclea*, *Dryopteris* и др.) и галофиты (*Microsorium*). Виды *Acrostichum* — галофильные гелофиты, населяющие определенные участки мангровы, хотя выдерживают и полное опреснение. Есть также пресноводные плавающие аэрогидатофиты (*Ceratopteris*) с хорошо выраженной гетерофилией и интенсивным вегетативным размножением адвентивными почками на вайях (см. рис. 140, К).

Размножение с помощью адвентивных почек на вайях свойственно и некоторым наземным видам (*Asplenium bulbiferum*, *A. viviparum*, *Camptosorus rhizophyllus*, *Blechnum brasiliensis* и др. — см. рис. 129, Е—И). Безрозеточные многоножковые размножаются вегетативно путем партикуляции, а розеточные — с помощью столонов (например, *Matteuccia*, *Nephrolepis*, см. рис. 129, Д).

Многоножковые в основном реализуют жизненную стратегию пациента, порой в сочетании со стратегией эксплорента. Лишь немногие виды проявляют свойства виолента, доминируя в травяном ярусе (*Pteridium aquilinum* в некоторых типах леса, виды *Acrostichum* в мангрове).

В Японии *Pteridium* используют в пищу, несколько видов применяют в медицине для приготовления глистогонных препаратов. Трудно искоренимыми сорняками бывают *Pteridium aquilinum* и — в рисовых чеках — *Ceratopteris* spp. Некоторые виды (*Adiantum*, *Pityrogramma*, *Pteris*, *Platycterium*, *Asplenium*, *Nephrolepis*) культивируют в промышленных масштабах как декоративные растения для помещений и открытого грунта. Некоторые виды многоножковых сильно ядовиты.

Polypodiales — наиболее высокоорганизованные лептоспорангиатные папоротники. Разделение этого порядка на два или три порядка, выводимых от разных лептоспорангиатных папоротников, не подтверждается молекулярно-генетическими данными.

Согласно последним, Polypodiales в принятом здесь объеме монофилетичны. Они возникли, по-видимому, от примитивных вымерших Cyatheales. Их интенсивная диверсификация началась параллельно с таковой покрытосеменных растений и до сих пор не завершилась, что сильно осложняет выделение в этом порядке семейств и даже родов.

Ordo Salviniáles — порядок сальвиниевые

Этот порядок гетероспоровых лептоспорангиатных папоротников известен с верхнего мела, в современной флоре представлен 15—20 видами, двумя родами, которые относят к одному или двум семействам. Все современные сальвиниевые — плавающие аэрогидатофиты с удлинёнными плагиотропными дорсовентральными побегами (рис. 145, *A, B, Г, З*) до 12—15 см длиной. От нижней стороны стебля у видов азоллы (*Azolla*) в воду отрастают обычно неветвящиеся узловые адвентивные корни типичного для лептоспорангиатных папоротников строения (см. рис. 145, *И*). У сальвинии (*Salvinia*) корней нет. В апексе побега находится единственная двусторонняя инициальная клетка. Ветвятся побеги латерально в узлах. Почки возникают *между* листьями. В стеблях у обоих родов развит толстый кортекс, значительный объем которого у сальвинии занимают воздухоносные ходы (см. рис. 145, *Б*). Стела представлена гаглостелой у азоллы и сифоностелой у сальвинии (см. рис. 145, *Д*). Ксилема слабо развита и состоит из немногих спиральных и лестничных трахеид.

В отличие от других папоротниковидных листья сальвиниевых быстро прекращают апикальный рост и никогда не бывают улиткообразно закручены на верхушке. Двурядные листья азоллы глубоко разделены на две овальные доли (см. рис. 145, *К*). Одна из них многослойная, амфистомная, возвышается над водой. В ее основании есть глубокая крипта, в которой поселяется симбиотическая цианея *Anabaena azollae* (см. рис. 145, *Л, М*). Другая доля в основном однослойная, целиком погруженная в воду. У сальвиний листья располагаются трехчленными мутовками. Два цельных овальных эпистомных листа, опушенных щетинистыми трихомами, плавают по поверхности воды, ткани их мезофилла почти нацело замещены крупными воздухоносными полостями (см. рис. 145, *Е*). От каждого узла в воду отрастает также орган, почти от основания рассеченный на 8—12 нитевидных долей, густо покрытых жесткими трихомами (см. рис. 145, *А, В, Г*). Этот орган, напоминающий пучок корней, принято считать метаморфизированным третьим листом мутовки, но не исключено, что он представляет собой видоизмененную боковую веточку, так как в основание его входит не типичный для листьев папоротниковидных двухпучковый след или U-образный пучок, а сифоностела. Зона вокруг сифоностелы у подводного органа устроена так же, как кортекс стебля. Надводная доля листа азоллы и плавающий лист сальвинии васкуляризованы неразветвленным пучком.

Лептоспорангии собраны в градатные сорусы, располагающиеся в основании некоторых долей подводного органа (сальвиния — см. рис. 145, *В, Г*) или на концах лопастей подводной доли первого листа каждого бокового побега (азолла, см. рис. 145, *Н*). Каждый сорус заключен в сферический двухслойный покров, гомологичный индузию (см. рис. 145, *Ж*). У верхнемеловых сальвиниевых в одном и том же сорусе развивались и микро-, и мегаспорангии; у всех современных видов в каждом сорусе находятся спорангии только одного типа¹. Микро- и мегасорусы внешне одинаковы у сальвинии

¹ У *Azolla* во всех сорусах закладываются один терминальный мегаспорангий и многочисленные микроспорангии, но затем либо микроспорангии, либо мегаспорангий прекращают развиваться.

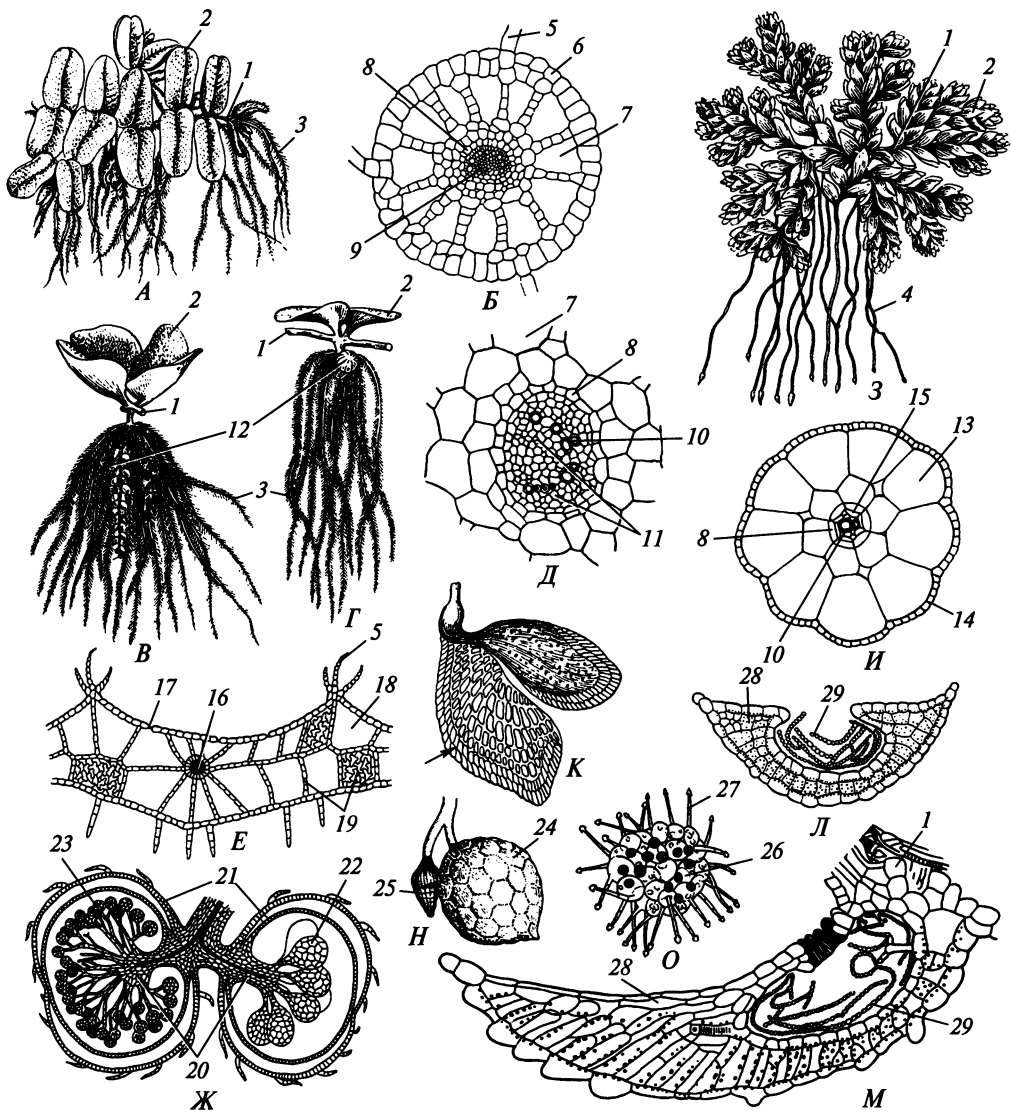


Рис. 145. Salviniales:

А — внешний вид *Salvinia natans*; Б — поперечный срез стебля *S. natans*; В — участок спороносящего побега *S. auriculata*; Г — участок спороносящего побега *S. natans*; Д — поперечный срез стелы стебля *S. natans*; Е — поперечный срез пластинки листа *S. natans*; Ж — продольный срез через сорусы *S. natans*; З — внешний вид *Azolla microphylla*; И — поперечный срез корня *A. filiculoides*; К — лист *A. microphylla*; стрелка указывает на подводную долю листа; Л, М — растущий (Л) и дефинитивный (М) лист *A. filiculoides* на сагиттальном срезе; Н — мега- (слева) и микроспорусы (справа) *A. microphylla*; О — массаула с микроспорами и глохидиями *A. caroliniana*; 1 — стебель; 2 — лист; 3 — подводный лист; 4 — корень; 5 — трихома; 6 — эпидерма; 7 — аэренхима; 8 — эндодерма; 9 — стела; 10 — ксилема; 11 — флоэма; 12 — сорусы; 13 — кортекс; 14 — ризодерма; 15 — перицикл; 16 — пучок жилки листа; 17 — устье; 18 — воздухоносная полость; 19 — однослойные хлоренхимные септы; 20 — плацента; 21 — индузий; 22 — мегаспорангий; 23 — микроспорангий; 24 — микроспорус; 25 — мегаспорус; 26 — массаула; 27 — глохидия; 28 — ткань листа; 29 — нити *Anabaena azollae*

(см. рис. 145, *B, Г*), а у азоллы микросорусы значительно крупнее мегасорусов (см. рис. 145, *H*).

В микросорусах находятся многочисленные микроспорангии на длинных ножках (см. рис. 145, *Ж*). В каждой микроспорангии развиваются 64 трилетние микроспоры. Формирующийся из наружных клеток археспория тапетум по мере развития спор преобразуется в пенистую массу, проникающую между микроспорами и затвердевающую в виде одной (сальвиния) или нескольких (азолла) *массул*, содержащих микроспоры. У некоторых видов азоллы из массул торчат якоревидные *глохидии* (см. рис. 145, *О*), служащие для закрепления массул с микроспорами на мегаспоре. Считают, что это повышает надежность полового процесса.

В конце вегетационного сезона микросорусы отделяются от растения и опускаются на дно. К началу следующего вегетационного сезона индустий сгнивает, высвобождая микроспорангии. В стенке спорангия у азоллы сохраняется рудиментарное косое кольцо. Однако никаких структур, реально обеспечивающих вскрывание спорангия, у сальвиниевых нет. У азоллы стенка микроспорангия также сгнивает, а у сальвинии единственная массула с микроспорами остается внутри микроспорангия. Микроспорангии сальвинии всплывают к поверхности воды, и микроспоры в них прорастают в сильно редуцированные мужские гаметофиты (рис. 146, *А*). Мужские гаметофиты азоллы (рис. 146, *Е*) развиваются в придонных слоях воды или в иле.

Вначале образуются 2 (азолла) или 3 (сальвиния) клетки. При этом удлиняющийся гаметофит прободает массулу, стенку микроспорангия (у сальвиний) и выставляется наружу так, что одна клетка остается в массуле. Она делится резко неравно, в результате чего образуются две клетки — мелкая «ризоидальная» и более крупная проталиальная — вся вегетативная часть гаметофита. Остальные одна или две клетки представляют собой антеридиальные инициали. У азоллы из антеридиальной инициали образуются 5 клеток стенки антеридия, окружающих первичную сперматогенную клетку (рис. 146, *Е₆*). Эта клетка делится на 8 сперматоцитов, каждый из которых дифференцируется в многожгутиковый сперматозоид. Антеридий вскрывается путем разрыва стенки. У сальвинии каждая антеридиальная инициаль дает начало двум клеткам стенки антеридия и сперматогенной клетке, причем клетки стенки только частично окружают сперматогенные клетки (см. рис. 146, *А₈*). Из каждой сперматогенной клетки возникают 4 сперматоцита, превращающиеся в многожгутиковые сперматозоиды.

