

К. И. МЕИЕР

**Практический курс
морфологии
архегониальных
растений**

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ

**ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1982**

БР-5045

К. И. МЕИЕР

МИНИСТЕРСТВО
ВЫСШЕГО
И СРЕДНЕГО
СПЕЦИАЛЬНОГО
ОБРАЗОВАНИЯ СССР

НАУЧНО-
МЕТОДИЧЕСКИЙ
КАБИНЕТ
ПО ЗАОЧНОМУ
И ВЕЧЕРНЕМУ
ОБУЧЕНИЮ
МОСКОВСКОГО
ГОСУДАРСТВЕННОГО
УНИВЕРСИТЕТА
имени
М. В. ЛОМОНОСОВА

Практический курс
морфологии
архегониальных
растений

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ

Издание третье

ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1982

Рекомендовано
кафедрой высших растений
биологического факультета
Московского университета

Подготовлено к печати
О. Н. Чистяковой

Рецензенты:

д-р биол. наук *Р. Е. Левина*,
д-р биол. наук *Т. И. Серебрякова*

Мейер К. И.

Практический курс морфологии архегониальных
растений: Учебное пособие. — 3-е изд. — М.: Изд-
во Моск. ун-та., 1982, — 218 с.

Пособие представляет собой третье издание вышедшей в 1924 г. и
давно ставшей библиографической редкостью книги классика отечествен-
ной морфологии растений — К. И. Мейера (1881—1965). Еще при жизни
автора оно было подготовлено к переизданию. Пособие хорошо
илюстрировано. В нем подробно разбирается строение ныне живущих
и наиболее типичных представителей отделов. Для каждого объекта
дано описание его морфологии, анатомии и размножения. Предназна-
чено для студентов биологических факультетов университетов.

Константин Игнатьевич Мейер

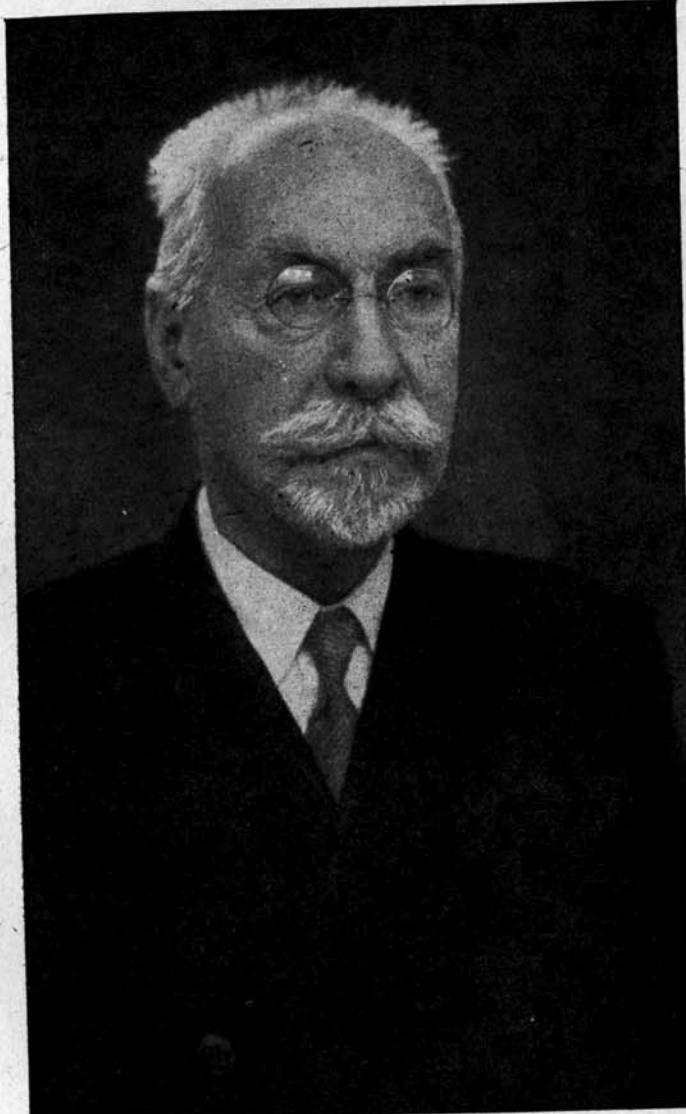
ПРАКТИЧЕСКИЙ КУРС МОРФОЛОГИИ АРХЕГОНИАЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ

Редактор *Т. А. Короткова*
Технический редактор *К. С. Чистякова*
Корректоры: *Т. А. Фомичева, Л. В. Хомченко*

Сдано в набор 02.07.81. Подписано к печати 12.01.82. Формат 60×90^{1/16}. Бумага тип
№ 3. Гарнитура литературная. Высокая печать. Усл. печ. л. 13,75. Уч.-изд. л. 13,4.
Тираж 4 000 экз. Заказ 1158. Цена 40 коп. Заказная.
Ордена «Знак Почета». Издательство Московского университета 103009,
Москва, ул. Герцена, 5/7

Типография № 8 Управления издательства, полиграфии и книжной торговли
Мосгорисполкома, Москва, Товарищеская ул., 4

© Издательство Московского университета, 1982



Константин Игнатьевич Мейер
5.V 1881 — 20.III 1965

ПРЕДИСЛОВИЕ

К этой книге очень трудно писать предисловие.

Трудно, во-первых, потому, что она прекрасно выдержала проверку временем и в течение вот уже нескольких десятилетий служит одним из основных пособий для изучения морфологии высших растений; в принципе такие книги в предисловии не нуждаются.

Во-вторых, этот «Практический курс» отмечен яркой индивидуальностью своего создателя, покойного профессора Московского университета Константина Игнатьевича Мейера (1881—1965) — одного из наиболее эрудированных, глубоких и авторитетных ботаников того недавнего прошлого, которое еще не перестало быть настоящим. Признанный классик отечественной морфологии растений, К. И. Мейер принадлежал к числу лидеров своеобразного и плодотворного научного направления, которое восходит к В. Гофмейстеру, развивалось на базе Ботанического сада и кафедры ботаники Московского университета, оставило глубокий след в истории нашей науки и получило широкую известность как школа И. Н. Горожанкина — К. И. Мейера.

Эту школу составляли исследователи, то более, как ее лидеры, то менее склонные к широким обобщениям, но именно исследователи, находившие высшую радость и получавшие наибольшее удовлетворение в наблюдении и безукоизненно точном описании нового фактического материала. Именно поэтому их научные заключения и выводы всегда были солидно аргументированы, а общие концепции вошли в золотой фонд науки. Важно также, что и сам К. И. Мейер, и его ученики были не только исследователями, но и педагогами, воспитавшими многие поколения ботаников.

Вот эти обстоятельства и определили стиль книги. В ней нет ничего лишнего, но материал отобран очень тщательно, и разобранные объекты дают возможность хорошо познакомиться с разнообразием высших растений и морфологическими особенностями всех важнейших их групп. Изложение лаконично, но описания объектов предельно точны, при-

чем — и это тоже традиция горожанкинской школы — на страницах книги как в первом, так и во втором издании отражаются все новейшие данные. С книгой очень удобно работать: автор превосходно справился с поставленной задачей — помочь разобрать «лишь то, что может увидеть рядовой работник, обладающий элементарной ботанической подготовкой, без применения сложной микроскопической техники, в домашней, если можно так выразиться, обстановке». Методические советы, касающиеся приготовления препаратов и применения тех или иных красителей, оказывают занимающемуся хорошую помощь.

Настоящее, третье издание книги подготовлено учениками и сотрудниками К. И. Мейера. Рукопись была просмотрена и исправлена в свое время самим Константином Игнатьевичем, и задача О. Н. Чистяковой при подготовке рукописи к печати состояла в том, чтобы внести в нее лишь самые необходимые изменения, сохранив в максимальной степени оригинал авторский текст.

Стремлением сохранить общий план и стиль книги продиктовано и то, что не изменена система и порядок расположения практических работ, принимавшихся К. И. Мейером: внесены только номенклатурные поправки, и названия таксонов приведены в соответствие с ныне действующим Международным кодексом ботанической номенклатуры.

Названия, употреблявшиеся во втором издании книги, указаны в скобках в качестве синонимов. Названия крупных таксонов приведены по четвертому тому книги «Жизнь растений»¹. Номенклатура мохообразных выверена по Д. К. Зерову² и В. М. Мельничку³.

Наибольшие изменения, опять-таки по желанию и настоянию автора, претерпел иллюстративный материал. Значительная часть иллюстраций заменена, но при этом все оригинальные рисунки К. И. Мейера сохранены. Новые рисунки взяты из различных руководств или выполнены заново сотрудниками кафедры.

В. Н. Тихомиров

¹ Жизнь растений. М., 1978, т. 4. 447 с.

² Зеров Д. К. Флора пециночних і сфагнових мохів України. Київ, 1964. 354 с.

³ Мельничук В. М. Определитель лиственных мхов средней полосы и юга Европейской части СССР. Киев, 1970. 441 с.

ВВЕДЕНИЕ

Предлагаемый курс имеет целью дать возможность ознакомиться практически с морфологическими особенностями группы растений, объединяемых под именем архегониальных. По своему существу наш курс является прямым продолжением и развитием курса анатомии и морфологии растений; поэтому он рассчитан на лиц, уже проработавших элементарный практический курс анатомии растений, обладающих вследствие этого знанием ее основ и достаточно искушенных в элементарной микроскопической технике, короче говоря, лиц, стоящих на уровне знаний студента-биолога второго курса. В соответствии с этим читатель не найдет в нашей книге ни описания микроскопа, ни наставлений, как с ним обращаться, ни способов приготовления срезов и т. д., т. е. всего того, о чем говорится в практикумах по анатомии растений⁴.

