
БИОЛОГИЯ

УДК 581.4 : 581.8 : 582.391

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ СПОРОФИТОВ ПСИЛОТОВИДНЫХ (PSILOPHYTA)

Л.Г. Таршис
e-mail: tarshis@etel.ru

Уральский государственный педагогический университет, г. Екатеринбург, Россия

Статья поступила 7 августа 2004 г.

Введение

Интерес ботаников к изучению особенностей морфолого-анатомической дифференциации спорофитов псилотовых — представителей самого маленького по объему отдела Psilotophyta, выделенного еще в 1941 году А.Л. Тахтаджяном в подцарстве высших растений, с годами не ослабевает. Это и понятно, так как для видов двух небольших родов *Psilotum* и *Tmesipteris*, входящих в состав отдела псилоотовидные, характерно отсутствие корней, не формирующихся у спорофитов даже на зародышевой стадии развития. Такая важная структурная особенность сближает ныне живущие на Земле псилоотовидные с ископаемыми, вымершими уже в девоне бескорневыми высшими растениями — псилофитами и свидетельствует о древности и близком родстве представителей этих таксонов. Как подчеркивает А.Л. Тахтаджян [1]: «псилотовые являются прямыми потомками псилофитовых». Поэтому изучение внешнего и внутреннего строения спорофитов ныне живущих псилота и тмезиптериса помогают лучше понять пути и направления эволюции вегетативных органов современных высших растений.

1. Методика исследований

Основным объектом наших исследований был псилот обыкновенный или голый *Psilotum triquetrum* Swartz (*P. nudum* (L.) Griseb.), в природе произрастающий как многолетник в тропиках восточного полушария, на стволах деревьев, главным образом на древовидных папоротниках. Детали внешнего и внутреннего строения спорофитов псилота голого изучались нами на десяти экземплярах растений, выращенных в условиях оранжерейной культуры в Ботаническом саду УрО РАН из нескольких экземпляров вида, любезно переданных нам сотрудниками ботанического сада БИНа и ГБС им. Цицина, за что мы им искренне признательны. Размножить полученные экземпляры нам удалось вегетативным путем благодаря способности псилота голого к образованию на подземных органах — ризомидах выводковых почек, из которых под землей сначала вырастают новые ризомиды, затем на них образуются и вырастают ортотропные дихотомически ветвящиеся на верхушках наземно-воздушные осевые органы — стебли.

Морфологический анализ надземных и подземных органов псилота проводили с помощью стереоскопического микроскопа МБС–1, позволяющего изучать внешнее строение объектов, как целиком, так и в деталях, при различных вариантах увеличений в диапазоне от 3,5 до 88 раз. Анатомический анализ внутреннего строения осевых органов псилота голого проводили с помощью биологического микроскопа «Биолам Р17», рисовального аппарата РА–6 и микроскопической приставки к компьютеру «Intel» на временных препаратах, приготовленных от руки с помощью опасной бритвы и сохраняемых в глицерине. Поскольку техника изготовления и хранения микропрепаратов для анатомического исследования строения органов растений детально описана в ряде пособий [2, 3], нет необходимости подробно останавливаться на этих вопросах.

2. Результаты

Морфологический анализ псилоита голого свидетельствует о том, что тело данного вида четко подразделено на две части: подземную и надземную, различающиеся по структурным и функциональным особенностям. В надземной части псилоита хорошо развиты тонкие, ортотропные, зеленые осевые органы — наземно-воздушные стебли. Они дихотомически ветвятся до третьего — четвертого порядков и в условиях оранжерейной культуры на Среднем Урале достигают высоты в 15...20 см. На поперечном срезе стебли имеют закругленную трех- пятилопастную форму сечения. Для псилоита характерно изотомическое ветвление, которое морфологи считают самым примитивным среди типов ветвления, возникших у высших растений в процессе эволюции на земле [1, 4]. При изотомическом ветвлении верхушка осевого органа псилоита голого как бы раздваивается и образует две равные по длине, растущие с одинаковой скоростью боковые веточки, затем верхушка каждой из них вновь раздваивается и так три — четыре раза, обеспечивая значительное расчленение спорофита и увеличение его фотосинтезирующей поверхности. Листочки у псилоита голого очень мелкие, сидячие, без жилок, острокопечные, шиловидной или конусовидной формы. Они расположены по спирали, вдоль по стеблю, без особого порядка, реже у основания и чаще к верхушке. Расстояние между листочками на стебле колеблется от 2 до 5 мм, а их длина варьирует в пределах от 0,4 до 0,7 мм. Эти теломные листовые органы не имеют устьиц.