В мегасорусах находится по несколько (*Salvinia*) или по одному (*Azolla*) мегаспорангию. В мегаспорангии образуются 32 трилетние мегаспоры, но развивается только одна, а остальные вместе с тапетумом превращаются в твердеющую пенистую массу, полностью окружающую мегаспору (сальвиния), или представлены четырьмя массулами, соединенными с мегаспорой (азолла; см. рис. 146, *Д*). Как и микросорус, мегасорус в межсезонье находится на дне, где его индустий постепенно сгнивает — у сальвинии полностью, а у азоллы частично. В новый вегетационный сезон высвободившийся мегаспорангий всплывает на поверхность (сальвиния) или остается в илу и частично сгнивает за исключением дистальной части (азолла). Находящаяся в мегаспорангии мегаспора вскрывается по тетрадному рубцу и прорастает. В ходе первого деления образуются мелкая клетка, выступающая из оболочки споры, и более круп-

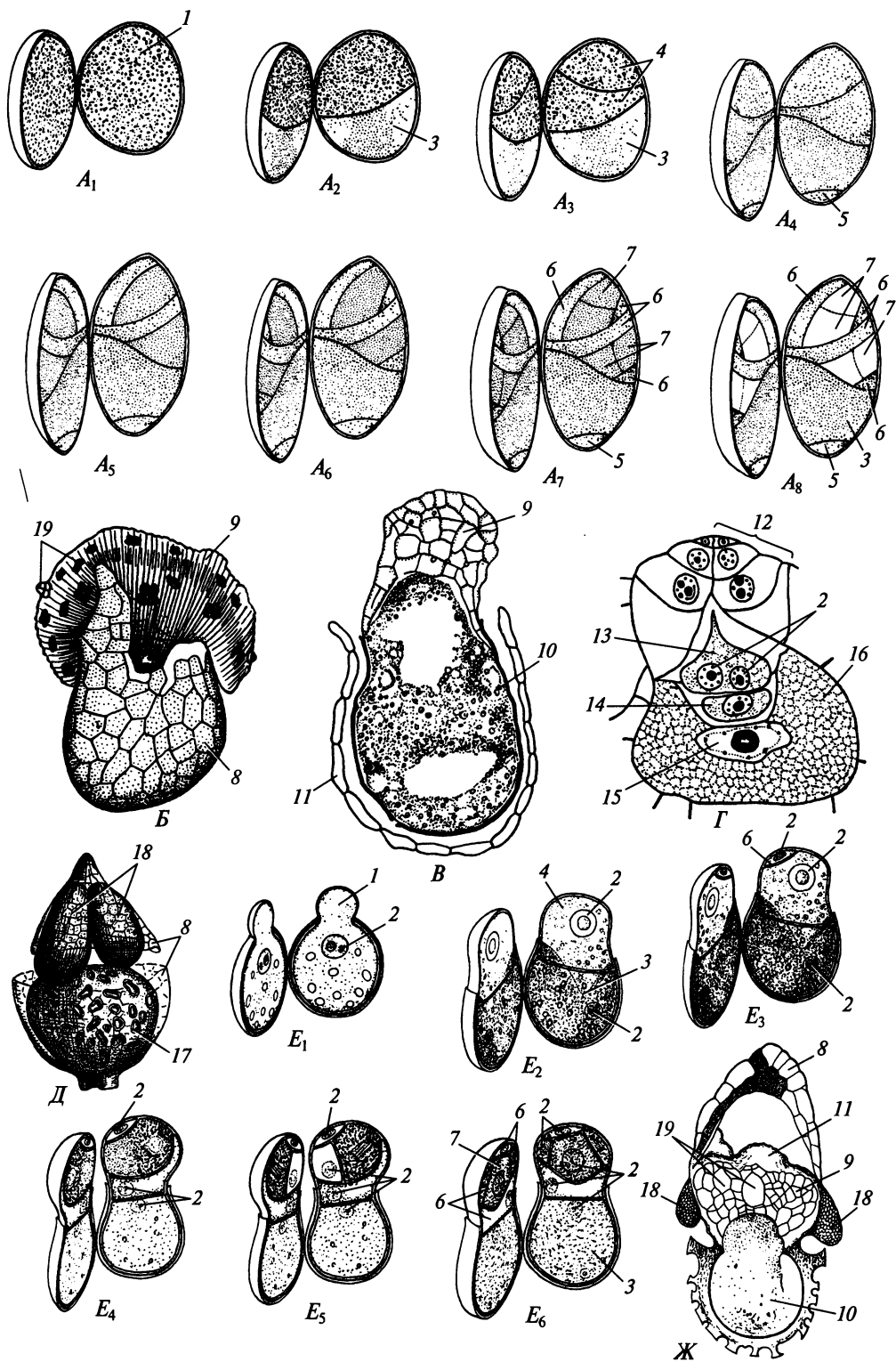


Рис. 146. Salviniales:

*A*₁—*A*₈ — развитие мужского гаметофита *Salvinia natans*; *B* — женский гаметофит *S. auriculata*; *B* — женский гаметофит *S. natans* в продольном разрезе; *Г* — продольный срез архегония *S. natans*; *Д* — мегаспора *Azolla caroliniana* в разрушающемся индузии; *E*₁—*E*₆ — развитие мужского гаметофита *A. filiculoides*; *Ж* — женский гаметофит *A. filiculoides* в продольном разрезе; 1 — микроспора; 2 — ядро; 3 — проталлиальная клетка; 4 — антеридиальная инициаль; 5 — «ризоидальная» клетка; 6 — клетки стенки антеридия; 7 — сперматогенные клетки; 8 — индузий; 9 — клеточный «гребень»; 10 — ценоцитная часть гаметофита; 11 — стенка спорангия; 12 — шейка архегония; 13 — шейковая канальцевая клетка; 14 — брюшная канальцевая клетка; 15 — ядро яйцеклетки; 16 — яйцеклетка; 17 — мегаспора; 18 — массаула; 19 — архегонии

ная, остающаяся внутри оболочки. В более крупной клетке позднее проходят кариокинезы и возникает многоядерный ценоцит (см. рис. 146, *B*, *Ж*). Из мелкой клетки формируется многоклеточный «гребень», прорывающий стенку спорангия. У сальвинии он крупный, зеленеющий, а у азоллы небольшой (см. рис. 146, *B*, *B*, *Ж*), бесхлорофилльный. На нем последовательно закладываются несколько архегониев, погруженных брюшком в ткань «гребня» (см. рис. 146, *Г*), но оплодотворяется только яйцеклетка одного из них. В короткой шейке архегония находится единственная шейковая канальцевая клетка с двумя ядрами, которые, как и у хвощей, располагаются *поперечно* к оси архегония. Архегоний вскрывается расхождением терминальных клеток шейки.

Развивающийся зародыш сальвиниевых проходит стадию квадранта. Впоследствии четыре клетки квадранта у азоллы дают соответственно ножку, первичный корень, первый лист и апекс побега. У сальвинии из одной клетки квадранта формируется первый лист, из другой — апекс побега, остальные 2 клетки дают ножку, а зачаток первичного корня не образуется вовсе. Первые несколько листьев сальвинии плавающие, очередные, затем формируется несколько узлов с парами плавающих листьев и только после этого возникают характерные узлы, несущие пару плавающих листьев и рассеченный подводный орган.

Сальвиниевые населяют в основном водоемы тропической и субтропической зон, хотя несколько видов встречается и в зоне умеренного теплого климата. Виды умеренного климата — однолетники, тропические и субтропические виды — многолетники, но все сальвиниевые проявляют жизненную стратегию эксплерентов.

Экономическое значение имеет *Azolla filiculoides*, широко распространенная в рисоводческих районах, с одной стороны, сорничающая в рисовых чеках, а с другой стороны, обогащающая растения доступными соединениями азота благодаря симбиозу с *Anabaena azollae*.

Salviniales существенно отличаются от остальных лептоспорангиатных папоротников. По мутовчатому расположению листьев у *Salvinia*, раннему прекращению апикального роста листа, не закручивающегося верхушкой, и строению шейковой канальцевой клетки они даже более сходны с Articulatae. В то же время молекулярно-генетические данные и ряд структурных особенностей указывают на родственные связи, хотя и отдаленные, Salviniales и Cyatheaes. Родство Salviniales с Hymenophyllales, отмечаемое некоторыми систематиками, более отдаленное.

Ordo Marsileales — порядок марсилеевые

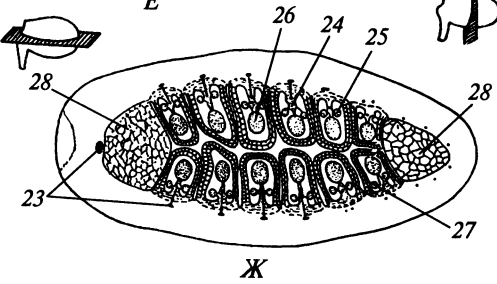
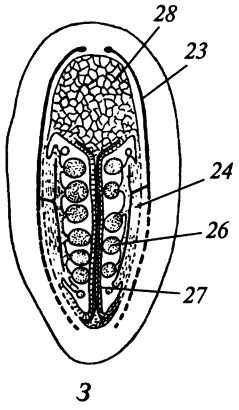
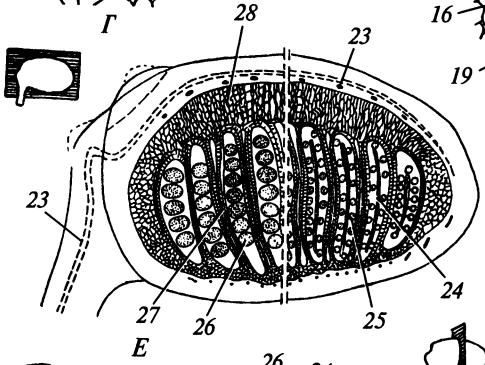
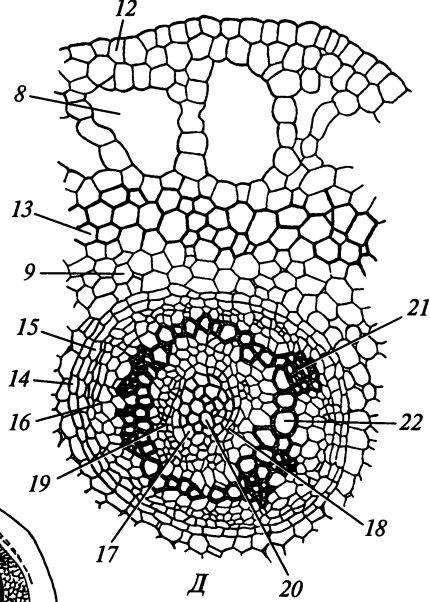
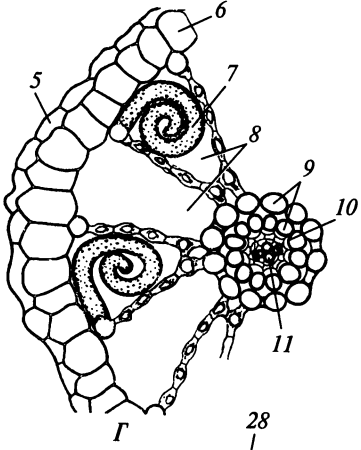
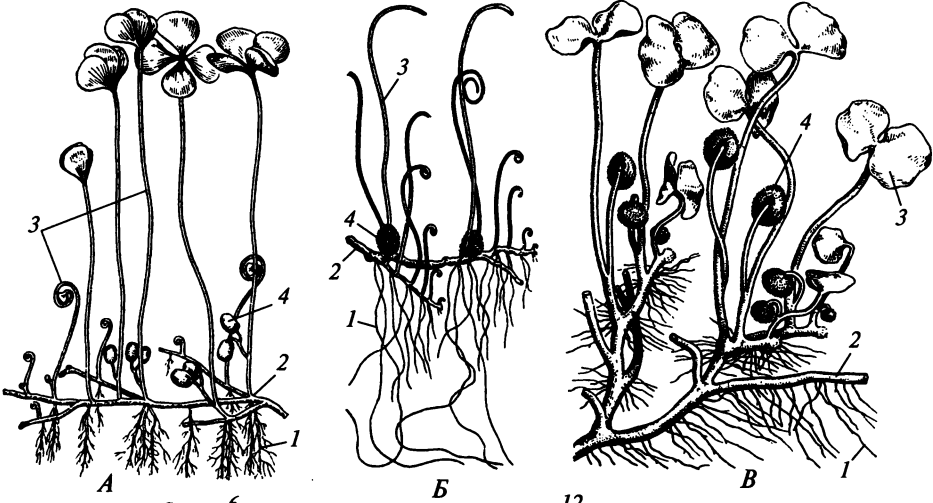
Гетероспоровые лептоспорангиатные папоротники известны с верхней юры, а современные роды — с палеогена. В современной флоре марсилеевые представлены единственным семейством с 3 родами, включающими около 70 видов.

Все марсилеевые — водные или околководные травы со стелющимися по субстрату побегами, от которых в узлах отрастают придаточные корни (рис. 147, *A—B*). Опушение состоит из трихом, чешуй нет. Корни в целом того же строения, что и у остальных лептоспорангиатных папоротников, но содержат в кортексе крупные воздухоносные ходы (см. рис. 147, *Г*). Побеги ветвятся латерально в узлах, причем боковая ветвь развивается *рядом с листом*. Стебли сифоностелические с экзархной протоксилемой (см. рис. 147, *Д*). Сердцевина бывает паренхимной или склеренхимной. Толстый кортекс дифференцирован на три зоны: субэпидермальной аэренхимы с кольцом крупных воздухоносных ходов, склеренхимы и внутренней кортикальной паренхимы. Листья располагаются двумя рядами на дорсальной стороне стебля и сильно отличаются от вайй прочих папоротников: они шиловидные (*Pilularia* — пилулария), пальчатые с четырьмя листочками на длинном черешке (*Marsilea* — марсилея) или с глубокодвухлопастной пластинкой (*Regnellidium* — регнеллидиум). Жилкование листовой пластинки дихотомическое (*Regnellidium*) или несовершенное сетчато-дихотомическое (*Marsilea*). Однако листья марсилеевых, подобно вайям других папоротников, обладают хорошо выраженным апикальным ростом и терминальной меристемой с единственной двусторонней инициальной клеткой. Вначале листья улиткообразно закручены, а также имеют в черешке характерный U-образный в поперечном сечении проводящий пучок.