Материал, которым оперирует наш курс, расположен в систематическом порядке. Таким образом, мы начинаем с описания низших форм высших растений, с печеночников, и постепенно переходим к более дифференцированным. Для каждого порядка дается подробное описание одного или нескольких типичных представителей, а выбор их направлен к тому, чтобы у работающего получилось по возможности полное и правильное представление о данном порядке. Рассчитывая не только на студентов, получающих на своих занятиях материал в готовом виде, но и лиц, желающих самостоятельно проработать курс высших растений, имея в руках только наше руководство, мы старались подобрать объекты изучения так, чтобы все они, по возможности, встречались в нашей флоре и принадлежали бы к числу обычных растений. Поэтому иногда в качестве типичных представителей опи-

зываются растения, лишь с известной оговоркой могущие быть причисленными к типичным, такова, например, *Radula Dum.* Конечно, пройти вполне последовательно упомянутый принцип невозможно, особенно когда дело касается групп растений, весьма интересных с морфологической стороны, но в нашей полосе не встречающихся, например, разноспоровых плаунов или водных папоротников. В соответствии с чисто практическими заданиями мы воздерживаемся в предлагаемом курсе от изложения каких-либо теоретических обобщений и выводов, а также и от описания таких процессов развития, которые выясняются в результате специально предпринятых исследований и остаются недоступными при обычном прохождении курса. Мы ввели в эту книгу лишь то, что может увидеть рядовой работник, обладающий элементарной ботанической подготовкой, без применения сложной микроскопической техники, в домашней, если можно так выразиться, обстановке, т. е. имея в своем распоряжении микроскоп и самые простые реактивы и инструменты.

⁴ Все эти сведения можно найти, например, в «Практикуме по анатомии растений» под ред. Д. А. Транковского (3-е изд. М., 1979. 223 с.), а также в книге М. Н. Прозиной «Ботаническая микротехника» (М., 1960. 206 с.).

ОТДЕЛ BRYOPHYTA — МОХОВИДНЫЕ

Просто устроенные, лишенные корней растения, в высших своих формах расчлененные на стебель и листья, в низших — образующие стелющийся по земле таллом (слоевище). Смена поколений ясно выражена, причем главным, доминирующим поколением является половое (гаметофит); бесполое (спорофит) развито слабо и всегда соединено с гаметофитом. Половые органы — антеридии (мужские) и архегонии (женские); оплодотворение — подвижным сперматозоидом.

В настоящее время моховидные разделяются на три класса: Anthocerotopsida — антоцеротовые, Marchantiopsida (Hepaticopsida, Hepaticae) — печеночники, или печеночные мхи, Bryopsida (Musci) — листостебельные мхи, или мхи.

КЛАСС MARCHANTIOPSIDA, ИЛИ HEPATICOPSIDA, HEPATICAE — МАРШАНЦИОПСИДЫ, ИЛИ ПЕЧЕНОЧНЫЕ МХИ, ПЕЧЕНОЧНИКИ

К классу печеночных мхов, печеночников, или маршанциопсид относятся растения с дорзивентрально построенным гаметофитом или половым поколением, у которого верхняя (спинная) сторона всегда устроена иначе, чем нижняя (брюшная). У низших форм гаметофит состоит из стелющихся по земле талломов, у высших он расчленен на стебель и листья. Спорофит, или бесполое поколение представлено спорогонием, состоящим из более или менее развитой ножки и коробочки, внутри которой помимо спор образуются особые пружинки (элатеры). При прорастании спор стадия протонемы выражена слабо.

В настоящем пособии рассматриваются только некоторые порядки этого класса.

Подкласс Marchantiidae — Маршанциевые

Порядок Marchiales — Маршанциевые

К этому порядку принадлежат стелющиеся по земле формы, имеющие дорзивентральные дихотомически разветвленные талломы. На верхней стороне талломов находится ряд особых воздушных камер, снабженных иногда специальными асимилиаторами; нижняя сторона талломов снабжена брюшными чешуйками (амфигастриями) и ризоидами двух родов: простыми и язычковыми. Половые органы представлены антеридиями (мужские) и архегониями (женские), причем и те и другие обычно помещаются отдельно друг от друга, или прямо на поверхности таллома, или на особых подставках. Спорогоний у большинства форм состоит из короткой ножки и коробочки, в которой развиваются споры и пружинки; стенка коробочки однослойна. В редких случаях спорогоний бывает лишен ножки, и в нем образуются одни лишь споры. Ниже будут рассмотрены три представителя этого порядка: *Marchantia polymorpha* L. — маршанция многообразная, *Conocephalum conicum* (L.) Wigg — коноцефалум конический, *Riccia glauca* L. — риччия сизая.

Marchantia polymorpha L.

Marchantia polymorpha L. — маршанция многообразная, один из самых обычных печеночников в нашей флоре (рис. I—1). Она часто встречается по сырым местам на глинистой почве, по берегам ручьев, по канавам, охотно поселяется на выгоревших болотах и т. д., нередко образуя обширные заросли, состоящие из сплошных дерновин. Если из такой дерновины выделить отдельное растение, то можно видеть, что оно состоит из плоских стелющихся по земле талломов лентовидной формы со слегка волнистым краем. Край этот гораздо тоньше средней части таллома, выдающейся на его нижней поверхности в виде довольно резко выраженной средней жилки. На верхней стороне таллома средняя жилка видна, в виде неглубокой бороздки. Талломы ветвятся дихотомически и на конце каждого ответвления, как раз против окончания средней жилки, можно видеть небольшую выемку; здесь помещается точка роста, при помощи которой совершается рост таллома, и здесь же происходит само ветвление. С нижней стороны вдоль средней жилки таллом покрыт густым войлоком длинных тонких волосков — ризоидов. Функция ризоидов — с одной стороны, прикреплять талломы к земле, с другой, доставлять им воду и растворенные в ней соли.

Кроме ризоидов, здесь же можно видеть и так называемые амфигастрии, или брюшные чешуйки, которые пред-

ставляют собою небольшие пластиночки, окрашенные иногда в темный цвет. Они располагаются в два ряда вдоль средней жилки, по ряду с каждой стороны; кроме того, еще по два ряда амфигастрий помещается на боковых сторонах таллома. Морфологически амфигастрии рассматриваются как зачаточные листья. Присматриваясь более внимательно (в особенности применяя лупу), можно заметить, что ризоиды

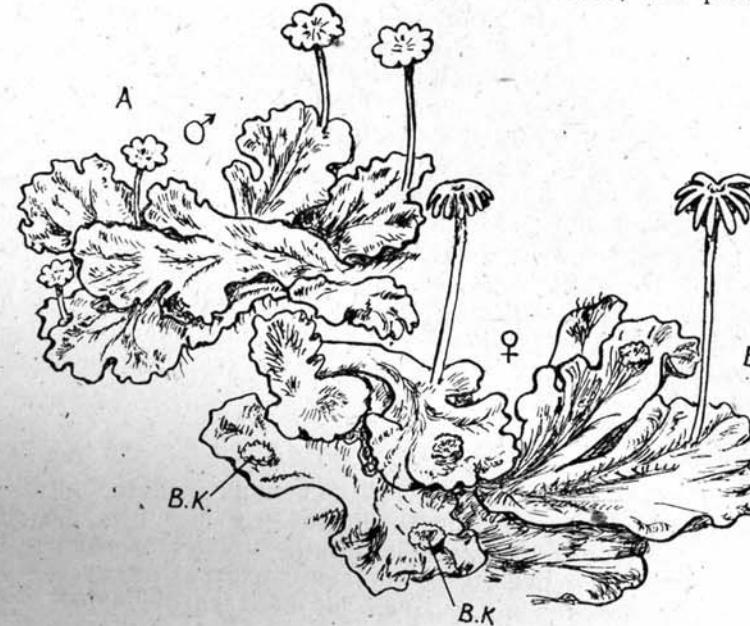


Рис. I—1. Талломы маршанции *Marchantia polymorpha*: А — с мужскими подставками, Б — с женскими подставками и выводковыми корзиночками — в.к.

не ограничиваются средней жилкой, а заходят и на боковые части таллома, но тут они тесно прижаты к нему амфигастриями. Если мы оторвем пинцетом часть ризоидов и, расправив их иголками в капле воды на предметном стекле, станем рассматривать при небольшом увеличении (около 100 раз), то увидим, что ризоиды представляют собой длинные, одноклеточные волоски, очень напоминающие корневые волоски высших растений. По внешнему виду у маршанции можно различить две довольно резко отличающиеся категории ризоидов: простые ризоиды и язычковые (рис. I—2). Простые ризоиды — это широкие волоски со сравнительно тонкими стенками. Оболочка их или совершенно гладкая или лишь очень незначительно утолщена. Язычковые ризоиды (рис. I—2, Б, В) отличаются от простых более узким диаметром и более толстыми стенками, а, главным образом, на-

личием особых выростов, отходящих от продольных стенок в полость волоска и имеющих вид язычков, треугольничков и т. д., иногда разветвленных на верхушке. Однако, между двумя крайними формами простых и язычковых ризоидов, изображенных на рис. I—2, встречаются промежуточные формы, как это можно видеть на том же рисунке. Простые ризоиды в основном располагаются по средней жилке и прямо направляются в почву. Язычковые ризоиды помещаются ближе к краям таллома и образуют небольшие тяжи, лежащие непосредственно под амфигастриями. Тяжи идут к средней жилке, где соединяются с другими такими же тяжами, сливаются вместе в один тяж, который проходит вдоль средней жилки таллома, отделяя постепенно от себя ризоиды в почву. Амфигастрии прижимают тяжи к таллому, делая их более компактными. Вследствие такого расположения ризоидов, вода движется не только по их полостям, но и в промежутках между ними, как по фитилю. Роль же амфигастрий сводится, по-видимому к тому, что они прижимают ризоиды к таллому и защищают их от высыхания.