В подземной части спорофита псилоита голого хорошо развиты плагиотропные осевые бурые корневище подобные органы, называемые ризомоидами [1]. Как и надземные оси, ризомоиды дихотомически ветвятся, но в отличие от стеблей они не имеют листьев, являются цилиндрическими по форме, и несут на своей поверхности многочисленные ризоиды. Самая характерная и филогенетически важная особенность псилоита голого, как и других псилоитовидных — это отсутствие в подземной части корней, — однако ризомоиды и ризоиды, а также гифы грибов (микориза) полностью обеспечивают водоснабжение и минеральное питание этих древнейших наземных аризофитов, справедливо называемых «живыми ископаемыми».

Изучение анатомического строения надземных и подземных органов псилоита голого показывает, что оно чрезвычайно схоже со строением телома ринии большой (*Rhynia major*) — наиболее хорошо изученного вида риниофитов, живших на суше более 400 млн лет назад в силурийском и девонском периодах. Стела ризомоидов псилоита голого аналогична по структуре стеле ризомоидов у ринии. В плотных окончаниях ризомоидов псилоита, достигающих по диаметру 1,3...1,5 мм, имеется небольшая центральная по положению зона ксилемы, окруженная по кольцу слоем флоэмы. Это типичная протостела, которая по мнению А.Л. Тахтаджяна [5] представляет собой исходный и самый примитивный тип, от которого в процессе эволюции произошли все другие типы стелы. Она представлена в ризомоидах ринии и ряда других вымерших растений [1]. На поперечных срезах ризомоидов первого, второго и третьего порядков конфигурация ксилемы варьирует от сплошного центрального пучка протостелы (гапlostелы) до рассеченного проводящего пучка актиностелы в более толстых и старых ризомоидах. На поперечных срезах ризомоиды всегда имеют округлые очертания. На поперечном срезе ризомоида также отчетливо видно, что небольшую центральную стелу окружает широкая первичная кора, не дифференцированная на внутреннюю и внешнюю зоны. В ней нет полостей аэренхимы и механических элементов. Число слоев тонкостенных паренхимных клеток коры варьирует в пределах от 8 до 10. Клетки коры не имеют радиального расположения, а по форме преобладают шести- восьмигранные клетки, в центральной части которых отмечены темные клубки гифов эндомитных грибов. Такая эндотрофная микориза встречающаяся в ризомоидах псилоита голого была обнаружена ранее в ризомоидах ископаемых риниевых [1], что свидетельствует о древности этой формы симбиоза высших растений с грибами, компенсирующей отсутствие корней у риниевых и псилоитовидных и принимающей на себя функции водоснабжения и минерального питания в условиях наземного существования. В ризомоидах псилоита граница между небольшой стелой и широкой первичной корой четко выражена благодаря наличию поясков Каспари на радиальных стенках клеток слоя эндодермы. Диаметр стелы в ризомоидах, по нашим данным, в 3,5...4 раза меньше диаметра коры.

При переходе стелы из ризомоида в надземные стебли это соотношение несколько изменяется, и диаметр стелы в стебле становится в 5 раз меньше диаметра коры. Покровная ткань стебля — однослойная эпидерма, клетки которой имеют овальную, сплюснутую с боков форму,