Фруктификации представлены эллипсоидальными полыми внутри *спорокарпиями*, которые развиваются на *адаксиальной* стороне черешка из трехсторонней инициальной клетки. Спорокарпий (см. рис. 147, *A—B, E—З*) располагается терминально на более или менее длинной ножке. Ножка бывает простой или разветвленной, и тогда каждая ее веточка завершается спорокарпием. Из ножки в спорокарпий входит один проводящий пучок, проходящий в стенке до его верхушки. На внутренней поверхности стенки находятся линейные плаценты соросов, вытянутые перпендикулярно к этому проводящему пучку (см. рис. 147, *З*). Вдоль каждой плаценты в стенке проходит боковое

Рис. 147. Marsileales:

A — *Marsilea quadrifolia*; *Б* — *Pilularia globulifera*; *В* — *Regnellidium diphyllum*; *Г* — анатомия корня *P. globulifera*; *Д* — анатомия стебля *Marsilea vestita*; *Е—З* — сагиттальный (*Е*), перпендикулярный к сагиттальному продольный (*Ж*) и поперечный (*З*) срезы спорокарпия *M. quadrifolia*; 1 — корень; 2 — стебель; 3 — лист (вайя); 4 — спорокарпий; 5 — ризодерма; 6 — экзодерма; 7 — спиральный идиобласт; 8 — воздухоносная полость; 9 — внутренний кортекс; 10 — эндодерма; 11 — ксилема; 12 — эпидерма; 13 — кортикальная склеренхима; 14 — наружная эндодерма; 15 — наружный перицикл; 16 — наружная флоэма; 17 — внутренняя эндодерма; 18 — внутренний перицикл; 19 — внутренняя флоэма; 20 — сердцевинная склеренхима; 21 — протоксилема; 22 — метаксилема; 23 — проводящий пучок; 24 — плацента; 25 — микроспорангий; 26 — мегаспорангий; 27 — индузий; 28 — хрящевидная ткань



ответвление пучка (см. рис. 147, З). По гребню плаценты крепятся мегаспорангии, а по бокам — микроспорангии (см. рис. 147, Ж). Каждый сорус окружен двухслойным индюзием. Сорусы градатные. Чаще всего спорокарпий считают сильно измененным спорофиллом, свернутым на абаксиальную сторону. При этом сорусы интерпретируют как маргинальные, а их положение на абаксиальной стороне свернутой пластинки объясняют образованием на ее адаксиальной стороне вторичной краевой меристемы, образующей смыкающиеся вторичные края пластинки. Расположение спорокарпиев на адаксиальной стороне черешка листа, иногда на ветвистых ножках, развитие их из трехсторонней инициальной клетки — признаки, не свойственные вайям. Поэтому в действительности гомологии спорокарпия неясны и палеонтологический материал не помогает разрешить сомнения.

Стенка зрелого спорокарпия очень жесткая, благодаря чему споры в нем десятилетиями сохраняются живыми. Во внутренней зоне стенки дифференцируется кольцевая ткань «хрящевидной» ткани (см. рис. 147, Е), параллельный проводящему пучку. При проникновении воды внутрь спорокарпия через поврежденные участки стенки эта ткань очень сильно набухает и разрывает стенку спорокарпия на 2 (*Marsilea*, *Regnellidium*) или 4 (*Pilularia*) створки. У марсилеи разбухающее кольцо хрящевидной ткани разрывается и, сильно удлиняясь, выносит из полости спорокарпия сорусы (рис. 148, А—В). Поэтому его называют *сорофором*.

В микро- и мегаспорангиях формируются соответственно 64 трилетные микроспоры или одна безапертурная мегаспора. Спорангии марсилеевых не имеют кольца и вскрываются путем разрушения стенки, следующего вскоре после высвобождения сорусов из спорокарпия. Из попавших в воду спор за 24—48 ч вырастают эндоспорические гаметофиты.

Микроспора делится резко неравно на мелкую проталлиальную клетку и крупную клетку, которая разделяется на две равные антеридиальные инициали (см. рис. 148, Г—Е). Каждая инициаль дает сильно упрощенный антеридий из трех клеток стенки и одной первичной сперматогенной клетки (см. рис. 148, Ж—И), от которой происходит 16 многожгутиковых сперматозоидов. В ходе сперматогенеза оболочка микроспоры вскрывается по тетрадному рубцу, а стерильные клетки гаметофита частично лизируются.

Мегаспора имеет сосочковидный выступ на проксимальном конце, который в результате первого цитокинеза отделяется от вегетативной клетки женского гаметофита (см. рис. 147, К, Л). В этой клетке далее осуществляются только кариокинезы и возникает ценоцитное тело женского гаметофита (см. рис. 148, П, Р). Из мелкой клетки в ходе карио- и цитокинезов развивается мелкоклеточный «гребень» с архегониями (*Pilularia*; см. рис. 148, Р) или только небольшой архегоний с двумя ярусами клеток шейки (*Marsilea*; см. рис. 148, Н—П). В архегонии находятся одна шейковая и одна брюшная канальцевые клетки и крупная яйцеклетка. Шейковая канальцевая клетка *однойдерная*. Через разрыв оболочки споры архегоний выставляются из мегаспоры и вскрываются благодаря расхождению клеток шейки.

Зародыш в развитии проходит стадию квадранта, каждая клетка которого дает соответственно ножку, первичный корень, первый лист и апекс побега, причем корень и лист обращены к шейке архегония, а ножка и апекс побега — к ценоцитному телу гаметофита.

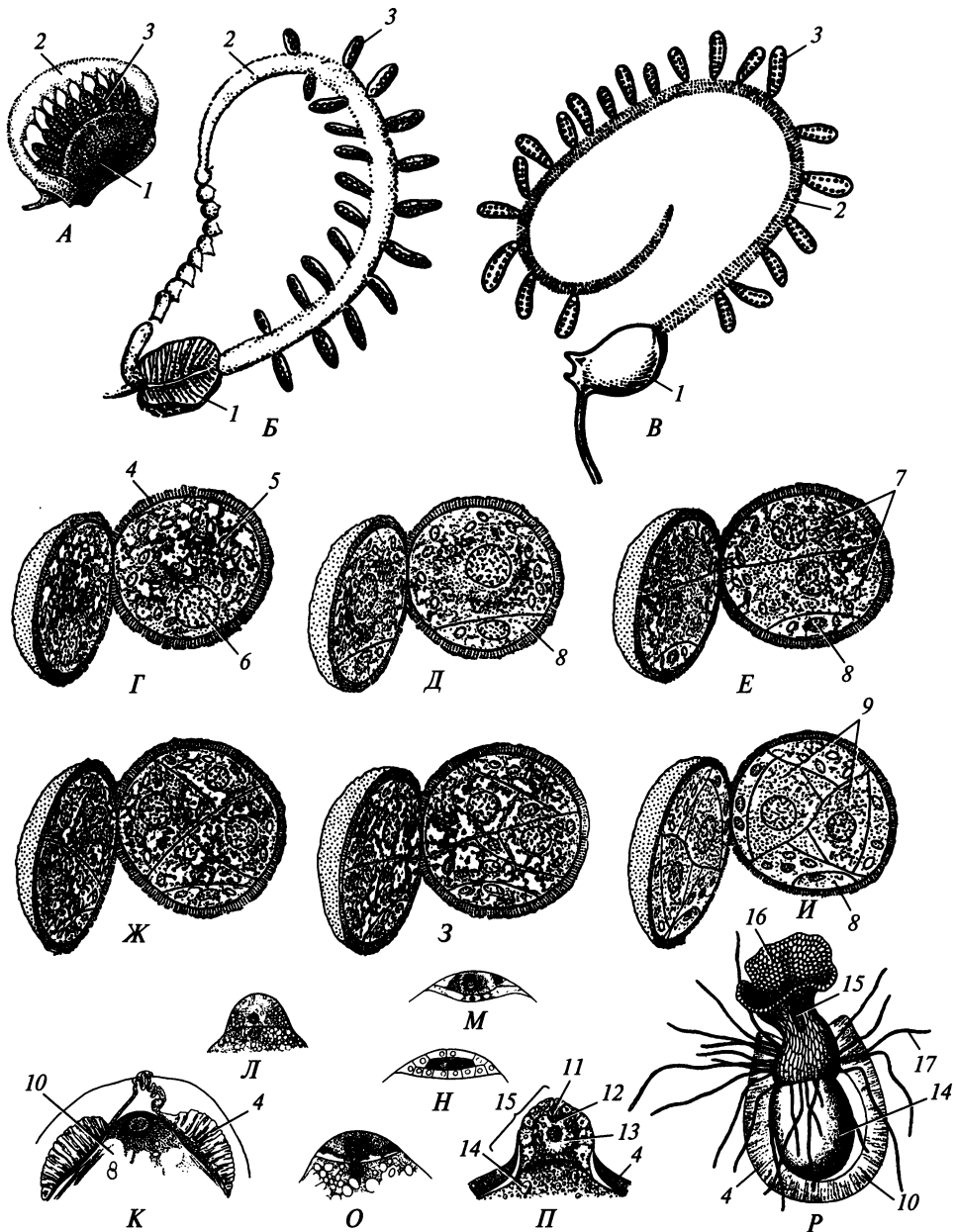


Рис. 148. Marsileales:

A—B — вскрывание спорокарпия *Marsilea* sp.; *Г—И* — развитие мужского гаметофита *Marsilea vestita*; *К—П* — развитие женского гаметофита и архегония *Marsilea* sp.; *Р* — женский гаметофит *Pilularia globulifera*; 1 — спорокарпий; 2 — сорофор; 3 — сорус; 4 — экзоспорий; 5 — микроспора; 6 — ядро; 7 — антеридиальная инициаль; 8 — проталиальная клетка; 9 — первичный сперматоцит; 10 — мегаспора; 11 — шейковая канальцевая клетка; 12 — брюшная канальцевая клетка; 13 — яйцеклетка; 14 — ценоцитная часть гаметофита; 15 — архегоний; 16 — воронковидный «гребень»; 17 — ризоид

Марсилеевые — в большинстве своем термофильные обитатели мелководий и болот тропиков и субтропиков, лишь немногие виды *Marsilea* и *Pilularia* встречаются в зоне умеренного теплого климата и в горах. Экономического значения марсилеевые не имеют.

Марсилеевые долгое время объединяли с сальвиниевыми в порядок Hydropteridales на основании ярко выраженной у обоих таксонов гетероспории и развития спорангиев в замкнутых вместилищах. Однако в середине XX в. возобладало мнение об отсутствии близкого родства между ними, подкрепленное данными о существенном различии в строении спорофитов, вместилищ спорангиев, развитии и строении гаметофитов. Marsileales стали сблизать с Schizaeales. Однако результаты молекулярно-генетических и палеоботанических (род *Hydropteris*) исследований последних лет указывают на достаточно близкое родство Marsileales и Salviniiales, в совокупности составляющих группу, сестринскую к Cyatheales, вместе с которой они, вероятно, произошли от общего с Schizaeales предка. В свете этих данных не вызывает удивления большее сходство Marsileales с Schizaeales, а Salviniiales — с Cyatheales. Эти сходства, очевидно, не имеют столь фундаментального значения, как это казалось полвека назад. В то же время достаточно глубокие различия между марсилеевыми и сальвиниевыми вполне оправдывают придание каждому из них такого же ранга, как и Schizaeales, Cyatheales и другим порядкам лептоспорангиатных папоротников.

Familia Stromatopteridaceae, i. s. — семейство строматоптериевые

Семейство содержит единственный вид — *Stromatopteris moniliformis*. Ископаемые представители неизвестны. Современный строматоптерис — микотрофное травянистое растение с пучком вайй до 40 см высотой (рис. 149, Г). Опушение состоит из чешуй. Растение имеет систему удлинённых плагиотропных подземных осей (см. рис. 149, В), покрытых редкими *многоклеточными ризоидами*. Периферийная паренхима кортекса заселена мицелием гриба. В центре оси проходит прерывистая гаплостела без четкой локализации протоксилемы. Верхушка оси улиткообразно закручена, прикрывая таким образом апикальную меристему с единственной трехсторонней инициальной клеткой. Ветвление осей латеральное. Боковые оси либо повторяют строение материнской оси, либо становятся укороченной веточкой, в основании которой эндогенно закладываются придаточные корни (см. рис. 149, В). Редко боковая веточка сама по мере роста преобразуется в корень. Корни в онтогенезе растения появляются довольно поздно, и несколько лет растение существует без корней. Корни в целом сходны с корнями многоножковых папоротников, но не несут корневых волосков, покрыты мощной кутикулой и не способны поглощать почвенные растворы. В их кортексе развиваются гифы гриба, которые не врастают через кутикулу корня, а инфицируют его из кортекса оси. Благодаря этим гифам растение поглощает воду с минеральными веществами из почвы.

Удлиненные оси могут менять направление роста с плагиотропного на ортотропный (см. рис. 149, В). В ортотропном участке появляется четко выраженная центральная протоксилема, апикальная инициаль становится дву-

сторонней и начинает функционировать как инициаль терминальной меристемы вайи других папоротников. Поэтому над землей ось приобретает структуру рахиса, несущего два ряда перышек. Стела принимает вид U-образного в сечении пучка, раскрытого на «адаксиальную» сторону, как это свойственно проводящему пучку в рахисе типичной вайи. Перышки крепятся к рахису продольно (см. рис. 149, Г), несут устьица на «абаксиальной» стороне, что еще более усиливает сходство надземной части тела строматоптериса с вайей. Каждое перышко проходит стадию трехлопастного зачатка, следы которого сохраняются в васкулатуре сформировавшегося перышка. Таким образом, строение тела строматоптериса очень трудно описывать в терминах побеговой организации.