Анатомическое строение. Внутреннее строение маршанции многообразной выясняется на поверхностных и поперечных срезах через таллом. Поверхностный (иначе горизонтальный) срез делается с верхней стороны таллома; он должен быть широким (большим) и довольно толстым. Поперечный (вертикальный) разрез проводится перпендикулярно к поверхности таллома и вместе с тем перпендикулярно к направлению средней жилки (соответственно к направлению таллома). Срезы лучше всего вести в области средней жилки, где строение таллома наиболее типично, и делать их возможно тоньше, потому что только на тонких срезах можно ознакомиться со всеми деталями строения. Талломы маршанции очень тонки, поэтому удобнее резать их в сердцевине бузины или еще лучше, сложив вместе в пучок и скав пальцами несколько талломов, делать срезы сразу через весь пучок, и все срезы класть в воду. В таком случае получается одновре-

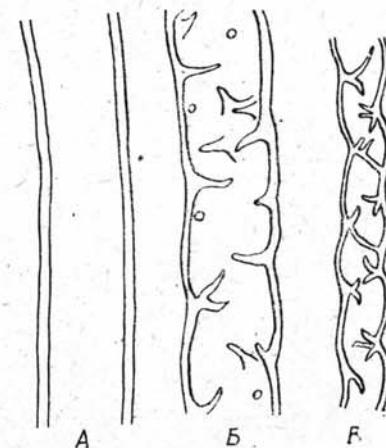


Рис. I—2. Участки ризоидов маршанции: А — простой; Б, В — язычковый

менно большое число срезов и среди них почти всегда найдутся достаточно тонкие, чтобы на них можно было разобраться во всех особенностях строения маршанции. Рассматривая при малом увеличении (60—80 раз) поверхностный срез, видно, что он весь состоит из ромбических или неправильно многоугольных темно-зеленых участков, ограниченных друг от друга светлыми линиями. По середине приблизительно каждого из них помещается довольно крупное круглое отверстие. Это — устьице. Строение этих участков выясняется на поперечных срезах, пока же мы рассмотрим ближе само устьице. Выбрав в тонком месте, на краю среза (края среза всегда бывают достаточно тонкими) отдельное устьице, при большом увеличении можно увидеть, что устьице имеет вид широкого, круглого отверстия, окаймленного кольцом узких клеток (рис. I—3). Кольцо это кажется двойным и построено

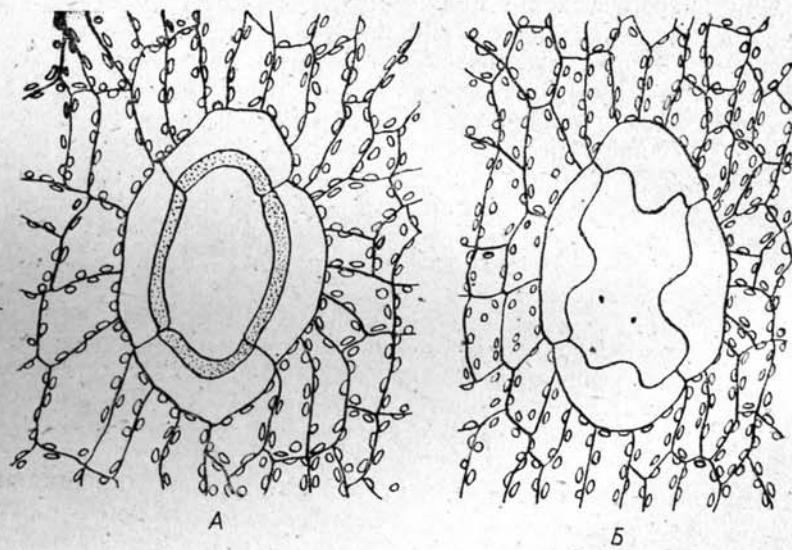


Рис. I-3. Устьице маршанции: А — на поверхности таллома (при высокой установке микрометренного винта), Б — ниже поверхности таллома (при низкой установке микрометренного винта)

ным из узких подковообразно изогнутых клеток; четыре клетки входят в состав каждого кольца. К наружному кольцу непосредственно примыкают многоугольные клетки эпидермиса, содержащие некоторое количество хлоропластовых зерен. В таком виде представляется устьице, если фокус микроскопа установлен на клетки эпидермиса. Не трудно, однако, заметить, что при вращении микрометренного винта картина устьица изменяется. Так, при поднимании трубки

микроскопа, устьице принимает форму, близко напоминающую изображенную на рис. I—3, А, при опускании получается картина, представленная на рис. I—3, Б; окаймляющие клетки становятся широкими по середине с большой выпуклостью, вдающейся в отверстие устьица. Причина такого изменения формы устьица станет нам ясна опять-таки из рассмотрения поперечного разреза таллома, к чему мы теперь и обратимся. На достаточно тонком срезе уже при малом увеличении можно заметить, что главная толща таллома состоит из прозрачной тонкостенной паренхимной ткани; верхняя же сторона таллома занята узкой ярко-зеленой полосой (рис. I—4). Полоса эта образована воздушными каме-

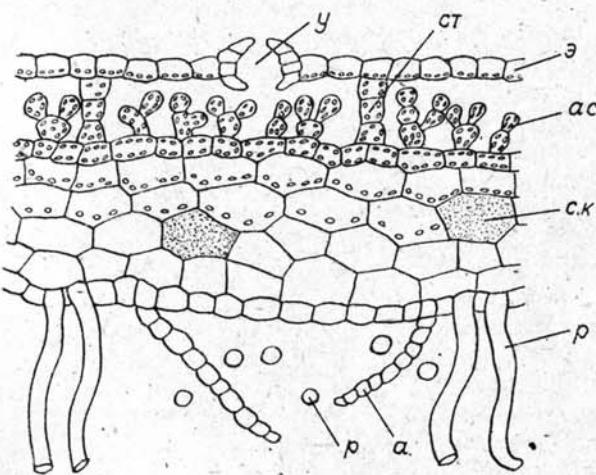


Рис. I-4. Поперечный разрез таллома маршанции:
а — амфигастрии, ac — клетки ассимиляторы,
c.k. — слизевые клетки, r — ризоиды, ст — стена
воздухоносных камер, у — устьице, э — эпидермис

рами, которые, как это видно при большом увеличении, представляют собою широкие заполненные воздухом полости, расположенные в один слой на верхней стороне таллома и отделенные друг от друга тонкими однослойными стенками; крышу их составляет верхний эпидермис. Со дна камер поднимаются особые ассимиляторы — короткие нити, иногда ветвящиеся, иногда простые, состоящие из нескольких вздутых клеточек, наполненных большим количеством хлоропластовых зерен. Ассимиляторы плотно наполняют воздушные камеры и являются главным ассимилирующим аппаратом; благодаря им воздушные камеры кажутся темно-зелеными. Камеры в очертаниях ромбической или многоугольной формы, они-то и образуют те темно-зеленые ромбические

участки, которые мы видели на поверхностных срезах, светлые же линии, разделяющие их, соответствуют стенкам между ними. Воздушные камеры сообщаются с наружной средой при помощи устьица. На разрезах, прошедших как раз через середину устьица, можно видеть, что оно представляет собою не отверстие, а короткий и довольно широкий канал, ограниченный небольшим числом клеток, расположенных друг над другом; клетки самого нижнего слоя вдаются в полость устьица. Самые же верхние — очень узки и тонки. Из этого становится понятно, почему устьице при рассмотрении сверху изменяет свою форму при поднимании и опускании трубы микроскопа. Рис. I—3, А соответствует установке фокуса на самый верхний слой, рис. I—3, Б — на самый нижний. Устьице соединено непосредственно с верхним эпидермисом, состоящим из невысоких клеток с несколько утолщенной наружной стенкой. Ниже воздушных камер помещается ткань, образованная тонкостенными паренхимными клетками. На поперечных разрезах они имеют многоугольные очертания, на продольных — особенно в области средней жилки — они немного вытянуты в длину. Содержимое их состоит из небольшого количества цитоплазмы, ядра и крахмальных зерен, более обильно отлагающихся в верхних и боковых частях таллома и в значительно меньшем количестве — в области средней жилки; кроме того, клетки верхних слоев этой ткани содержат небольшое количество хлорофилловых зерен. Стенки клеток снабжены сетчатыми утолщениями, особенно заметными в краевых частях таллома и в средней жилке на продольных разрезах. Рассматривая паренхимную ткань, можно заметить в отдельных клетках темные неправильные тела, занимающие почти всю их полость. Это — так называемые масляные тела, весьма характерные образования для печеночников вообще и в частности для маршанции. Они имеют белковую основу, в которую вкраплены капли масла и дубильных веществ. Кроме того, имеются так называемые слизевые клетки, т. е. клетки паренхимной ткани, наполненные слизью, образовавшейся из их содержимого. На нижней стороне таллома паренхимная ткань довольно постепенно переходит в нижний эпидермис, ограничивающий таллом с нижней поверхности, от которого отходят ризоиды и амфиастрии. Амфиастрии, как это видно из поперечных разрезов через них, большею частью однослойные пластинки, иногда ближе к основанию становящиеся двуслойными.

Вегетативное размножение. Для вегетативного размножения маршанции служат специальные выводковые почки, или выводковые тельца, развивающиеся в особых выводковых корзинках. Выводковые корзинки имеют форму небольших круглых чашечек с отвороченным и зазубренным краем. Помещаются они на верхней стороне таллома (рис.