с утолщенными с поверхности стенками, покрытыми кутикулой. В эпидерме стеблей встречаются редкие устьица, для которых характерно наличие только замыкающих клеток и отсутствие побочных, то есть. для псилоотовидных свойственен аномоцитный тип устьичного аппарата, характерный также и для ринии. Форма поперечного сечения надземных стеблей лопастная, чаще пяти лопастная. В отличие от ризомоидов кора воздушных стеблей дифференцирована на зоны: внутреннюю, восьмислойную тонкостенную и внешнюю четырех пятислойную толстостенную и содержащую хлоропласты, то есть выполняющую механическую (опорную) и фотосинтезирующую функции одновременно. Наземно-воздушные стебли у псилота голого актиностелические. Количество лучей экзархной ксилемы варьирует в пределах от 3 до 10, а количество трахеальных элементов — от 30 до 45. Среди трахеальных элементов встречаются узкие спиральные трахеиды протоксилемы и более широкие лестничные трахеиды метаксилемы.

Листья псилота — это мелкие, шиловидные придатки, имеющие, как полагает А.Л. Тахтаджян [1], теломное происхождение. Это чрезвычайно интересный вопрос с эволюционной точки зрения. Однако, до сих пор он толкуется по-разному. Так, английский исследователь Ф. Бауэр, приведено по А.Л. Тахтаджяну [1], утверждает, что у псилоотовидных листовые придатки имеют не теломное, а энационное происхождение, и поэтому псилоотовидные можно считать наиболее близкими с плауновидными. Однако анатомический анализ строения листьев и наземно-воздушных стеблей псилоотовидных подтверждает их теломную природу и убеждает в необоснованном их сближении с *Lycopodiaceae*.

Заключение

Таким образом, изучение морфолого-анатомических особенностей строения спорофитов псилоотовидных (*Psilotophyta*) на основе анализа псилота голого, выращенного в условиях культуры, позволяет заключить, что: среди высших растений, ныне живущих на Земле, самыми примитивными по структурной организации спорофитов являются представители отдела Псилоотовидные (*Psilotophyta*).

Анализ морфолого-анатомической дифференциации спорофитов псилоотовидных, характер расчленения их тела на надземную и подземную части, отличия в анатомическом строении надземных частей тела от подземных, позволяют выделить комплекс структурных признаков, наиболее четко свидетельствующих о крайней их примитивности среди современных высших растений, и об исключительном сходстве с древнейшими ископаемыми, представителями высших растений — риниофитами, широко распространенными на суше в силуре и в раннем девоне. Итак, среди этих структурных признаков, в первую очередь, отмечается отсутствие корней в подземной части спорофита и наличие там ризомоидов с ризоидами; во вторую, — изотомическое ветвление надземных и подземных частей тела; далее, дифференциация коры в надземных частях на зоны, выполняющие разные функции (фотосинтетическую и механическую), и отсутствие подобной дифференциации в подземной части. Кроме того, наблюдается сходство в строении стелы в телах риниофитов и псилотофитов; наличие в паренхимных клетках коры ризомоидов гифов эндофитных грибов; и т. п. Однако, хотя в строении тела риниофитов и псилотофитов очень много сходных признаков, имеются и различия, которые возможно и явились причиной вымирания риниофитов и сохранения на Земле псилотофитов. Одной из таких причин могло быть полное отсутствие у риниофитов листообразных органов, и напротив, их теломное формирование у псилотофитов. По видимому, благодаря возникновению листьев в процессе адаптивной эволюции высших растений, значительно увеличилась продуктивность фотосинтеза, и как следствие, возросла устойчивость данного таксона в пространстве, и во времени.

Список литературы

1. Тахтаджян А.Л. Высшие растения. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 487 с.
2. Воронин Н.С. Руководство к лабораторным занятиям по анатомии и морфологии растений / Учебное пособие для студентов пед. Ин-тов. М.: Просвещение, 1972. 160 с.
3. Хржановский В.Г., Пономаренко С.Ф. Практикум по курсу общей ботаники. М.: Агропромиздат, 1989. 416 с.
4. Лотова Л.И. Морфология и анатомия высших растений. М.: Эдиториал УРСС, 2000. 528 с.
5. Жизнь растений. М.: Просвещение, 1978. Т. 4. / Под ред. И.В. Грушвицкого и С.Г. Жилина // А.Л. Тахтаджян. Отдел Псилоотовидные (*Psilotophyta*). С. 125—128.