«Спорофиллы» сходны с «трофофиллами», но на месте акроскопической лопасти зачатка перышка развивается сорус (см. рис. 149, Д). Плацента закладывается почти маргинально, но в ходе морфогенеза перышка смещается на

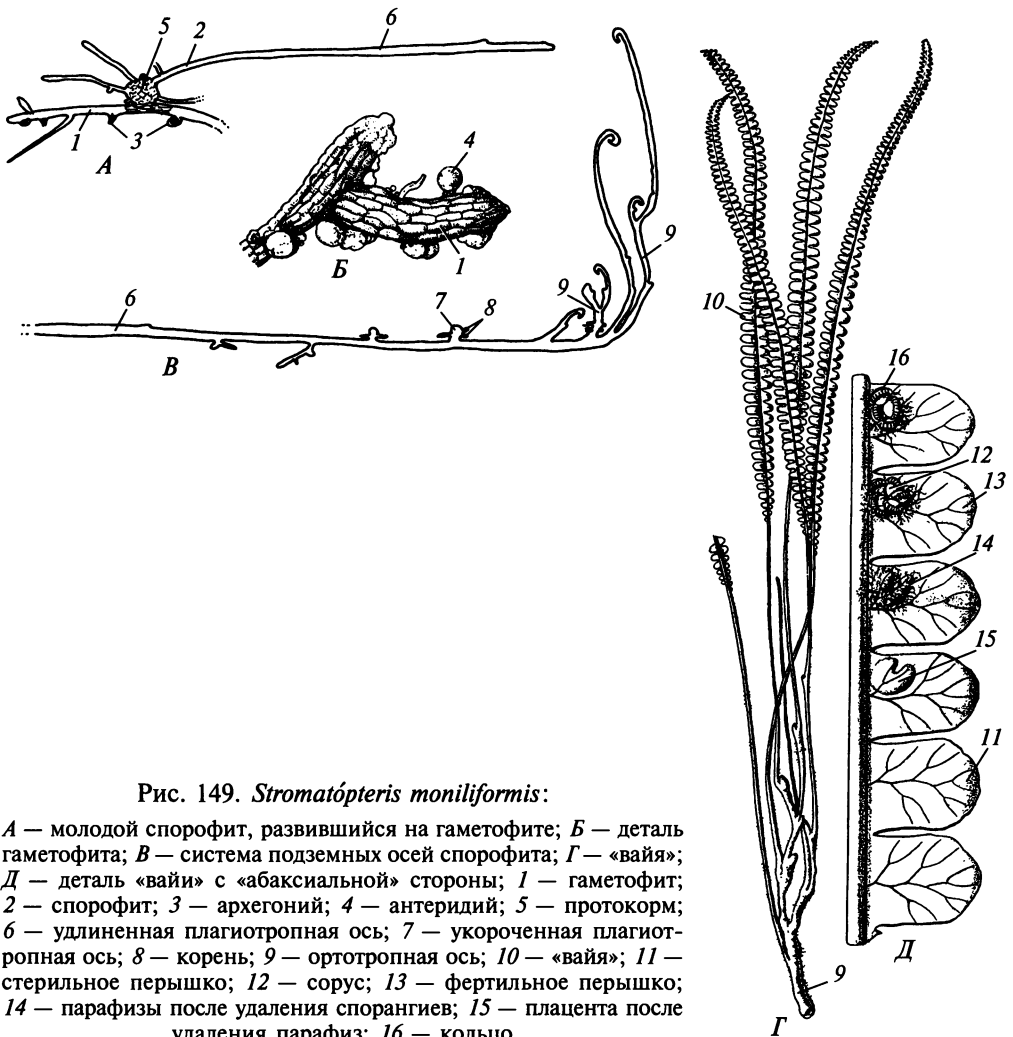


Рис. 149. *Stromatopteris moniliformis*:

А — молодой спорофит, развившийся на гаметофите; Б — деталь гаметофита; В — система подземных осей спорофита; Г — «вайя»; Д — деталь «вайи» с «абаксиальной» стороны; 1 — гаметофит; 2 — спорофит; 3 — архегоний; 4 — антеридий; 5 — протококорм; 6 — удлиненная плагитропная ось; 7 — укороченная плагитропная ось; 8 — корень; 9 — ортотропная ось; 10 — «вайя»; 11 — стерильное перышко; 12 — сорус; 13 — фертильное перышко; 14 — парафизы после удаления спорангиев; 15 — плацента после удаления парафиз; 16 — кольцо

его «абаксиальную» сторону. Спорангий развивается из единственной инициальной клетки, но в отличие от инициали спорангия типичных лептоспорангиатных папоротников она трехсторонняя и напоминает апикальную инициаль побега. Некоторыми деталями развития спорангий строматоптериса напоминает спорангий осмундовых (см. с. 264). Сформированный спорангий имеет двух-, пятислойную стенку с косым кольцом (см. рис. 149, Д). Все споры одинаковые, монолетные.

Гаметофиты обоеполые, живущие в гнилой древесине. Они имеют осевую структуру (см. рис. 149, А, Б) и состоят целиком из паренхимы, в наружных слоях которой находятся гифы гриба. Антеридий развивается по типу осмундовых (см. с. 264—265) и вскрывается благодаря разрушению *расположенной сбоку* оперкулярной клетки. Архегонии развитием и строением сходны с архегониями лептоспорангиатных папоротников, но имеют длинную шейку — до 9 ярусов клеток. Вскрытие зрелых архегониев происходит путем *отпадения* дистальных клеток шейки.

Ранние стадии развития зародыша неизвестны. Из зародыша развивается многоклеточный шаровидный протокорм, в котором можно выделить два полушария. Обращенное в глубь ткани гаметофита полушарие разрастается в ножку, а от полушария, обращенного к шейке архегония, отрастает несколько удлиненных плагиотропных осей (см. рис. 149, А).

Строматоптерис — узкоэндемичный вид, населяющий леса Новой Каледонии и не имеющий никакого экономического значения.

Несмотря на глубокое своеобразие в строении и развитии разных органов *Stromatopteris*, можно найти определенное сходство его с представителями *Gleicheniales*. На близкое родство его с глейхениевыми указывают и молекулярно-генетические данные. В то же время по микотрофии гамето- и спорофитов, эмбриогенезу, общей конструкции тела и перышек ваий, способу вскрытия архегония *Stromatopteris* подобен представителям *Psilotopsida* (см. далее). Поэтому включение *Stromatopteris* в порядок *Gleicheniales* представляется преждевременным.

Classis Psilotópsida — класс псилотовые

Известны только современные представители класса — около 15 видов из двух родов одного семейства. Все они — микотрофные наземные и/или эпифитные травы с весьма оригинальной организацией спорофита, причем микотрофия присуща как споро-, так и гаметофитам.

Все виды не имеют корней. Всем псилотовым свойственны развивающиеся по поверхности или в глубине субстрата ветвящиеся оси до 1 м длиной, покрытые одно-, трехклеточными ризоидами (рис. 150, Б, Е; 151, С). Апикальная меристема оси с единственной трехсторонней инициальной клеткой. Ветвление осей латеральное. Оси имеют толстый паренхимный кортекс, периферия которого заселена гифами гриба. Узкая гаплостела прерывистая, локализация протоксилемы в ней неопределенная. На поверхности плагиотропных осей или на специальных их ответвлениях развиваются экзогенные выводковые почки, которые отделяются и прорастают в новые плагиотропные оси (см. рис. 150, Ж, З).

Отдельные оси меняют направление роста на ортотропное и вырастают над субстратом на 10—100 см (*Psilotum* — псилот, см. рис. 150, А) или 5—40 см (*Tmesipteris* — тмезиптерис, см. рис. 150, Д). Они имеют единственную трехстороннюю инициаль апикальной меристемы и нарастают ограниченно, оканчиваясь слепо (псилот) или терминальным перышком (тмезиптерис). В ортотропном участке оси стела изменяется на медуллированную актиностелу с экзархной протоксилемой (см. рис. 150, И, К), а выше у большинства видов — на U-образный в поперечном сечении проводящий пучок, подобный пучкам в черешках и рахисах ваий многих папоротников. Протоксилема сложена кольчатыми и спиральными трахеидами, а метаксилема — лестничными. Стенки ситовидных клеток у *Tmesipteris* лигнифицированы.

На ортотропных осях развиваются придатки — мелкие двухлопастные у псилотов (см. рис. 150, В) и значительно более крупные листовидные, уплощенные в плоскости несущей их оси, с двухлопастной верхушкой у тмезиптерисов. Придатки у тмезиптерисов располагаются главным образом двухрядно. Придатки псилотов и мелкие придатки тмезиптерисов неваскуляризованы, а в крупных листовидных придатках тмезиптерисов проходит неразветвленный медианный пучок (см. рис. 150, Д, Л). Структура тела *Tmesipteris* таким образом полностью соответствует таковой *Stromatopteris* (см. 296—297), и его листовидные придатки правомерно называть перышками, а несущую их ось — рахисом ваий, а не стеблем. По существу тот же тип организации имеют и псилоты, но у них рахис многократно бифуркирует, а перышки располагаются в зависимости от вида двухрядно или в основном по спирали и уплощены перпендикулярно рахису¹ (см. рис. 150, А, Г, В).

Фруктификации — спорофиллы, сходные с вегетативными ваиями. Спорангии располагаются по два (*Tmesipteris*, см. рис. 151, Г, Д) или по три (*Psilotum*, см. рис. 10, А; 150, В; 151, Б). Каждый из них закладывается самостоятельно и развивается из нескольких клеток, т.е. представляет собой типичный эвспорангий (см. рис. 10). После дифференциации стенки и археспория начинается разрастание ткани между спорангиями, вследствие чего они оказываются объединенными в синангий. Синангий *Psilotum nudum* кажется пазушным (см. рис. 150, В), но в действительности он находится на месте акроскопического сегмента перышка ваий (см. рис. 151, А). Из рахиса к синангию подходит неветвящаяся жилка. Синангии тмезиптерисов располагаются на поверхности базальной цельной части глубокодвухлопастного перышка. В таком перышке жилка разделяется на три и иннервирует каждую лопасть и синангий (см. рис. 151, В, Г). Стенка спорангия бывает до 5 клеток в толщину и содержит продольную полоску тонкостенных эпидермальных клеток, по которым впоследствии он вскрывается. Кольца нет. Тапетум многослойный, плазмодиальный. Все псилотовые — гомоспоровые растения, продуцирующие монолетные споры (см. рис. 151, Е, Ж).

Неправильно разветвленные цилиндрические обоеполые гаметофиты до 18 мм длиной и 1,25 мм в диаметре живут микотрофно в земле. Они несут немногочисленные ризоиды и сложены паренхимой (см. рис. 151, З—К), но у тетраплоидных форм *Psilotum nudum* (псилот голый) в центре гаметофита на-

¹ Перышки, уплощенные перпендикулярно рахису, бывают и у типичных ваий лептоспорангиатных папоротников (например, у *Dryopteris cristata*).

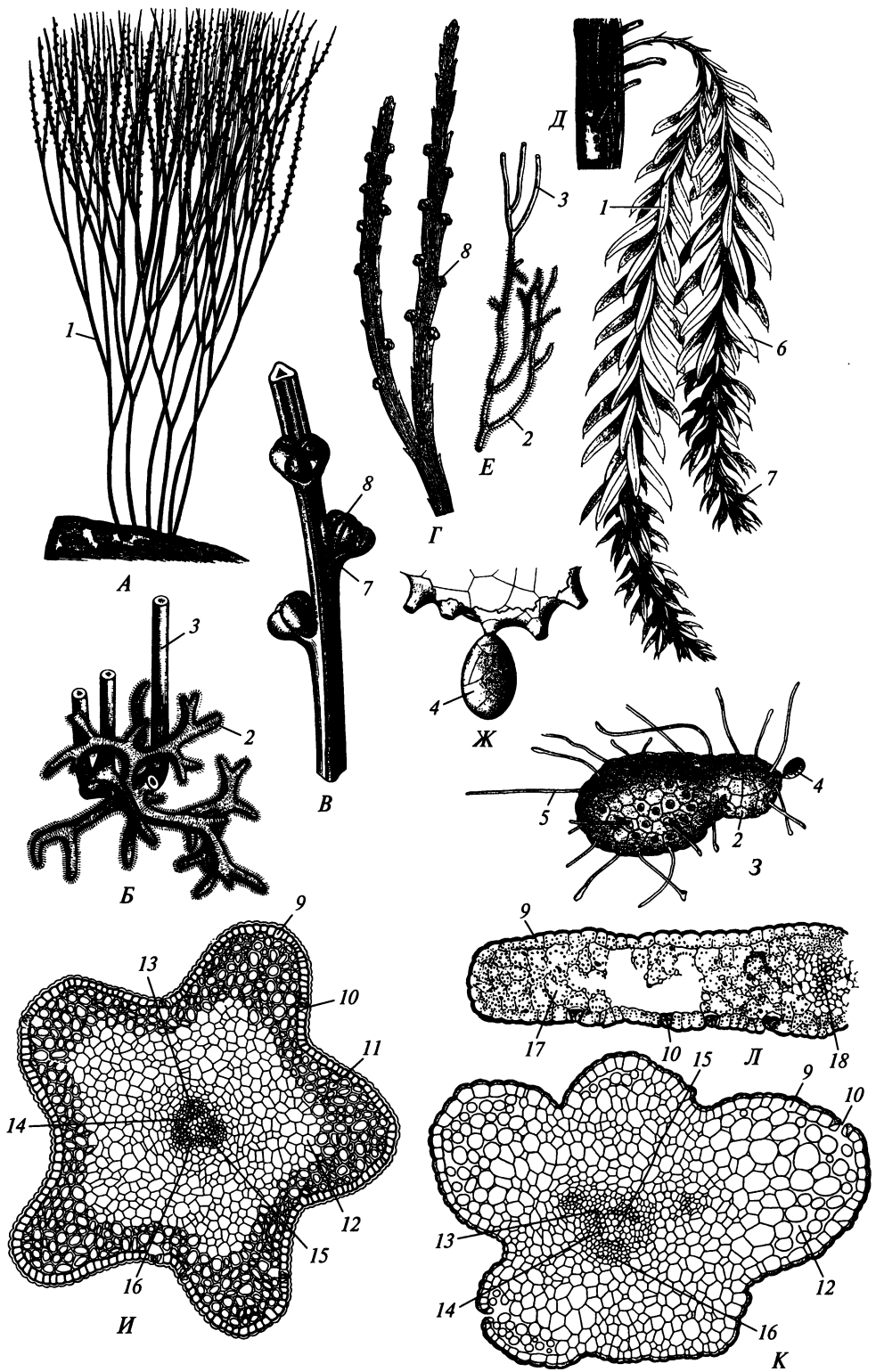


Рис. 150. Psilotopsida:

A — внешний вид *Psilotum nudum*; *B* — участок подземных органов *P. nudum*; *B* — участок фертильной вайи *P. nudum*; *Г* — перышки фертильной вайи *P. flaccidum*; *Д* — внешний вид *Tmesipteris tannensis*; *E* — участок подземных органов *T. tannensis*; *Ж* — выводковая почка на подземной оси *P. nudum*; *З* — выводковая почка *P. nudum*, проросшая новой подземной осью; *И* — поперечный срез черешка/рахиса вайи *P. nudum*; *К* — поперечный срез рахиса вайи *T. tannensis*; *Л* — поперечный срез перышка вайи *T. tannensis*; *1* — вайя; *2* — плагиотропная ось, покрытая ризоидами; *3* — черешок; *4* — выводковая почка; *5* — ризоид; *6* — стерильное перышко; *7* — фертильное перышко; *8* — синангий; *9* — эпидерма; *10* — устье; *11* — склеренхима; *12* — кортикальная паренхима; *13* — протоксилема; *14* — метаксилема; *15* — сердцевина; *16* — флоэма; *17* — хлоренхима мезофилла; *18* — проводящий пучок

←

ходится очень узкая гапlostела. Гаметангии развиваются по всей поверхности гаметофита. Развитие антеридия (см. рис. 151, *Л—М*) сильно отличается от развития антеридиев у представителей Polypodiopsida и у строматоптериса и сходно с развитием антеридиев Lycopodiophyta (см. с. 194—195), Marattiopsida и Ophioglossopsida (см. ниже). Антеридий псилотовых имеет многоклеточную стенку и вскрывается путем разрушения находящейся сбоку оперкулярной клетки. Сперматозоиды с располагающимися на переднем конце по спирали жгутиками, число которых не превышает 30. Архегонии псилотовых по строению и развитию (см. рис. 151, *Л, Н, П*) сходны с архегониями других папоротниковидных, но имеют сравнительно длинную шейку — до 6 ярусов клеток. Архегоний вскрывается благодаря отпадению дистальных клеток шейки (см. рис. 151, *О*).

Зародыш проходит стадию многоклеточного шаровидного тела, из обращенного в глубь ткани гаметофита полушария которого развивается ножка, а из полушария, обращенного к шейке архегония, вырастает плагиотропная ось (см. рис. 151, *Р, С*).

Псилотовые — мезофильные наземные или эпифитные травы тропических и субтропических лесов. Экономического значения они не имеют.

Psilotopsida обычно резко противопоставляют всем папоротниковидным, нередко возводя в ранг отдела. Однако они имеют ряд важных общих признаков с Stromatopteridaceae, в свою очередь демонстрирующими родственные связи как с Gleicheniales, так и с Osmundales. По-видимому, их отличия от других папоротников преувеличены и связаны, как и отличия строматоптериса, не столько с их близким родством с риниевыми, сколько с микотрофностью, обусловившей глубокое преобразование всей подземной сферы, сильно повлиявшей и на структуру надземных органов. Молекулярные данные показывают их базальное положение в кладе папоротников.

Classis Marattiopsida — класс мараттиевые

Класс возник в нижнем карбоне, в настоящее время представлен примерно 200 видами из 7 родов, объединяемых в одно или два семейства. Современные мараттиевые имеют плагиотропные дорсовентральные побеги или короткие ортотропные побеги с клубневидными стеблями, наполовину погруженными в почву (рис. 152, *А, Б*). Среди ископаемых представителей были также древовидные формы с неветвящимся стволом до 10 м высотой и 1 м в диаметре,

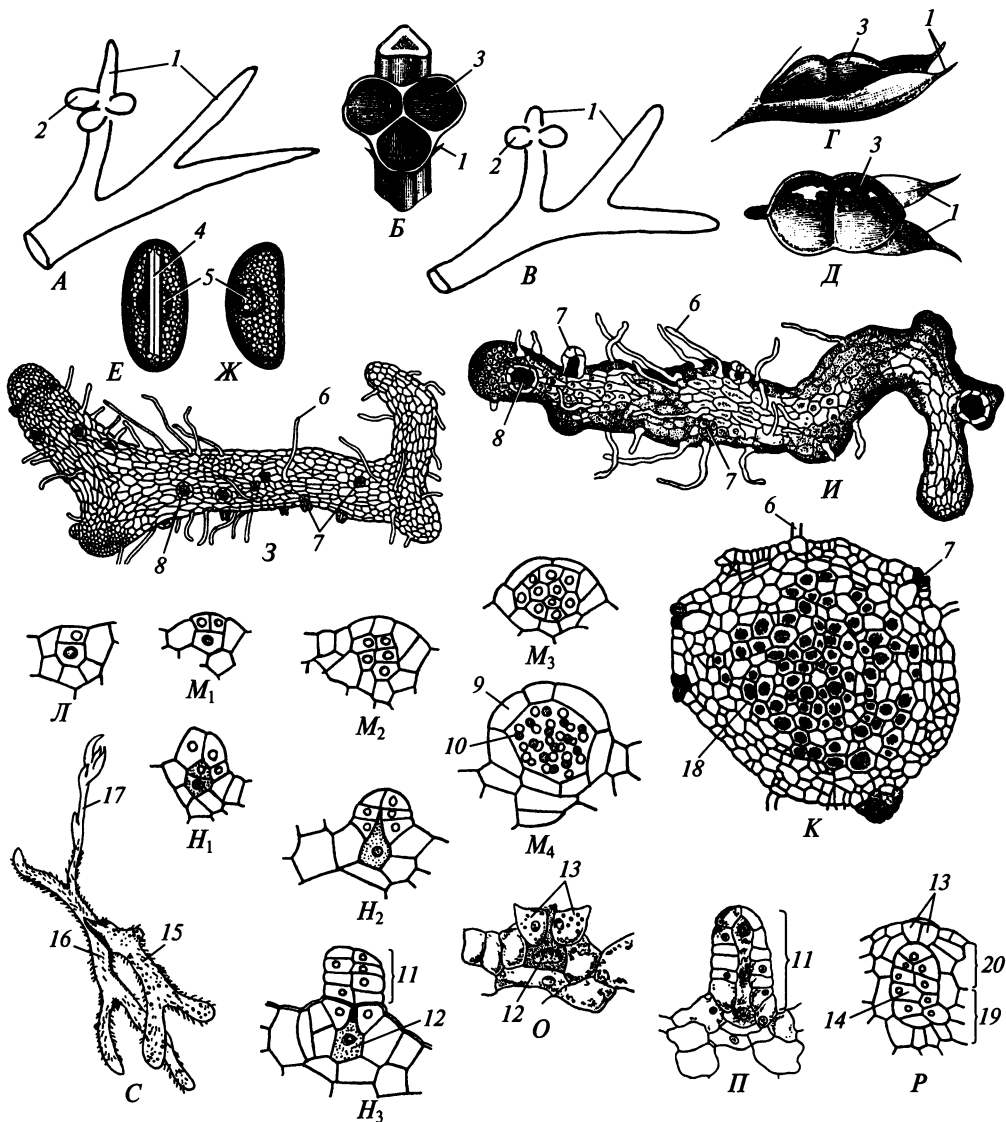


Рис. 151. Psilotopsida:

А — схема структуры фертильного перышка *Psilotum nudum*; Б — поперечный срез синангия *P. nudum*; В — схема структуры фертильного перышка *Tmesipteris tannensis*; Г — фертильное перышко *T. tannensis* с синангием; Д — поперечный срез синангия *T. tannensis*; Е, Ж — спора *P. nudum* с проксимального полюса (Е) и с экватора (Ж); 3 — гаметофит *P. nudum*; И — гаметофит *T. tannensis*; К — поперечный срез гаметофита *T. tannensis*; Л — гаметангий *T. tannensis* на двухклеточной стадии развития; М₁—М₄ — развитие антеридия *T. tannensis*; Н₁—Н₃ — развитие архегония *T. tannensis*; О — вскрывшийся архегоний *T. tannensis*; П — невскрывшийся сформированный архегоний *P. nudum*; Р — зародыш *T. tannensis*; С — проросток *T. tannensis*; 1 — сегмент перышка; 2 — спорангий; 3 — синангий; 4 — лета; 5 — ядро споры; 6 — ризоид; 7 — архегоний; 8 — антеридий; 9 — стенка антеридия; 10 — сперматогенные клетки; 11 — шейка архегония; 12 — яйцеклетка; 13 — базальные клетки стенки шейки; 14 — зародыш; 15 — гаметофит; 16 — плагиотропная ось спорофита; 17 — ваия спорофита; 18 — основная паренхима; 19 — формирующаяся ножка; 20 — формирующийся апекс плагиотропной оси

увенчанным розеткой расположенных спирально или двухрядно вайей, особенно широко распространенные в верхнем карбоне и нижней перми (*Psaronius*, см. рис. 152, В, Г).

Корневая система состоит из узловых адвентивных корней, причем у древовидных мараттиевых они составляли «мантию» вокруг ствола (см. рис. 152, Ж—К). От поверхности ствола постепенно нарастала *псевдопаренхима* из тяжелой сильно вытянутых клеток, заполнявших промежутки между корнями «мантии». На периферии «мантии» корни располагались свободно. В отличие от других современных папоротникообразных у мараттиевых в *апексе корня* находится *несколько инициальных клеток*, а радиальный проводящий пучок содержит *полиархную* ксилему (см. рис. 152, Д, Е). Корневые волоски *многоклеточные*.

Апекс побега у мараттиевых также содержит *несколько инициалей* (см. рис. 152, Л). В амфифлойной сифоностеле стебля развиты крупные лакуны (см. рис. 152, М), но типичная диктиостела не образуется. Стела современных видов моно-тетрациклическая, у некоторых ископаемых видов она была полициклическая (см. рис. 152, Н) (до 12-циклической!). Протоксилема мезархная из кольчатых и спиральных трахеид, метаксилема — из лестничных трахеид.

Вайи от простых (у немногих ископаемых и современных видов) до четырехдыперистых и пальчатых (*Christensenia*) (см. рис. 152, А—Г, Т), располагающиеся двухрядно на плагитропных побегах и ортотропных стволах некоторых видов *Psaronius* (*Megaphyton*) и по спирали — на ортотропных побегах остальных видов. Вайи крупные, у некоторых видов достигающие 6 м длины. Молодые вайи всех мараттиевых улиткообразно закручены на верхушке. Для представителей некоторых родов характерны «сочленения» (пульвинусы, или подушечки) — вздутые, выполненные паренхимой основания рахисов 2—3-го порядков (редко также и основания черешка всей вайи) (см. рис. 152, П). Изменения тургора клеток в «сочленении» обеспечивают быстрое изменение ориентации пера вайи соответственно условиям освещенности. В «сочленении» же дифференцируется отделительный слой. Жилкование листовых пластинок перисто-дихотомическое (см. рис. 152, О—С) или примитивное сетчатое без слепо оканчивающихся в ареолах жилок (*Christensenia*; рис. 153, З). По бокам от основания черешка находятся парные *афлебии* (см. рис. 152, А, Б), сохраняющиеся долгое время после отмирания вайи. На афлебиях некоторых видов образуются придаточные почки, служащие для вегетативного размножения.

Во всех вегетативных органах у мараттиевых развиваются *лизигенные слизевые ходы*.