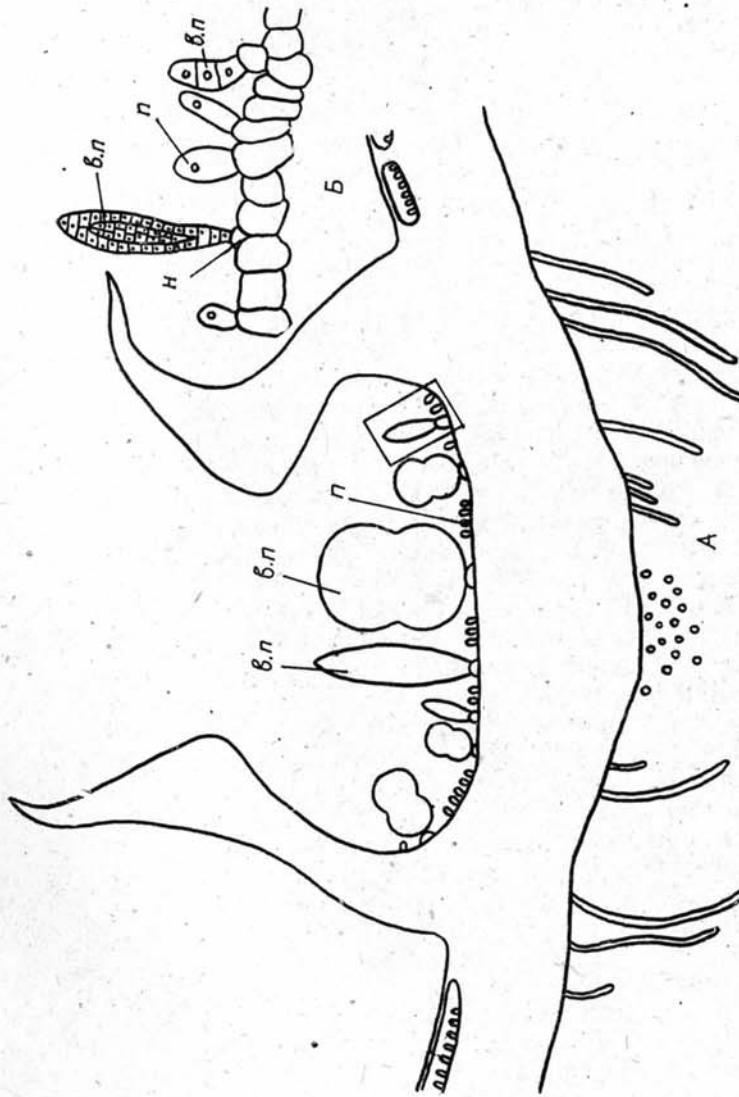


Рис. I—5. Разрез выводковой корзинки маршанции: А — схема, Б — участок при большом увеличении; н — выводковые почки, Б.п — паразифы почки

Г—5). Если сделать через такую выводковую корзинку вертикальный разрез, т. е. разрез, проходящий перпендикулярно к поверхности таллома, то можно увидеть, что со дна корзинки в большом количестве поднимаются выводковые почки различной величины и на различных стадиях развития. Вполне сформированная выводковая почка представляет собой многоклеточное сплющенное линзообразное тельце, на двух противоположных сторонах которого находится по выемке; здесь помещаются точки роста будущих талломов. В средней части выводковая почка состоит из нескольких слоев клеток, по краям же она — однослойная. Клетки, ее образующие, содержат большое количество хлорофилловых зерен, а некоторые из них крупные масляные тела. Выводковая почка прикреплена ко дну корзинки коротенькой прозрачной ножкой, состоящей из одной клеточки. Ножка эта легко разрушается, вследствие чего выводковая почка становится свободной и получает возможность высеваться из выводковой корзинки. Попадая на сырую землю, выводковые почки легко прорастают, причем новые талломы растут в двух противоположных направлениях, соответственно точкам роста. Рядом со взрослыми выводковыми почками тут же на дне корзинки можно найти и различные стадии их развития. Выводковая почка, как можно при этом убедиться, развивается из поверхностной клетки таким образом, что эта поверхностная клетка дает выпуклую, которая отделяется поперечной перегородкой. Отделившаяся клетка, в свою очередь, делится поперек на две: нижняя более не делится и образует одноклеточную ножку; в верхней же появляются перегородки в трех взаимно перпендикулярных направлениях, в результате чего получается многоклеточная выводковая почка.

На дне корзинок также помещаются многочисленные парифизы — бесцветные, слизевые, одноклеточные волоски. Содержимое их превращается в слизь, которая, поглощая пары воды из воздуха, легко разбухает; роль ее сводится к защите выводковых почек от высыхания. Помимо этого слизь, сильно взбухая, выходит из корзинки, увлекая с собой и выводковые почки. Этим облегчается их рассеивание.

Вегетативное размножение происходит также при отделении и отмирании старых участков таллома, вследствие чего отдельные ветви его дают начало новым индивидуумам.

Половое воспроизведение. Органами полового воспроизведения являются антеридии — мужские половые органы — и архегонии — женские. Маршанция — растение двудомное, поэтому антеридии и архегонии располагаются на разных талломах. Антеридии и архегонии помещаются на так называемых подставках, являющихся специализированными измененными частями талломов. Мужская, или ан-

теридиальная подставка представляет собою диск с вырезанными краями, сидящий на более или менее длинной ножке (см. рис. I—1). У молодых подставок ножка очень коротка и сам диск мал, со временем он сильно разрастается; значительно вытягивается и ножка. Точки роста находятся в выемках подставки, таким образом наиболее молодые антеридии располагаются ближе к периферии подставки. Со строением подставки и антеридиев можно познакомиться на разрезах, проведенных вертикально через диск подставки, перпендикулярно к его поверхности. Рассматривая диск невооруженным глазом, можно заметить, что поверхность его покрыта небольшими бугорками или бородавочками, причем эти бородавочки располагаются преимущественно вдоль лопастных вырезов. Разрезы через диск покажут (рис. I—6),

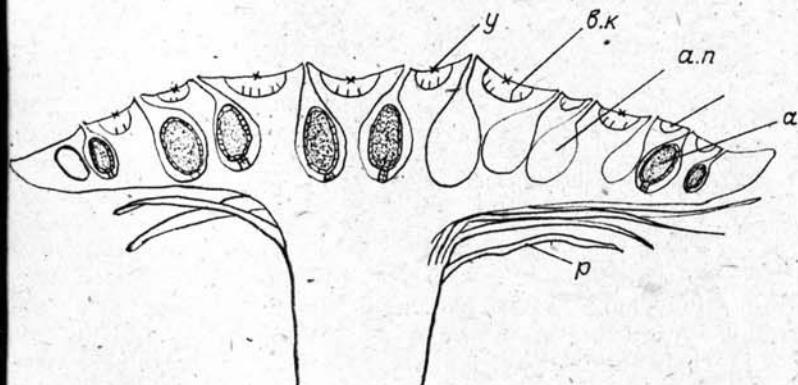


Рис. I—6. Схема вертикального разреза мужской подставки маршанции: *v.k.* — воздухобносная камера, *a* — антеридий, *a.p.* — антеридиальная полость, *p* — ризоиды, *y* — устьице

что под каждой бородавочкой находится довольно обширная овальная полость, которая сообщается с поверхностью диска узким каналом, открывающимся на вершине бородавочки. Это — антеридиальная полость. Внутри нее на дне помещается антеридий и короткие слизевые волоски. Антеридий (рис. I—7) представляет собою довольно крупное эллипсоидальное тело, сидящее на короткой многоклеточной ножке. Он одет однослойной стенкой, образованной таблитчатыми прозрачными клетками; внутренность же его заполнена мелкими кубическими клетками, очень богатыми содержимым и оттого кажущимися темными. Это — спермагенные клетки, дающие впоследствии начало движущимся сперматозоидам. Сама подставка обнаруживает строение, аналогичное вегетативному таллому. В ней на верхней

стороне находятся такие же воздушные камеры с ассимиляторами и сложными устьицами; ниже камер лежит ткань, напоминающая проводящую; на нижней поверхности диска мы найдем амфигастрии и ризоиды (по преимуществу язычковые). Кроме того, в ножке подставки проходят два продольных канала, заполненные язычковыми ризоидами. Каналы эти легко можно видеть на поперечных разрезах через ножку.

Женская подставка (рис. I—1, I—8, I—9) имеет форму многолучевой звезды, сидящей на более или менее развитой ножке. Величина как самой звезды, так и несущей ее ножки, всецело зависит от возраста подставки. В молодости, когда на подставке имеются лишь неоплодотворенные архегонии, звезда мала и лучи ее прижаты к ножке; но по мере созревания архегониев и развития спорогониев, звездочка разрастается, ножка удлиняется, а лучи распрямляются и затем загибаются кверху. Архегонии закладываются на

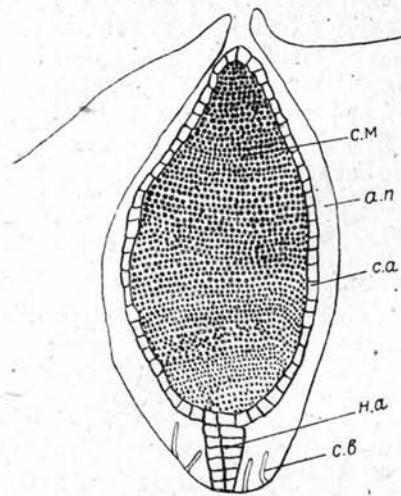


Рис. I—7. Антеридий маршанции:
а.п — антеридиальная полость, с.а —
стенка антеридия, с.м — спермагенная
масса, с.в — слизевые волоски

да на подставке имеются лишь неоплодотворенные архегонии, звезда мала и лучи ее прижаты к ножке; но по мере созревания архегониев и развития спорогониев, звездочка разрастается, ножка удлиняется, а лучи распрямляются и затем загибаются кверху. Архегонии закладываются на

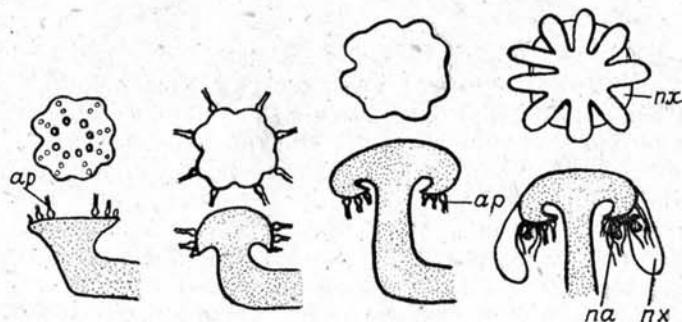


Рис. I—8. Схема развития женской подставки маршанции:
ар — архегоний, па — перианций, px — перихеций