Фруктификации представлены спорофиллами, обычно сходными с трофофиллами; лишь у видов современной *Danaea* спорофиллы отличаются от трофофиллов заметно более узкими перьями (еще более резкие отличия были свойственны некоторым карбоновым формам, у которых пластинка фертильного пера заворачивалась на абаксиальную сторону, наподобие двух створок прикрывая сорусы, — см. рис. 153, О, П). На их абаксиальной стороне развиваются *сорусы* или *синангии эвспорангиев* (рис. 153, Б—Н). Оба типа расположения спорангиев известны уже у карбоновых форм и многократно преобразовывались друг в друга в течение всей истории класса. Развитие синангиев и

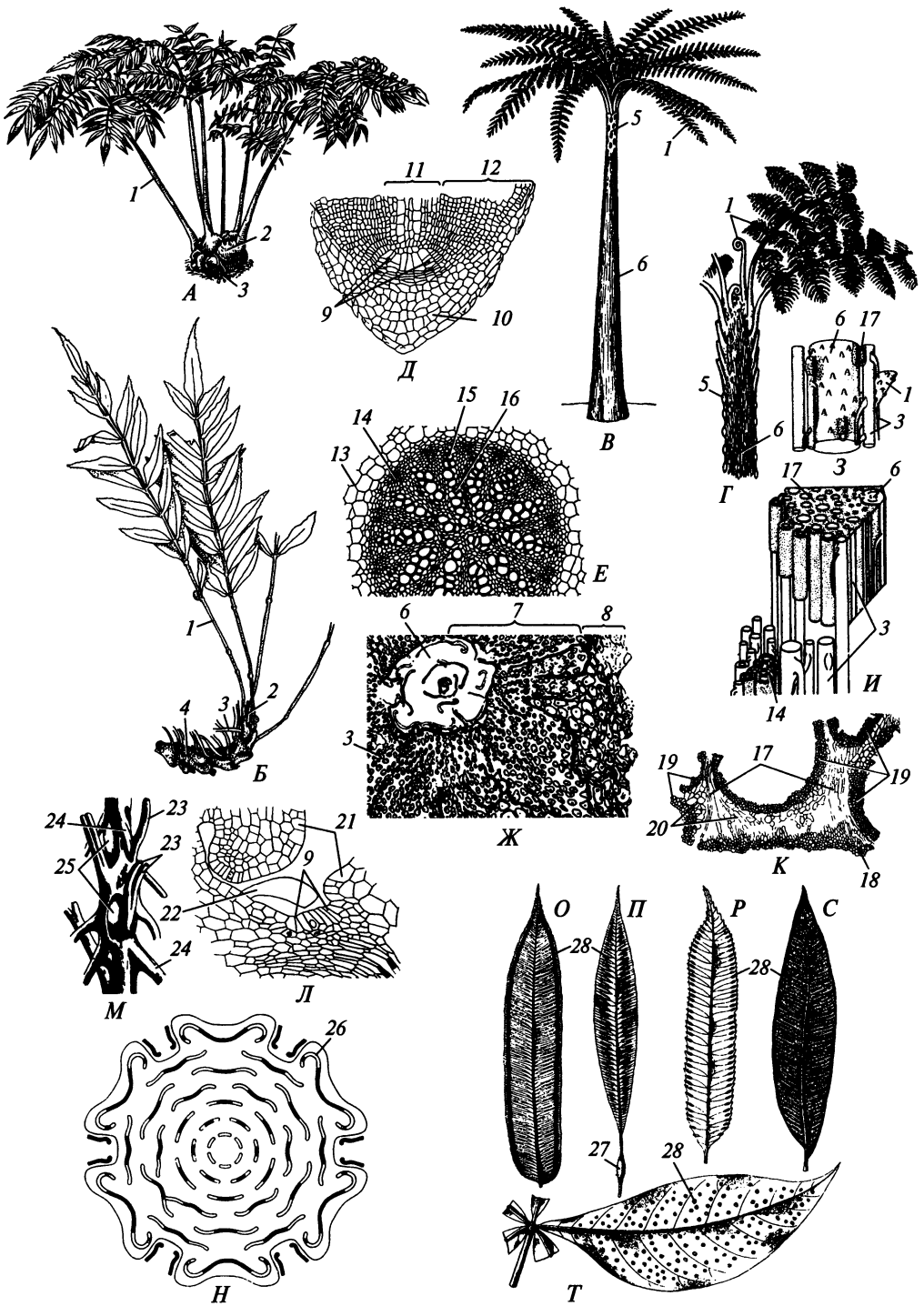


Рис. 152. Marattiopsida:

A — *Angiopteris evecta*; *B* — *Danaea riparia*; *B* — реконструкция внешнего вида *Psaronius* sp. со спиральным филлотаксисом; *Г* — верхушка ствола *Psaronius* sp. с двухрядным филлотаксисом; *Д* — продольный срез апекса корня *Angiopteris evecta*; *Е* — поперечный срез стелы корня *Marattia* sp.; *Ж* — поперечный шлиф ствола *Psaronius haidingeri*; *З* — участок молодого стебля *Psaronius* sp. до образования корневой мантии; *И* — участок стебля *Psaronius* sp. с паренхиматизированной корневой мантией; *К* — поперечный шлиф внутренней зоны корневой мантии *P. brasiliensis*; *Л* — продольный срез апекса побега *Marattia alata*; *М* — реконструкция стелы стебля молодого растения *Angiopteris evecta*; *Н* — диаграмма стелы ствола *P. blicklei* (черным цветом показаны будущие листовые следы); *О—Т* — перья спорофиллов с абаксиальной стороны (*О* — *Angiopteris crassipes*; *П* — *A. henryi*; *Р* — *Marattia fraxinea*; *С* — *Danaea elliptica*; *Т* — *Christensenia aesculifolia*); *1* — вайя; *2* — афлебия; *3* — корень; *4* — стебель; *5* — листовый рубец; *6* — ствол; *7* — внутренняя, паренхиматизированная зона корневой мантии; *8* — наружная зона корневой мантии; *9* — инициали; *10* — корневой чехлик; *11* — дифференцирующаяся стела; *12* — дифференцирующийся кортекс; *13* — кортикальная паренхима; *14* — флоэма; *15* — протокилема; *16* — метаксилема; *17* — псевдопаренхима между корнями корневой мантии; *18* — склеренхима кортекса ствола; *19* — склеренхима кортекса корня; *20* — наружная кортикальная паренхима корня; *21* — развивающаяся вайя; *22* — чешуйка; *23* — листовый след; *24* — корневой след; *25* — лакуна; *26* — меристела; *27* — пульвинус; *28* — сорус/синангий

сорусов уникально, так как начинается с периклиналиных делений большой группы клеток эпидермы, что приводит к формированию многослойной «подушки» на месте будущего синангия (соруса). Затем в глубине ее образуются несколько очагов дифференциации археспория, каждый из которых возникает из небольшого числа клеток. Если деления клеток «подушки» между массивами развивающегося археспория прекращаются, то формируется сорус (см. рис. 153, *Б—Д, Р*). В случае продолжения их делений образуется синангий из слитных в большей или меньшей степени спорангиев (см. рис. 153, *Е—Л*). Вследствие того что археспорий дифференцируется в глубине ткани «подушки», спорангий приобретает весьма толстую многослойную стенку (см. рис. 153, *Р*), в которой даже развиваются устьица. Тапетум дифференцируется из *внутреннего слоя клеток стенки*, прилежащего к археспорию, а не из периферийных клеток археспория. Индузия у мараттиевых нет, но вокруг сорусов и синангиев у многих видов развиваются трихомы (см. рис. 153, *В, Д, Ж*), а у видов *Danaea* вокруг синангиев возникают выросты пластинок пера (рис. 153, *К, Л*), аналогичные индузиям других папоротниковидных. Сорусы и синангии бывают округлыми или линейными (см. рис. 152, *О—Т; 153, Б, Г, Е, З, К, М, Н*). Линейные синангии *Marattia* растрескиваются общей продольной щелью, в которую индивидуально раскрываются отдельные спорангии (см. рис. 153, *Е*). Такой синангий иногда называют спорокарпием, но он, очевидно, *не гомологичен* спорокарпию марсилеевых. У остальных мараттиевых спорангии в синангиях и сорусах вскрываются индивидуально. Кольцо в стенке спорангия не выражено.

У некоторых ископаемых представителей в одном спорангии развивались и мелкие, и крупные споры. Все современные мараттиевые — гомоспоровые растения, продуцирующие трилетные или монолетные споры (см. рис. 153, *С, Т*). Гаметофиты обоеполые, пластинчатые, многослойные, многолетние, до 3 см длиной, сложены паренхимой (рис. 153, *У, Ц, Ч*), определенная зона которой заселена симбиотическим грибом. Антеридии (см. рис. 153, *Ф*) развиваются на обеих сторонах гаметофита. Вначале поверхностная клетка делится

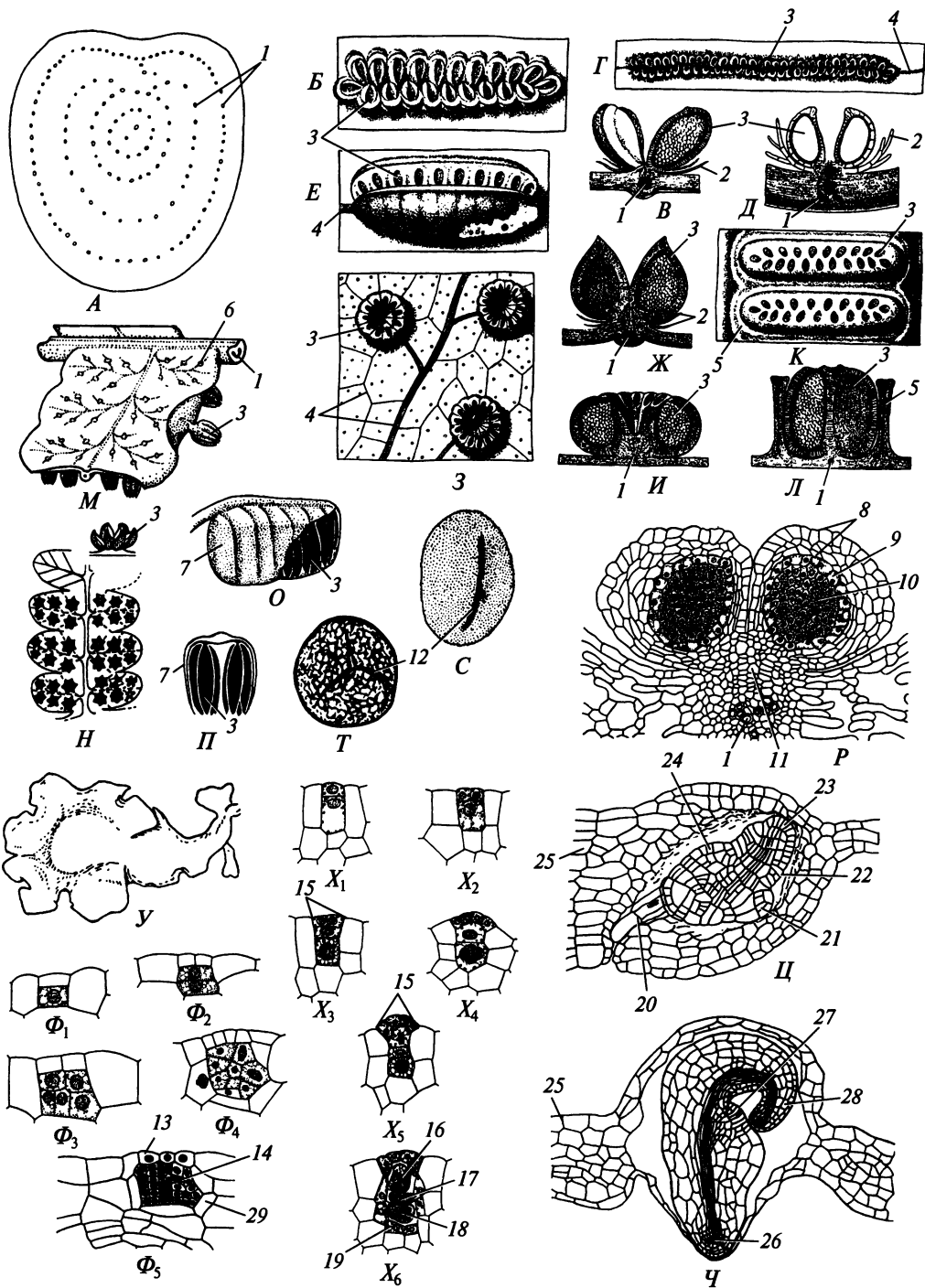


Рис. 153. Marattiopsida:

A — васкулатура черешка *Angiopteris evecta* в поперечном сечении; *B, B* — внешний вид и срез соруса *A. crassipes* (левый спорангий с поверхности, правый — в сечении); *Г, Д* — внешний вид и срез соруса *A. henryi*; *Е, Ж* — внешний вид и срез синангия *Marattia fraxinea*; *З, И* — внешний вид и срез синангия *Christensenia aesculifolia*; *К, Л* — внешний вид двух синангиев и сечение синангия *Danaea elliptica*; *М* — участок фертильного пера среднекарбового *Scolecópteris iowensis*; *Н* — участок фертильного пера с абаксиальной стороны и синангий сбоку среднекарбовой *Asterotheca damesii*; *О, П* — внешний вид и поперечный срез фертильного перышка среднекарбовой *Crossotheca crepinii*; *Р* — продольный срез соруса *Angiopteris evecta*; *С, Т* — споры среднекарбовых *S. iowensis* и *S. mamayi* с проксимального полюса; *У* — гаметофит *Marattia douglasii* с дорсальной стороны; Φ_1 — Φ_5 — развитие антеридия *A. evecta*; X_1 — X_6 — развитие архегония *A. evecta*; *Ц* — продольный срез зародыша *A. evecta* в начале дифференциации органов; *Ч* — продольный срез зародыша *A. evecta* перед прорастанием; *1* — проводящий пучок; *2* — трихома; *3* — спорангий; *4* — жилка; *5* — псевдоиндузий; *6* — «просвечивающие» места прикрепления ножек синангиев; *7* — пластинка перышка; *8* — стенка спорангия; *9* — тапетум; *10* — археспорий; *11* — плацента; *12* — лета; *13* — стенка антеридия; *14* — сперматоциты; *15* — шейка; *16* — шейковая канальцевая клетка; *17* — брюшная канальцевая клетка; *18* — яйцеклетка; *19* — подстилающие клетки; *20* — суспензор; *21* — зачаток корня; *22* — зачаток апекса побега; *23* — зачаток листа; *24* — ножка; *25* — ткань гаметофита; *26* — первый корень; *27* — апекс побега; *28* — первый лист; *29* — обкладка сперматогенной ткани



периклинально. В ходе последующих делений из наружной клетки формируется стенка антеридия, а из внутренней — сперматогенная ткань. Одновременно начинаются деления соседних клеток гаметофита, в результате которых возникает обкладка массива сперматогенной ткани изнутри и с боков (см. рис. 153, Φ_5), что не характерно для других папоротниковидных. Зрелый антеридий вскрывается отпадением терминальной оперкулярной клетки. Сперматоциты с многочисленными (более 50) жгутиками. Архегонии (см. рис. 153, X) развиваются на вентральной стороне гаметофита и сходны с архегониями других папоротников. В шейке архегония находится одна двухъядерная или, редко, две одноядерные канальцевые клетки. Архегонии вскрываются путем отпадения клеток шейки.

После оплодотворения клетки гаметофита вокруг архегония пролиферируют, вследствие чего зигота «тонет» в ткани гаметофита. Первое деление зиготы поперечно оси архегония приводит к образованию обращенного к шейке суспензора и обращенной к основанию архегония клетки, из которой возникает шаровидный проэмбрио. В отличие от всех остальных папоротниковидных у мараттиевых ножка образуется из полушария проэмбрио, обращенного к шейке архегония. Из противоположного полушария формируются первичный корень, апекс побега и лист (см. рис. 153, *Ц*).

Развивающийся зародыш прободает гаметофит насквозь, так что его корень прорастает вниз, в субстрат, а лист и апекс побега — вверх (см. рис. 153, *Ч*), что также составляет уникальную черту мараттиевых.

Все мараттиевые населяют подлесок дождевых тропических лесов и не имеют экономического значения, хотя ряд видов, преимущественно из рода *Angiopteris*, часто выращивают в оранжереях.

Мараттиевые по ряду признаков существенно отличаются от лептоспорангиатных папоротников. Они, вероятно, происходят от Zygoteridopsida и представляют эволюционную линию, параллельную Polypodiopsida и независимо от них выработавшую многие сходные черты строения вегетативных и репродуктивных структур.

3.5. CLASSIS OPHIOGLOSSÓPSIDA, I. S. — КЛАСС УЖОВНИКОВЫЕ

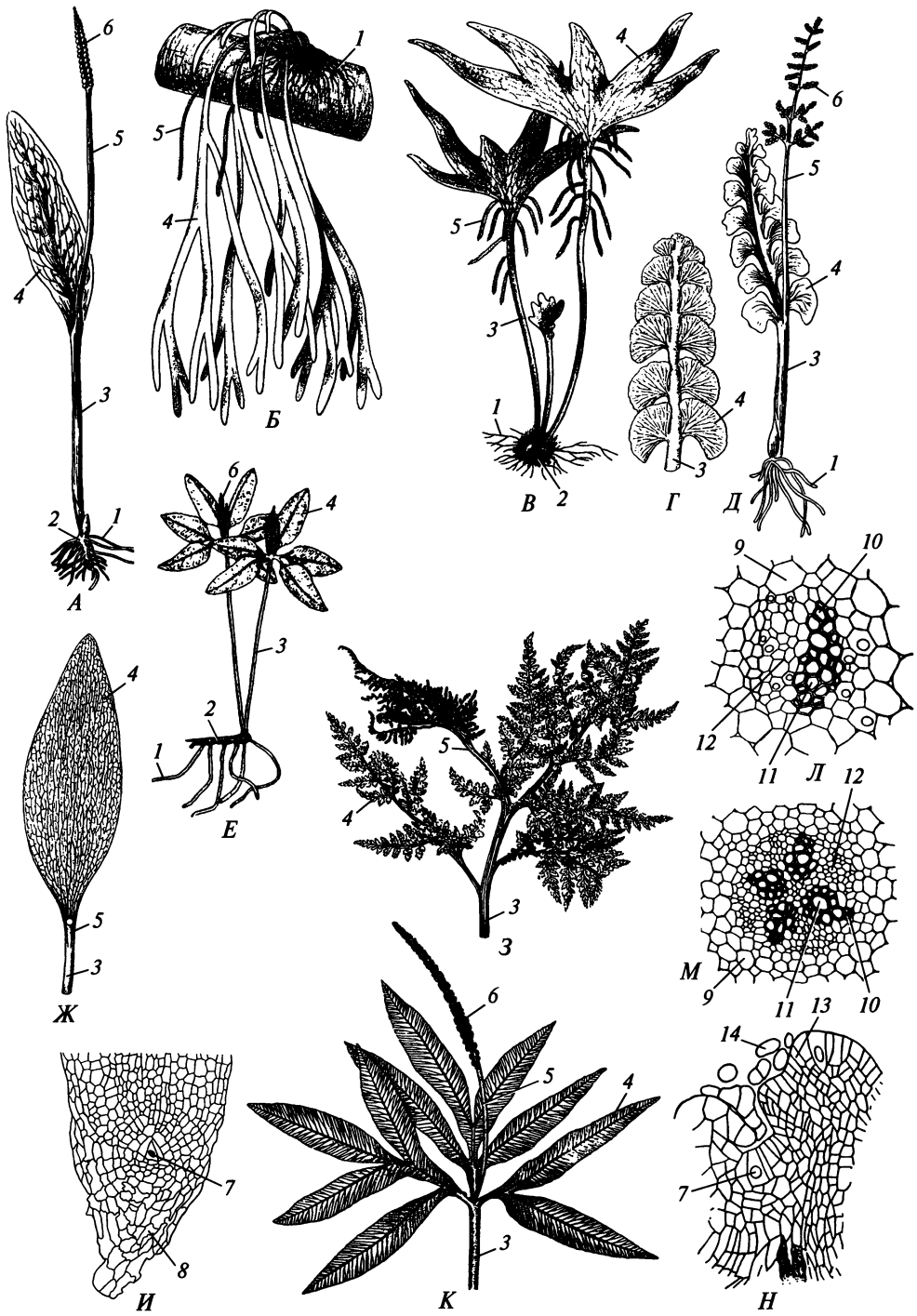
Класс включает четыре современных рода с 80—90 видами из единственного семейства. Достоверные ископаемые представители его неизвестны. Все ужовниковые — многолетние наземные или эпифитные травы с укороченными и чаще всего ортотропными побегами (плагиотропные побеги свойственны *Mankyua* и эпифитным видам *Ophioglossum* и *Helminthostáchys*) (рис. 154, А—В, Д, Е). Корневая система состоит из узловых адвентивных корней, часто неразветвленных. В апикальной меристеме корня находится *единственная* трехсторонняя инициальная клетка (см. рис. 154, И). Ризодерма без корневых волосков и покрыта *кутикулой*. Толстый паренхимный кортекс корня дифференцирован на две зоны: наружная заселена грибом, а во внутренней гиф гриба нет. Стела содержит радиальный пучок с олигоархной (вплоть до монархной) ксилемой; протоксилема экзархная (см. рис. 154, Л, М).

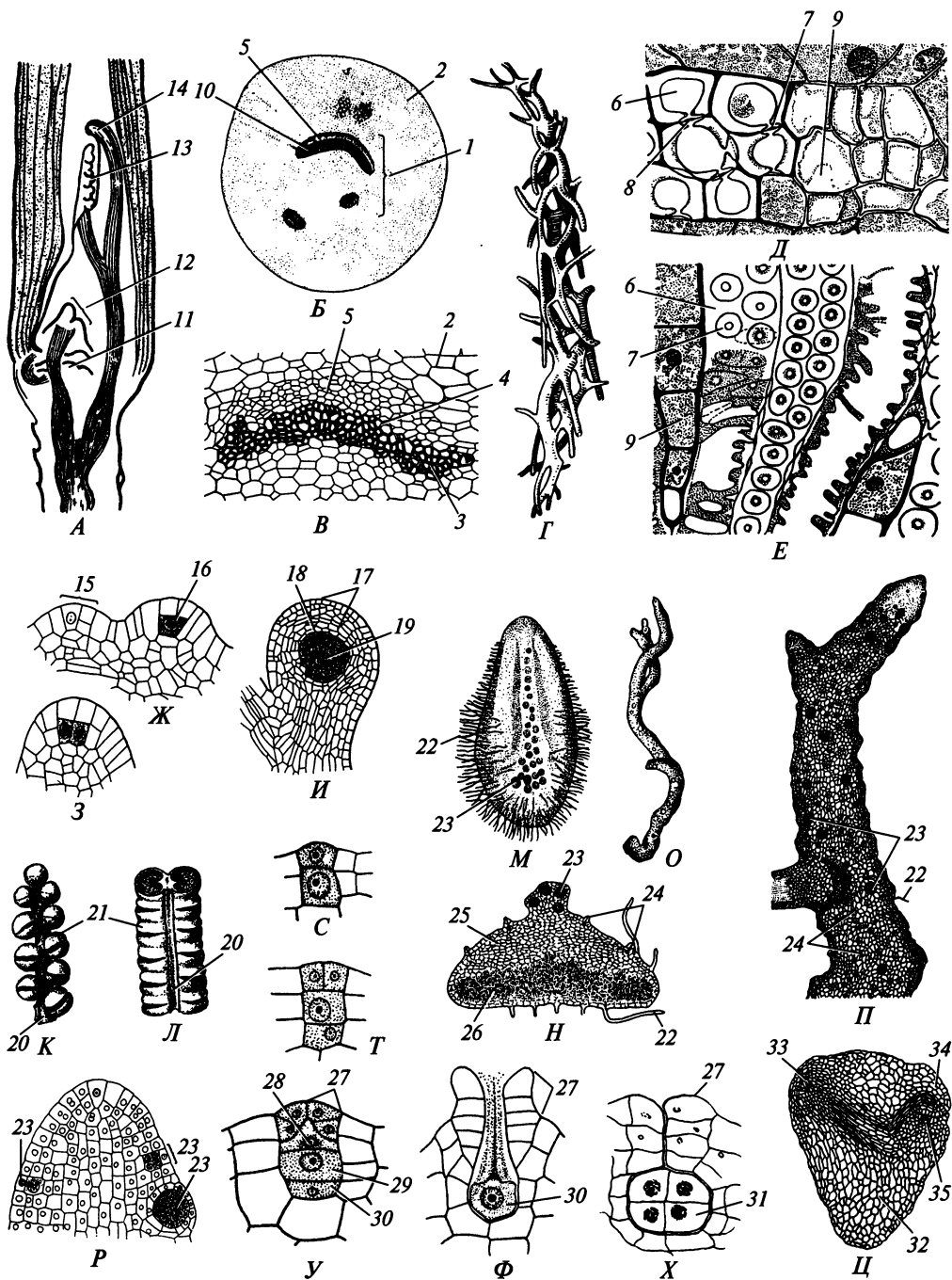
Апекс побега содержит единственную трехстороннюю инициальную клетку (см. рис. 154, Н). В зависимости от вида, возраста и размера растения стела стебля варьирует от гаплостелы с центрархной протоксилемой до эвстелы с мезархной (*Helminthostachys*) или эндархной (*Ophioglossum* — ужовник; *Botrychium* — гроздовник) протоксилемой (рис. 155, Б—Г). По мнению некоторых исследователей, в стеле дифференцируется камбий, откладывающий небольшое количество вторичных ксилемы и флоэмы. Трахеальные элементы представлены кольчатыми и спиральными трахеидами в протоксилеме и пористыми трахеидами в метаксилеме и вторичной ксилеме. У ужовников пористые трахеиды лестничные и сетчатые, а у видов остальных двух родов — *точечные* (см. рис. 155, Д, Е), причем у ряда гроздовников в порах бывает *торус*. Таким образом, по стелярной организации стебля ужовниковые сходны не столько с другими папоротниковидными, сколько с семенными растениями (см. далее).

Листья разных видов (см. рис. 154, А—З, К) бывают от нескольких сантиметров до 4 м длиной. Они закладываются *строго в секторах апекса*, прилежащих к одной из граней инициали апекса (мерофитах), что не характерно для сосудистых растений. В отличие от ваий других папоротников листья ужовниковых развиваются в течение 4—5 лет внутрипочечно и не закручены спирально на верхушке (см. рис. 155, А). Они дифференцированы на черешок и простую или однажды-, триждыперисто-рассеченную пластинку. Ужовникам свойственно сетчатое жилкование листовой пластинки (см. рис. 154, Ж), при-

Рис. 154. Ophioglossopsida:

А, Ж — внешний вид и жилкование листовой пластинки *Ophioglossum vulgátum*; Б — *O. péndulum*; В — *O. palmátum*; Г — жилкование листовой пластинки *Botrychium lunaria*; Д — *B. lunaria*; Е — *Mankyua chejuense*; З — лист *B. lanuginósum*; И — продольный срез апекса корня *O. fibrósum*; К — лист *Helminthostáchys zeylánica*; Л — поперечный срез стелы корня *O. califórnicum*; М — поперечный срез стелы корня *B. virginíanum*; Н — продольный срез апекса побега *H. zeylanica*; 1 — корень; 2 — стебель; 3 — черешок листа; 4 — листовая пластинка; 5 — спорангиофор; 6 — спорангий; 7 — инициальная клетка; 8 — корневой чехлик; 9 — эндодерма; 10 — протоксилема; 11 — метаксилема; 12 — флоэма; 13 — листовой примордий с зачатком пластинки (справа) и спорангиофора (слева); 14 — чешуйка





чем мелкие терминали *слепо оканчиваются в ареолах*, что типично для высокоорганизованных семенных растений. У остальных родов жилкование листовидной пластинки открытое дихотомическое (см. рис. 154, Г, Е, К), хотя может быть хорошо выражена средняя жилка (*Mankyua*, *Helminthostachys*).