верхней стороне подставки между лучами, затем эти участки с архегониями загибаются вниз, и архегонии оказываются расположеными на нижней стороне подставки, шейками

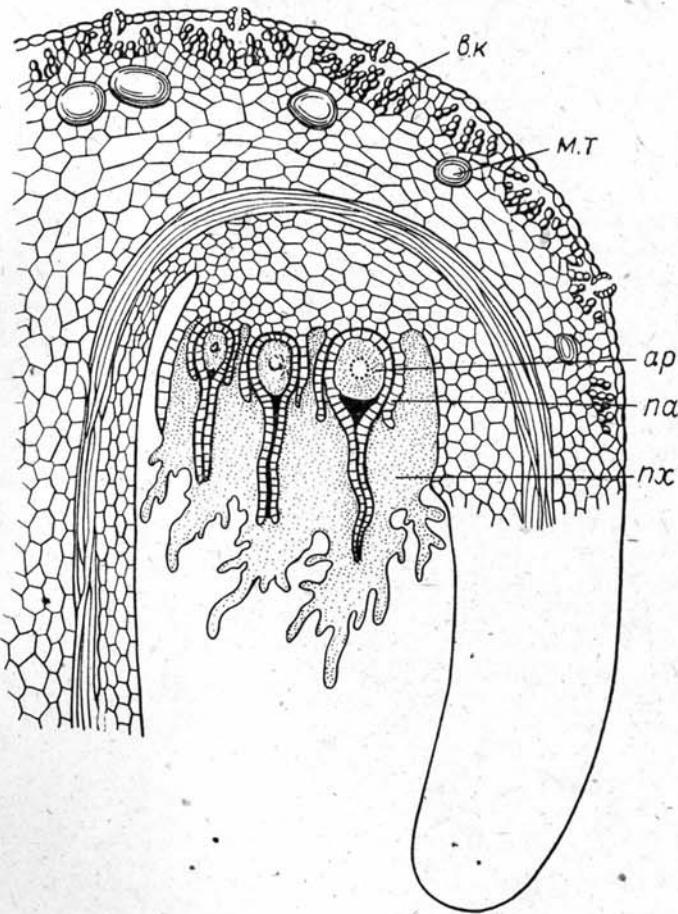


Рис. I—9. Вертикальный разрез через женскую подставку маршанции:
ар — архегоний, в.к — воздушные камеры, м.т — масляное тело,
па — перианний, px — перихеций

вниз; чем архегоний моложе, тем ближе он расположен к ножке подставки. Архегонии сидят на подставке группами, их окружает покрывало (*indusium*), перихеций (*perichegium*) из прозрачной ткани с сильно изрезанным баумгартовым краем (рис. I—9, см. рис. I—12). Для ознакомления с

архегониями необходимо делать вертикальные разрезы через подставки, стараясь вести их через середину звезды и оставляя в стороне сами лучи. При этом удобнее выбирать для срезов подставки средней величины, так как в этом случае на ней попадутся как архегонии, так и спорогонии на различных стадиях развития. Ближе к центру подставки находятся архегонии — неоплодотворенные и оплодотворенные, ближе к периферии — спорогонии на различных стадиях развития, чем ближе к периферии, тем старше. Готовый к оплодотворению архегоний — орган бутыльчатой или колбообразной формы, нижняя часть которого носит название брюшка, верхняя же, тонкая — шейка (рис. I—9, I—10, A). В по-

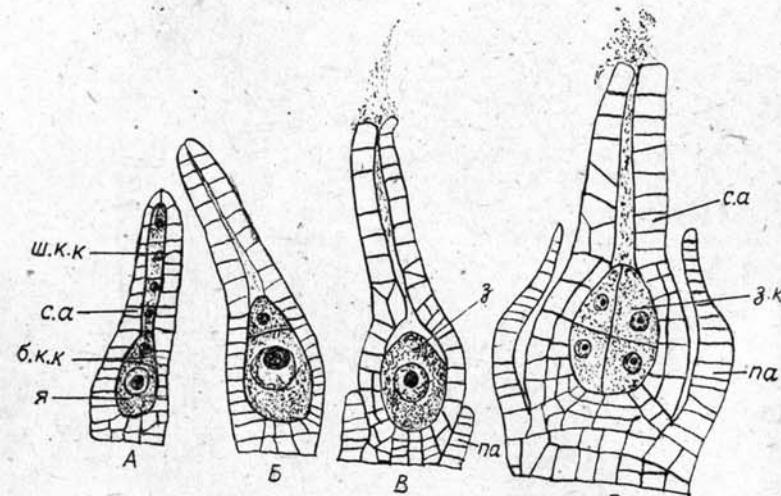


Рис. I—10. Архегонии маршанции в продольном разрезе: А — молодой, Б — зрелый, В, Г — после оплодотворения; с.а — стенка архегония, ш.к.к — шейковые канальцевые клетки, я — яйцеклетка, з.к — зародыш в стадии квадрантов, па — периант, б.к.к — брюшные канальцевые клетки

ности брюшка лежит одна крупная шарообразная клетка — яйцеклетка (яйцо). Она имеет очень густую, плотную цитоплазму, в центре которой помещается крупное ядро, видимое даже без всякой обработки. Шейка архегония открыта на верхушке в виде воронки и сквозь нее проходит узкий канал, ведущий в полость брюшка, к яйцеклетке. У молодого архегония шейка на верхушке закрыта, а канал заполнен клетками, располагающимися по нему в один продольный ряд, это — шейковые канальцевые клетки. Непосредственно над яйцеклеткой лежит крупная канальцевая

клетка — брюшная канальцевая клетка. Ко времени окончательного созревания и открывания архегония все канальцевые клетки расплюются и образуют слизь, заполняющую собой канал архегония (рис. I—10, В). Через эту слизь проникает в архегоний сперматозоид и, сливаясь с яйцеклеткой, оплодотворяет ее. Оплодотворение совершается в сырую погоду, во время дождя или обильной росы. Вместе с архегониями на тех же срезах можно встретить и разные стадии развития спорогония (спорогона), как, например, стадию квадрантов (рис. I—10, Г), на которой зигота двумя взаимно перпендикулярными перегородками разбита на 4 клетки, или уже многоклеточные зародыши. Такой зародыш — шарообразной формы и построен из мелких клеток. Снаружи он одет довольно толстым слоем ткани, так называемым колпачком (*calyptra*), который развивается из сильно разрастающейся стенки брюшка архегония; шейка архегония в образовании колпачка участия не принимает, а остается на вершине его в виде небольшого придатка. Кроме того, молодой спорогоний со всех сторон окружен прозрачным мешком, это — периант, или периант (*perianth*) (рис. I—11). Он закладывается ко времени оплодотворения у основания архегония в виде кольцевого выроста (рис. I—10),

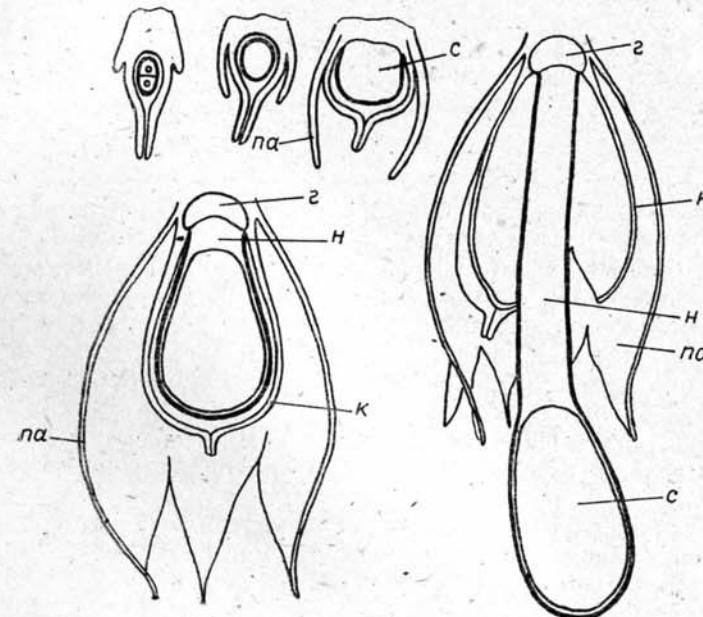


Рис. I—11. Схема развития спорогония маршанции: с — спорангий, н — ножка, к — колпачок, г — гаустория, па — периант

который затем постепенно разрастается и превращается в широкий прозрачный мешок, одевающий спорогоний. Взрослые спорогонии следует изучать на крупных старых подставках, сидящих на длинных ножках. Лучи у таких подставок загнуты вверх. На нижней стороне их спорогонии видны уже простым глазом в виде мелких шариков (рис. I—12).

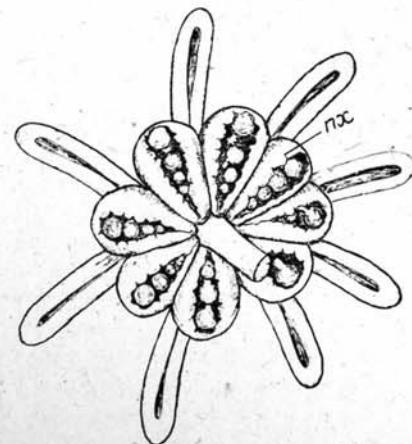


Рис. I—12. Подставка с молодыми спорогониями маршанции. Вид снизу: px — перихеций, перианций еще не виден

герием.. Кроме того, весь спорогоний одет широким складчатым перианцием (рис. I—11). Если такой спорогоний раздавить, осторожно нажав на покровное стекло обратным концом препаровальной иглы, можно видеть, что из коробочки выходит масса спор, перемешанная с элатерами или пружинками. Спора маршанции гаплоидна, она представляет собою клетку округлого тетраэдрической формы, с двумя оболочками: толстой наружной и тонкой внутренней, плотно прилегающей к внешней и поэтому незаметной. Внутри споры видны капли масла, небольшое количество цитоплазмы и иногда ядро.

Пружинки — длинные, тонкие нитевидные клеточки с двумя спиральными утолщениями, идущими по внутренней поверхности навстречу друг другу и окрашенными в желтый цвет. При образовании пружинок не происходит редукционного деления и они остаются диплоидными. Пружинки играют роль при рассеивании спор, разрывая массу их и тем помогая им высеванию. Если спорогоний был недостаточно зрел,

вынуть осторожно иглой один из них и рассматривать его при малом увеличении, то можно различить следующие составные части спорогония. Главную массу его образует темная овальная (правильнее эллипсоидальная) коробочка, переходящая в светлую ножку (*seta*); основание ножки довольно сильно вздуто и образует так называемую гаусторию с помощью которой вес спорогоний прикрепляется к ткани подставки. Вокруг ножки и нижней половины коробочки можно заметить тонкую прозрачную оборку, это — остаток колпачка, прорванного разрастающимся споро-

из коробочки при раздавливании ее выходят материнские клетки спор, соединенные в цепочку или тетрады. Пружинки в таких случаях представляются в виде нитей еще без спиральных утолщений.

Для изучения полового воспроизведения маршанции можно пользоваться свежим живым материалом; но, пожалуй, удобнее для этой цели предварительно зафиксировать его спиртом, так как такой затвердевший от действия спирта материал режется гораздо лучше и с него легче получать тонкие срезы. Для фиксации мужские и женские подставки различного возраста кладут на 12—24 часа в крепкий спирт (90—95°). Для обнаружения возможно больших деталей очень полезно рассматривать срезы не в воде, а в глицерине. Однако класть прямо в глицерин только что приготовленные срезы не рекомендуется, так как глицерин сильно сжимает их и искажает картину. Вследствие этого срезы необходимо переводить в глицерин постепенно. Это можно сделать следующим образом: к препарату, лежащему в воде, к краю покровного стекла прибавляют каплю глицерина, и в таком виде препарат оставляют на несколько часов. По мере испарения воды глицерин будет проникать под покровное стекло и пропитывать срез. Для приготовления постоянных препаратов можно рекомендовать заключение срезов в глицерин-желатину, как один из наиболее удобных способов.

Прорастание спор. Попадая в подходящие условия, споры маршанции начинают прорастать; чтобы наблюдать прорастание их, необходимо споры из лопнувшего уже (желтого) спорогония высевать на сырую землю. Для посева можно брать обыкновенную садовую почву, наполнить ею небольшой сосуд (маленький цветочный горшок, чашку и пр.) и все время после посева поддерживать во влажном состоянии, поливая водой и прикрывая сверху стеклянной пластинкой.

В качестве субстрата для посева спор не только маршанции, но и спор других печеночников, мхов и папоротникообразных можно также рекомендовать агар-агар. Для приготовления этой среды к питательному раствору Кнопа или Успенского прибавляют 1—2%-ный агар-агар и оставляют на 2—3 часа для того, чтобы агар разбух; после этого смесь нагревают на водянной бане или просто на слабом огне до тех пор, пока агар-агар совершенно не растворится. Горячий еще раствор агар-агара наливают тонким слоем в чашку Петри или кристаллизатор, а за отсутствием таковых на стеклянное блюдце. После затвердения и полного остывания агар-агара, на поверхности его высевают споры. Через 2—3 дня споры начнут прорастать. Агар-агар представляет то преимущество, что, во-первых, не требует поливки, так как всегда сохраняет в себе достаточное количество влаги (кристаллизатор или блюдце надо прикрыть стеклом), во-вторых, благо-

даря относительной прозрачности его, можно наблюдать прорастание спор непосредственно под микроскопом, при малом увеличении.

Прорастание споры начинается с того, что спора взбухает и становится шарообразной; в ее содержимом ясно выступают хлорофилловые зерна, присутствовавшие до сих пор в виде пропластид, масло исчезает. Вскоре внешняя оболочка разрывается большей частью неправильной линией, и содержимое споры, одетое тонкой внутренней оболочкой, выступает через разрыв в виде сосочки, который быстро увеличиваясь, принимает форму короткой трубочки с хлорофилловыми зернами в ее внутреннем содержимом. Эта трубочка (протонема) растет в длину и направляется прямо вверх к поверхности почвы; длина ее зависит от глубины, на которую упала при посеве спора. Как только трубочка достигает поверхности, конец ее несколько вздувается и отделяется поперечной перегородкой; при дальнейших делениях образуется стелющаяся по поверхности почвы нить. Число клеток протонемы зависит от условий — во влажных условиях она длиннее. Ее клетки нередко имеют неправильную вздутую форму. На верхушке протонемы образуются перегородки и она, постепенно превращается в пластинку сначала неправильной, а затем сердцевидной формы. Пластина часто приподнимается перпендикулярно нити. На ее переднем широком конце в выемке помещается точка роста. Пластина становится многослойной благодаря горизонтальным перегородкам. Ризоиды сначала развиваются из клеток, ближайших к протонеме, или, иногда, даже из самой протонемы, а затем из краевых и нижних клеток пластиинки. Протонема очень недолговечна и быстро отмирает. Разрастаясь все дальше, пластина постепенно превращается в таллом маршанции (рис. I—13).

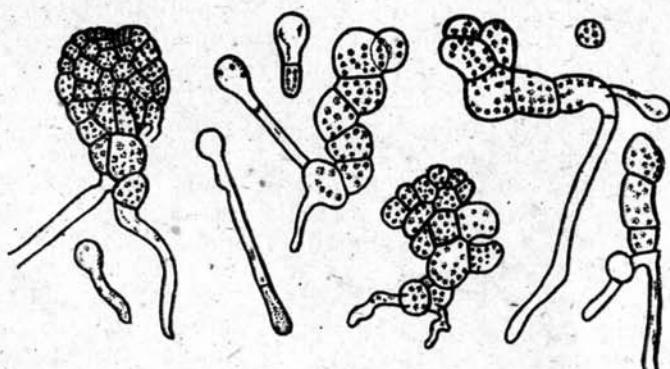


Рис. I—13. Прорастание спор и образование таллома маршанции (ориг.).

Conocephalum conicum (L.) Wigg. (Fegatella conica Corda)

Conocephalum conicum (L.) Wigg.—коноцефалум конический, наравне с маршанцией — один из самых обычных печеночников нашей флоры. Он встречается по сырым местам, главным образом по берегам ручьев и речек, образуя нередко сплошные заросли, спускающиеся к воде, имеет, как и маршанция, лентовидные дихотомически разветвленные талломы, стелющиеся по земле (рис. I—14). Талломы коноцефалума

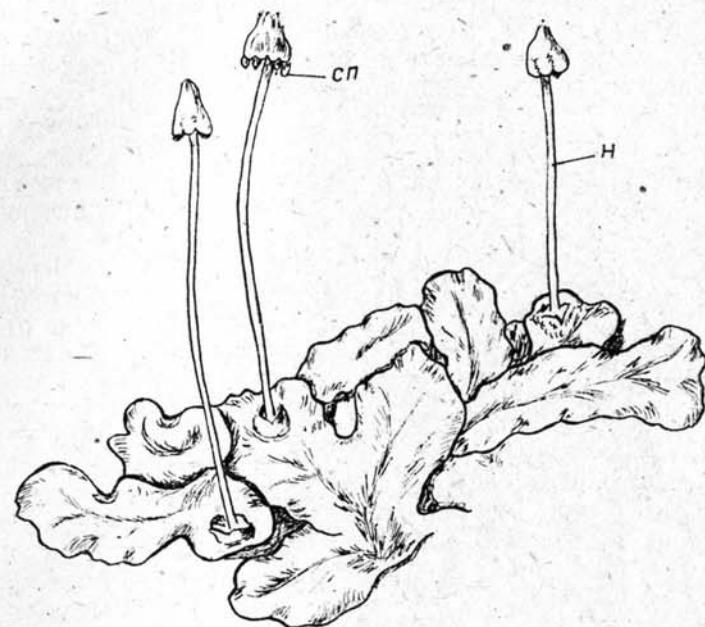


Рис. I—14. Таллом коноцефалума конического *Conocephalum conicum* с женскими подставками:
н — ножка подставки, сп — спорогонии

довольно легко отличить от маршанции по полному отсутствию выводковых корзинок и по четкому ромбическому рисунку на верхней поверхности, которая кажется разграфленной тонкими линиями на очень мелкие ромбики с круглой точкой по середине каждого из них. Ромбики соответствуют воздушным камерам, а точки — устьицам. На нижней поверхности таллома резко выдается средняя жилка с ризоидами (простыми и язычковыми) и амфигастриями.

Анатомическое строение. В своем анатомическом строении талломы коноцефалума по общему расположению тканей весьма напоминают маршанцию. На тонких поперечных сре-

зах через его талломы видно, что с верхней поверхности они покрыты эпидермисом, под которым помещается слой воздушных камер, кажущийся темно-зеленым от клеток-ассимиляторов; под слоем воздушных камер лежит ткань, ограниченная с нижней стороны также эпидермисом с отходящими от него ризоидами и амфигастриями. Рассмотрим более детально все части таллома. Верхний эпидермис состоит из невысоких, прозрачных клеточек, содержащих небольшое количество хлорофилловых зерен. На поверхностных горизонтальных срезах видно, что клетки эпидермиса имеют не правильно многоугольные очертания. На тех же поверхностных срезах можно увидеть и устьице, находящиеся в верхнем эпидермисе над каждой камерой.