Рис. 155. Ophioglossopsida:

A — продольный срез верхушки побега *Botrychium lunaria*; *B* — схема поперечного среза стебля *Ophioglossum vulgatum*; *B* — участок проводящей системы стебля *O. vulgatum* в поперечном сечении; *Г* — вычлененная проводящая система стебля *O. vulgatum*; *Д, Е* — поперечный и тангенциальный срезы вторичной ксилемы стебля *Botrychium obliquum*; *Ж—И* — развитие спорангия у *B. virginianum*; *К* — участок спорангиофора с вскрывшимися спорангиями у *B. lunaria*; *Л* — участок спорангиофора со вскрывшимися спорангиями у *O. palmatum*; *М* — гаметофит *B. virginianum* с дорсальной стороны; *Н* — поперечный срез гаметофита *B. virginianum*; *О* — гаметофит *O. vulgatum*; *П* — участок гаметофита *O. vulgatum* при большем увеличении; *Р* — продольный срез верхушки гаметофита *O. vulgatum* с развивающимися антеридиями; *С—Ф* — развитие архегония *O. vulgatum*; *Х* — зародыш *B. lunaria* на стадии квадранта; *Ц* — зародыш *B. virginianum* на стадии органогенеза; 1 — стела; 2 — кортекс; 3 — протоксилема; 4 — метаксилема; 5 — флоэма; 6 — трахеида; 7 — окаймленная пора; 8 — торус; 9 — паренхимная клетка; 10 — ксилема; 11 — апекс; 12 — примордий листа; 13 — развивающийся спорангиофор; 14 — развивающаяся листовая пластинка; 15 — инициальные клетки спорангия; 16 — первичный археспорий; 17 — стенка спорангия; 18 — тапетум; 19 — археспорий; 20 — спорангиофор; 21 — спорангий; 22 — ризоид; 23 — антеридий; 24 — архегоний; 25 — основная паренхима без гиф гриба; 26 — основная паренхима, заселенная гифами гриба; 27 — шейка архегония; 28 — шейковая канальцевая клетка; 29 — брюшная канальцевая клетка; 30 — яйцеклетка; 31 — зародыш; 32 — ножка; 33 — корень; 34 — первый лист; 35 — апекс побега

Фруктификации представлены неветвящимися или разветвленными (см. рис. 154, *A—B, Д, Е, З, К*) спорангиофорами, расположенными на *адаксиальной стороне* спорофиллов, морфологически сходных с трофофиллами. Было предпринято много малоудачных попыток доказать тождественность спорангиофоров перьям листа, но их гомология до сих пор остается загадкой. На конце спорангиофора или его ветвей двурядно располагаются *эвспорангии* с многослойной стенкой с устьицами (см. рис. 155, *И—Л*). Тапетум развивается из *внутреннего слоя стенки*, как у семенных растений, а не из внешнего слоя археспория, как у остальных папоротников. Из археспория у уховниковых формируются однотипные трилетные споры. Спорангий вскрывается проходящей через его верхушку щелью, но кольца у уховниковых нет.

Гаметофиты обоеполые, подземные, микотрофные, многолетние (лишь у *Ophioglossum crotalophoroïdes* однолетние). Они бывают червеобразными, клубневидными, неправильно разветвленными и в молодом возрасте покрыты ризоидами (см. рис. 155, *М, О*). Внутри гаметофит целиком паренхимный (см. рис. 155, *Н*). У плагиотропных гаметофитов гаметангии развиваются на *дорсальной стороне* (см. рис. 155, *М*), в остальных случаях они более или менее равномерно покрывают гаметофит (см. рис. 155, *П*). Антеридий образуется из единственной поверхностной клетки гаметофита, и ранние стадии его генезиса сходны с таковыми антеридия мараттиевых (рис. 155, *Р*). Однако впоследствии возникает не только обкладка сперматогенной ткани из соседних с антеридием клеток гаметофита, но и проходят периклиальные деления клеток стенки, вследствие чего она становится в основном *двухслойной*, и только в области оперкулярных клеток остается однослойной. Двухслойность стенки антеридия — уникальный для современных высших растений признак. Оперкулярных клеток у уховниковых бывает от 1 до 4. При их разрушении и отпадении антеридий вскрывается, высвобождая многожгутиковые сперматозоиды. По строению и развитию архегониев (см. рис. 155, *С—У*) уховниковые сходны с другими папоротниками. Зрелые архегонии вскрываются благодаря *сбрасыванию* четырех *дистальных клеток* шейки (см. рис. 155, *Ф*).

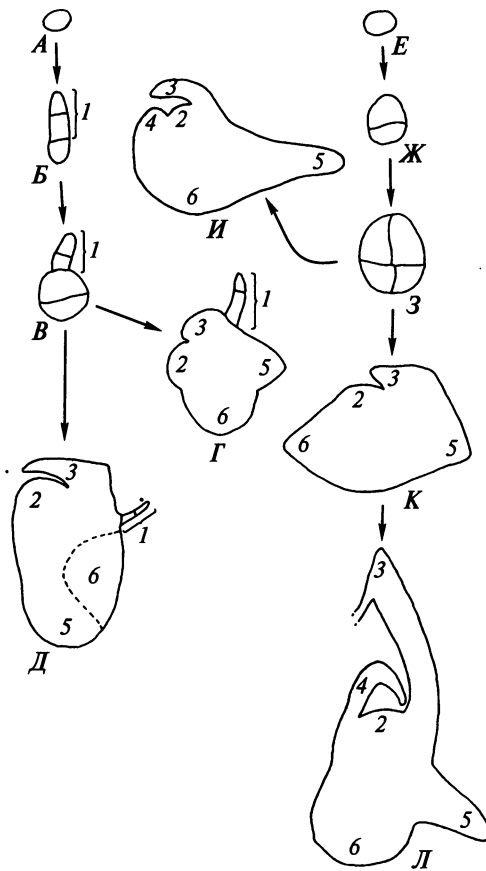


Рис. 156. Ophioglossopsida. Разнообразие строения и развития зародышей:

$A \rightarrow B \rightarrow B \rightarrow D$ — *Botrychium dissectum*; $A \rightarrow B \rightarrow B \rightarrow \Gamma$ — *Helminthostachys* sp.; $E \rightarrow \text{Ж} \rightarrow 3 \rightarrow И$ — *Ophioglossum vulgatum*; $E \rightarrow \text{Ж} \rightarrow 3 \rightarrow K \rightarrow Л$ — *Botrychium virginianum*; 1 — суспензор; 2 — апекс побега; 3 — первый лист; 4 — второй лист; 5 — апекс корня; 6 — ножка

При развитии зиготы суспензор формируется не всегда (см. рис. 155, X; рис. 156). В зародыше на стадии шаровидного проэмбрио различают обращенное к шейке архегония эпибазальное и противоположное гипобазальное полушария, морфогенетические потенции которых варьируют. Это позволяет выделить два типа эмбриогенеза. В первом типе из эпибазального полушария развиваются лист и часть ткани ножки, а из гипобазального — другая часть ткани ножки, первичный корень и апекс побега. Во втором типе эпибазальное полушарие дает лист, апекс побега и часть тканей первичного корня, а гипобазальное — часть тканей первичного корня и ножку. Сформированные зародыши уховников очень разнообразны по форме и пропорциям своих частей (см. рис. 155, Ц; рис. 156).

Таким образом, уховниковые весьма существенно отличаются от других папоротников и не исключено, что их следовало бы сблизить с *Progymnospermae* (см. следующую главу). По молекулярно-филогенетическим данным, уховниковые близки с псилотовыми, но ценность этих данных весьма ограничена, так как они получены только для современных форм.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Введение. Научное значение и принципы систематики растений (Д. Д. Соколов, А. К. Тимонин)	8
Таксон	8
Виды систем	9
Типы систем в ботанической систематике	10
Кладизм	11
Основные принципы ботанической номенклатуры	13
Основы произношения названий таксонов	14

ЧАСТЬ I ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ

Глава 1. Общая характеристика высших растений (А. К. Тимонин)	17
1.1. Основные особенности организации	17
1.2. Жизненный цикл	18
1.2.1. Гаплофаза и половое воспроизведение	18
1.2.2. Диплофаза и бесполое размножение	24
1.2.3. Происхождение жизненного цикла высших растений	30
1.3. Основные группы высших растений	35
Глава 2. Superdivisio Bryomorphae — надотдел мохообразные (В. Р. Филин)	38
2.1. Особенности строения	38
2.2. Divisio Hepáticae, Marchantiophýta — отдел печеночники	46
2.2.1. Classis Sphaerocarpoidea — класс сферокарповые	53
2.2.2. Classis Marchantioidea — класс маршанциевые	57
2.2.3. Classis Monocleoidae — класс моноклеевые	66
2.2.4. Classis Metzgerioidea — класс мецгериевые	69
2.2.5. Classis Calobryoidae — класс калобриевые	78
2.2.6. Classis Treubioidae — класс трейбиевые	82
2.2.7. Classis Jungermannioidea — класс юнгерманиевые	84
2.3. Divisio Anthocerotophýta — отдел антоцеротовые	95
2.4. Divisio Takakiophýta — отдел такакиевые	104
2.5. Divisio Musci, Bryophýta — отдел мхи	109
2.5.1. Classis Sphagnoidae — класс сфагновые	121
2.5.2. Classis Andreaeidae — класс андрезевые	132
2.5.3. Classis Oedipodioidae — класс эдиподиевые	138
2.5.4. Classis Tetraphidoidea — класс тетрафисовые	141
2.5.5. Classis Polytrichoidae — класс политриховые	144

2.5.6. Classis Buxbaumiópsida — класс буксбаумиевые	151
2.5.7. Classis Bryópsida — класс бриевые	159

Глава 3. Низшие Tracheophýta — сосудистые споровые растения

(А. К. Тимонин)	168
3.1 Основные особенности Thacheophýta	168
3.2. Protracheophýta — древнейшие сосудистые споровые растения	169
3.3. Divisio Lycopodiophýta — отдел плауновидные	181
3.3.1. Classis Zosterophyllópsida — класс зостерофилловые	182
3.3.2. Classis Lycopodiópsida — класс плауновые	185
<i>Ordo Drepanophycáles</i> — порядок дрепанофикусовые	185
<i>Ordo Lycopodiáles</i> — порядок плауновые	189
3.3.3. Группа лигульных плауновидных	197
<i>Ordo Protolepidodendráles, i. s.</i> — порядок протолепидодендроновые	197
Classis Selaginellópsida — класс селлагинелловые	199
Classis Isoëtópsida — класс полушниковые	206
<i>Ordo Lepidodendráles</i> — порядок лепидодендроновые	207
<i>Ordo Isoëtáles</i> — порядок полушниковые	214
3.4. Divisio Pteridophýta — отдел папоротниковидные	221
3.4.1. Classis Rhyniápsida, i. s. — класс риниевые	221
<i>Ordo Rhyniáles</i> — порядок риниевые	223
<i>Ordo Trimerophytáles</i> — порядок тримерофитовые	224
3.4.2. Subdivisio Articulátae vel Equisetophýtina — подотдел членистостебельные, или хвощовые	226
Classis Cladoxylópsida — класс кладоксилеевые	226
Classis Sphenophyllópsida — класс клинолистниковые	229
Classis Equisetópsida — класс хвощовые	232
<i>Ordo Calamostachyáles</i> — порядок каламитовые (каламостахиевые)	232
<i>Ordo Equisetáles</i> — порядок хвощовые	235
3.4.3. Subdivisio Filices, Pteridophýtina — подотдел папоротники	245
Classis Zygoteridópsida — класс зигоптериевые	245
Classis Polypodiópsida — класс многоножковые	255
<i>Ordo Osmundáles</i> — порядок осмундовые	263
<i>Ordo Hymenophylláles</i> — порядок гименофилловые	265
<i>Ordo Gleicheniáles</i> — порядок глейхениевые	268
<i>Ordo Schizaeáles</i> — порядок схизейные	272
<i>Ordo Cyatheáles</i> — порядок циатейные	275
<i>Ordo Polypodiáles</i> — порядок многоножковые	278
<i>Ordo Salviniáles</i> — порядок сальвиниевые	287
<i>Ordo Marsileáles</i> — порядок марсилеевые	292
Familia Stromatopteridaceae, i. s. — семейство строматоптериевые	296
Classis Psilotópsida — класс псилотовые	298
Classis Marattiopsida — класс мараттиевые	301
3.5. Classis Ophioglossópsida, i. s. — класс уховниковые	308

Учебное издание

**Тимонин Александр Константинович,
Филин Владимир Романович**

БОТАНИКА

В 4 ТОМАХ

ТОМ 4

В 2 кн.

Книга 1

Систематика высших растений

Учебник

*Редактор Н. А. Соколова
Технический редактор О. Н. Крайнова
Компьютерная верстка: Л. А. Смирнова
Корректоры В. А. Жилкина, Г. Н. Петрова*

Изд. № 101110268. Подписано в печать 12.02.2009. Формат 70 × 100/16.
Гарнитура «Таймс». Бумага офсетная № 1. Печать офсетная. Усл. печ. л. 26,0.
Тираж 2500 экз. Заказ № 6794

Издательский центр «Академия». www.academia-moscow.ru
Санитарно-эпидемиологическое заключение № 77.99.02.953.Д.004796.07.04 от 20.07.2004.
117342, Москва, ул. Бутлерова, 17-Б, к. 360. Тел./факс: (495) 330-1092, 334-8337.

Отпечатано с электронных носителей издательства.
ОАО "Тверской полиграфический комбинат", 170024, г. Тверь, пр-т Ленина, 5.
Телефон: (4822) 44-52-03, 44-50-34, Телефон/факс (4822) 44-42-15
Home page - www.tverpk.ru Электронная почта (E-mail) - sales@tverpk.ru