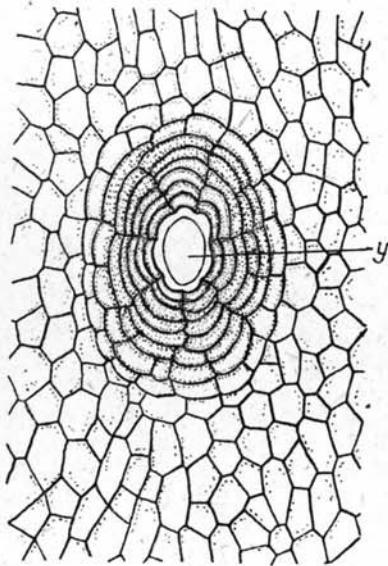


Рис. I-15. Поверхность таллома коноцефалума:
у — устьице

Воздушные камеры представляют собой обширные полости ромбических очертаний, разделенные однослойными стенками. Со дна камер поднимаются многочисленные ассимиляторы, которые, как и у маршанции, состоят из ветвистых нитей, обильно снабженных хлорофилловыми зернами. Верхушки ассимиляторов вытянуты в короткий заостренный на вершине бесцветный волосок. Такого рода ассимиляторам придают значение специальных испарителей воды (коноцефалум — форма гигрофильная, живущая в сырых, богатых парами воды местностях, следовательно, с затрудненным ис-

парением). Под воздушными камерами лежит слой паренхимы, составляющий главную толщу таллома; она построена, как и у маршанции, из тонкостенных плотно соединенных между собой клеток, с довольно большим количеством крах-

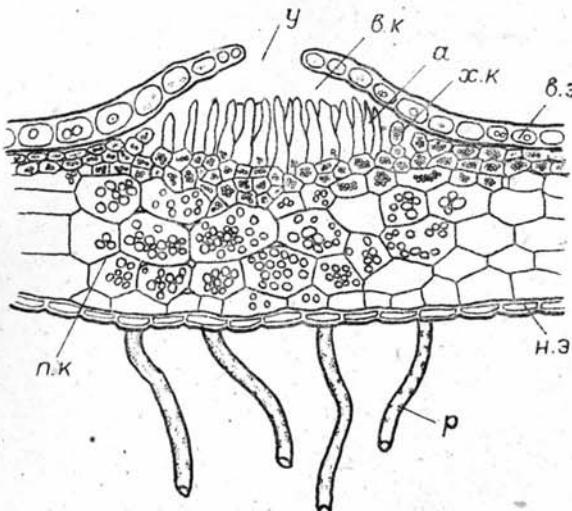


Рис. I-16. Вертикальный (поперечный) разрез таллома коноцефалума (ориг.):
в.э — верхний эпидермис, в.к — воздухоносная камера, у — устьице, а — ассимиляторы, х.к — хлорофиллоносные клетки, п.к — паренхимные клетки с крахмальными зернами, н.э — нижний эпидермис, р — ризоиды

мальных зерен и немногими хлорофилловыми зернами (в верхних слоях). Некоторые клетки паренхимы содержат крупные масляные тела. Кроме того, в области средней жилки на поперечных разрезах можно заметить широкие крупные отверстия. Это поперечные сечения так называемых слизевых ходов — каналов, идущих вдоль таллома и заполненных слизью. На срезах некоторых талломов бросаются в глаза (при малом увеличении) обширные участки ткани, образованной клетками со стенками, окрашенными в красновато-бурый цвет. Эти клетки заполнены сероватым густым содержимым. Рассматривая их при большом увеличении на достаточно тонких срезах легко заметить, что в их полостях помещаются извитые тонкие и толстые нити. Это — гифы гриба, вступающего в симбиоз с коноцефалумом. Гифы врастают в ткань таллома и поселяются в его клетках, занимая нередко обширные участки. Взаимоотношения между грибом и пе-

ченочником еще точно не выяснены. Невооруженному глазу участки, занятые грибом, кажутся красно-черными точками. С нижней поверхности таллом ограничен нижним эпидермисом с амфигастриями и ризоидами, простыми и язычковыми. Они такого же строения, как и у маршанции.

Половое воспроизведение. Органы полового воспроизведения — антеридии и архегонии — помещаются на специальных подставках, являющихся видоизмененными системами талломов (сложная подставка). Антеридиальные или мужские подставки (рис. I—17) лишены ножек; они помещаются прямо на талломе, располагаясь на концах его лопастей. По строению своему они весьма напоминают мужские подставки маршанции. Вертикальные срезы через них покажут, что внутри мужской подставки находится ряд овальных полостей, сообщающихся с поверхностью подставки узкими каналами. Каждая полость заключает в себе антеридии такого же строения, как у маршанции.

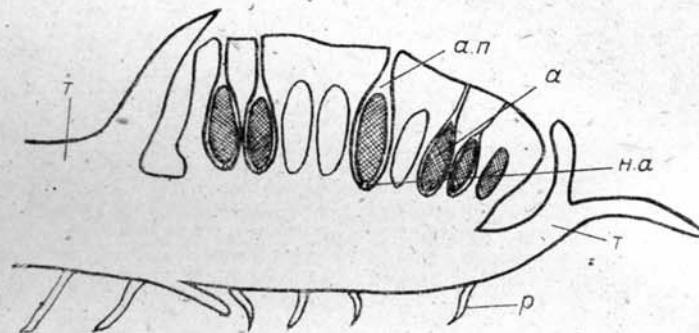


Рис. I—17. Разрез мужской подставки коноцефалума:
а.п — антеридиальная полость, а — антеридий, н.а — ножка антеридия, т — таллом, р — ризоиды

Архегониальные, или женские подставки коноцефалума имеют форму конусов, сидящих по краям или на конце таллома на очень короткой тонкой ножке. Они имеют то же строение, что и вегетативный таллом. В женской подставке находятся воздушные камеры с ассимиляторами и устьицами, проводящая ткань, амфигастрии и ризоиды, а в ножке — два канала (бороздки), наполненные ризоидами. Интересно отметить, что устьица на женских подставках сложные, типа устьиц маршанции. На нижней поверхности подставки (на основании конуса) в особых углублениях сидят 6—8 архегониев, отличающихся длинными шейками, загибающимися через край подставки кверху. Такая форма ар-

хегония облегчает ему улавливание сперматозоида при оплодотворении.

Из оплодотворенной яйцеклетки архегония развивается спорогоний (спорогон), который состоит из большой коробочки, наполненной спорами и пружинками, хорошо выраженной ножки и сильно развитой гаустории, или присоски. Клетки коробочки снабжены утолщениями, играющими роль при разрывании ее. Весь спорогоний одет колпачком (разрастающаяся стенка брюшка архегония). В Московской области подставки коноцефалума образуются в начале июля, примерно в это же время совершается оплодотворение, а все последующее время вегетационного периода идет на развитие спорогония. К концу августа или началу сентября спорогоний вполне сформирован и принимает вид, представленный на рис. I—18. Женская подставка в это время по-прежнему мало выдается над талломом и сидит на очень короткой ножке. В таком виде она идет под снег и зи-

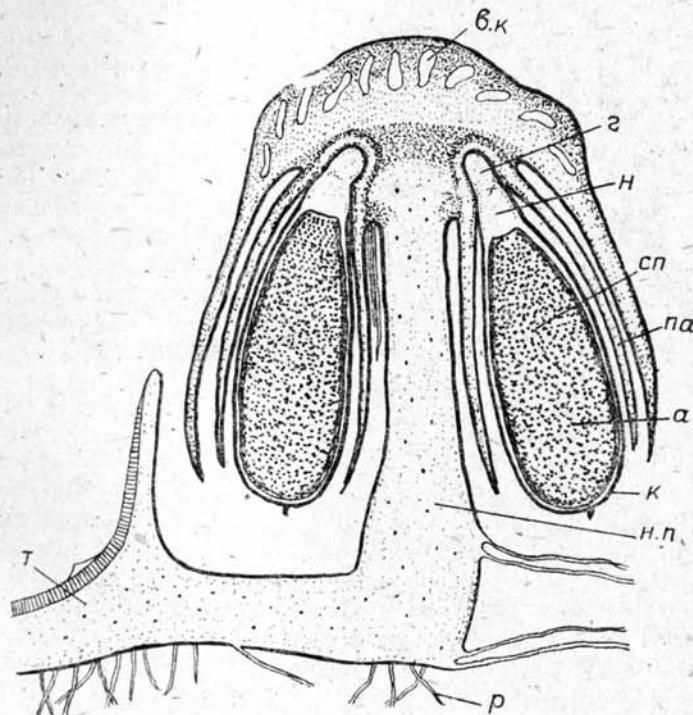


Рис. I—18. Разрез женской подставки коноцефалума со спорогониями:
в.к — воздухоносные камеры, сп — спорогоний, н — ножка спорогония, н.п — ножка подставки, г — гаустория, па — перианций, к — колпачок, т — таллом, р — ризоиды

мут. Весною же ножка подставки быстро и очень сильно вытягивается, достигая в течение 2—3 дней длины 3—4 см. В то же время сильно удлиняется и собственно ножка спорогония, вследствие чего коробочка прорывает колпачок и выставляется из подставки. Далее следует разрыв коробочки и высевание спор. Прорастание спор коноцефалума начинается уже внутри коробочки и из них образуются овальные многоклеточные тела.

Riccia glauca L.

Riccia glauca L.— риччия сизая, в нашей флоре довольно часто встречается на сырой глинистой почве, по канавам, на пашнях и т. д. Она имеет форму небольшой розетки серовато-зеленого цвета, составленной из дихотомически разветвленных коротких и довольно толстых лопастей, радиально расходящихся от центра (рис. I—19). На конце каждого ответвления таллома помещается выемка, в которой находится точка роста.

Анатомическое строение. По своему анатомическому строению риччия довольно значительно отличается от рассмотренных выше маршацциевых тем, что у нее нет резко дифференцированных воздушных камер. На поперечных разрезах таллома видно, что главная масса его образована тканью, состоящей из паренхимных тонкостенных клеток,



Рис. I—19. Таллом с подставками риччии *Riccia glauca*: п — подставка

наполненных крахмальными зернами (рис. I—20). Масляных тел у ричии нет. С нижней поверхности таллома свешиваются ризоиды (простые и язычковые) и брюшные чешуйки (амфигастрии). На верхней же стороне вместо воздушных камер помещаются нитевидные выросты, построенные из одного ряда клеток, густо заполненных хлорофилловыми зернами; верхние клетки их шарообразно вздуты и более прозрачны, чем остальные, вследствие малого количества хлорофилловых зерен, в них находящихся. Выросты эти помещаются настолько близко друг от друга, что верхушечные вздутые клетки их плотно соприкасаются, образуя своего рода эпидермис. Промежутки между выростами заполнены воздухом.

Половое воспроизведение. Подставок у ричии не образуется. Архегонии и антеридии сидят непосредственно на талломе, помещаясь в небольших углублениях и располагаясь по нему без всякого порядка, чаще ближе к центру розетки.

Строение антеридиев и архегониев (рис. I—21) — типичное. Из оплодотворенных архегониев возникают спорогонии, которые во взрослом своем состоянии просвечиваются через ткань таллома; в виде мелких темных шариков. Главные особенности спорогония таковы: 1) он совершенно лишен ножки и состоит из одной лишь коробочки и 2) в нем полностью отсутствуют пружинки или заменяющие их стерильные клетки; в коробочке образуются исключительно споры. Коробочка имеет однослоистую стенку, но уже ко времени образования тетрад и даже несколько раньше стенка эта расплывается, и споры (соответственно тетрады) лежат в полости, ограниченной лишь колпачком (рис. I—22). Высеваются споры вследствие раз-

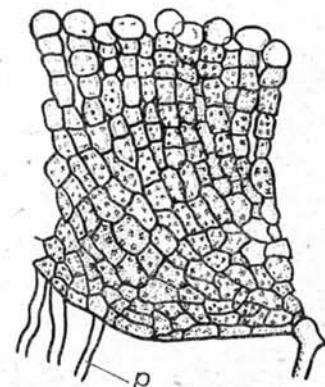


Рис. I—20. Разрез таллома ричии (ориг.): р — ризоиды

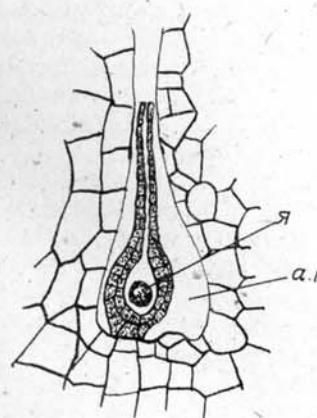


Рис. I—21. Архегоний ричии (ориг.): а.п — архегониальная полость, я — яйцеклетка

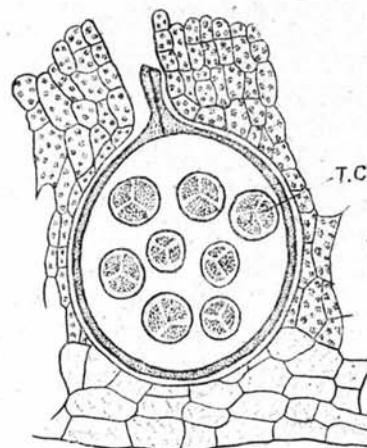


Рис. I—22. Поперечный разрез таллома ричии со спорогонием (ориг.): т. с. — тетрады спор

рушения ткани колпачка. Споры очень крупные, одеты черной неровной (ячеистой) оболочкой.

* * *

Мы рассмотрели выше несколько представителей подкласса Marchantiidae и из их сравнения нетрудно увидеть, что все они обладают различной степенью сложности как в своем вегетативном строении, так и в расположении половых органов.

Маршанция является наиболее высоко организованной формой: в ее талломах мы находим резко дифференцированные воздушные камеры, ассимиляторы, сложные устьица. Органы размножения у нее помещаются на специальных подставках, являющихся видоизмененными системами талломов. Коноцефалум имеет на талломах простые устьица и сидячие мужские подставки, тогда как женские подставки не уступают по сложности подставкам маршанции. У риччиантеридин и архегонии разбросаны по таллому без определенного порядка, спорогоний лишен ножки и содержит только споры, в талломе нет резко выраженного слоя воздушных камер.

Подкласс Jungermanniidae — Юнгерманниевые

К этому подклассу принадлежат талломные и олиственые формы простого анатомического строения. Его представители составляют большую часть всех печеночников (около 50 семейств и 5000 видов). Ранее весь подкласс Jungermanniidae — юнгерманниевых считался одним порядком Jungermanniales с двумя подпорядками Jungermanniale anakrogynae — талломных, или анакрогинных юнгерманний и Jungermanniales akrogynae — листостебельных, или акрогинных юнгерманний.

Три порядка подкласса Metzgeriales, Takakiales и Haplophytales — метцериевые, такакиевые и гапломитриевые приблизительно соответствуют анакрогинным юнгерманниям, а порядок Jungermanniales — юнгерманниевые — акрогинным юнгерманниям.

Порядок Metzgeriales — Метцериевые

К порядку метцериевых (анакрогинных юнгерманний) относятся как талломные, так и олиственные формы. Характерным признаком для них является то, что при образовании архегониев, и соответственно спорогониев у них не участвует точка роста; они возникают независимо от нее, и рост побе-

га не прекращается с их образованием. Представителями этого порядка нам будут служить: *Pellia epiphylla* (L.) Corda — пеллия эпифилльная и *Blasia pusilla* L. — блязия маленькая.

Pellia epiphylla (L.) Corda

Pellia epiphylla (L.) Corda — пеллия эпифилльная, часто встречается по сырым местам, болотам, в оврагах, около ручьев и по берегам речек (рис. I—23); ее стелющиеся по

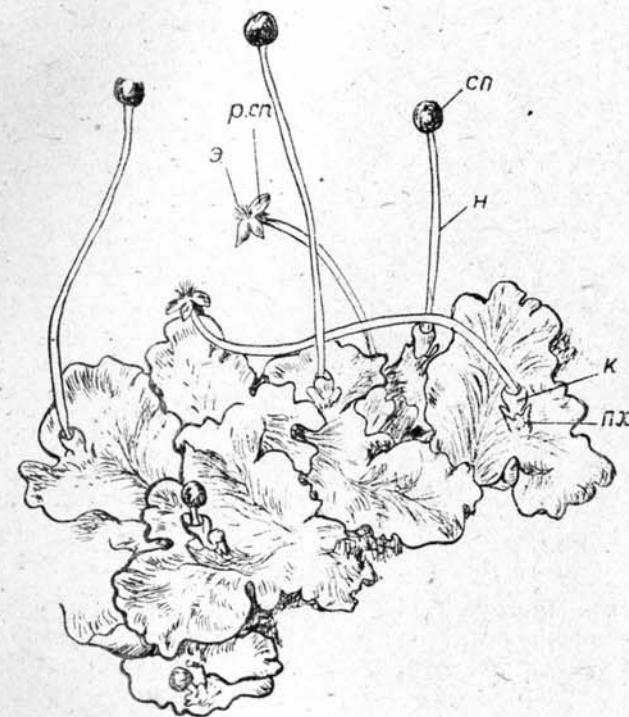


Рис. I—23. Таллом пеллии *Pellia epiphylla*: *sn* — спорогоний, *n* — ножка, *px* — перихеций, *k* — колпачок, *r.sp* — раскрывшийся спорогоний, *э* — элатеры

земле лентообразные узкие талломы нередко образуют значительные заросли. Ее талломы неясно дихотомически разветвлены, иногда принимают многолопастную форму; на переднем конце лопасти находится небольшая выемка, где помещается точка роста. Середина таллома утолщена, вследствие чего здесь намечается слабо выраженная средняя жилка.

ка; края таллома тонкие, волнистые. От средней жилки, на нижней поверхности таллома отходят длинные простые ризоиды, прикрепляющие талломы к земле и служащие для поглощения воды и растворенных в ней солей. Амфигистрий нет. Ризоиды исключительно простые; язычковых у нее как и вообще у юнгерманний, не образуется.

Анатомическое строение пеллии в высшей степени простое. Как показывают поперечные разрезы через таллом (рис. I—24), весь он построен из простых, тонкостенных паренхиматозных клеток.

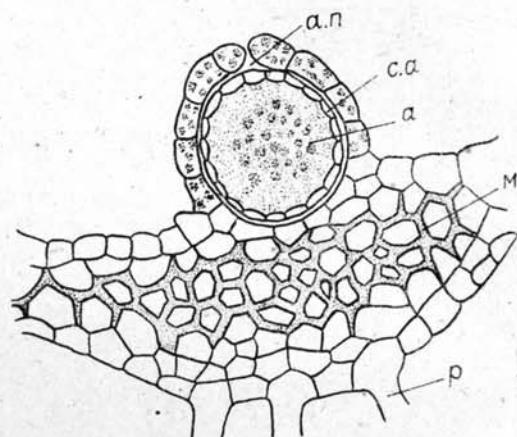


Рис. I—24. Поперечный разрез таллома пеллии с антеридием (ориг.): *a.p.* — антеридиальная полость, *c.a.* — стенка антеридия, *a* — антеридий, *r* — ризоиды, *m* — механические клетки. Рисунок выполнен с нескольких склоненного среза, поэтому ножка антеридия не видна

ных клеток многоугольных очертаний; лишь на верхней и на нижней поверхности таллома обособляется нерезко выраженный эпидермис. В области средней жилки паренхиматозная ткань довольно мощна и состоит из большого числа слоев; по краям таллома она постепенно утончается, так что краевая часть его образована обычно верхним и нижним эпидермисом и 1—2 слоями паренхимы, самый край однослоиной. Клетки верхнего эпидермиса, а отчасти и нижнего, богаты хлорофилловыми зернами; клетки паренхимы содержат довольно значительное количество крахмала и немногочисленные хлорофилловые зерна. На этих же поперечных разрезах видно, что некоторые клетки паренхимы имеют утолщенные, иногда довольно сильно, стенки. Утолщения эти, полные или неполные, создают впечатление настоящих механических клеток (рис. I—24). Однако, как это выясняется из

продольных разрезов через таллом, механических клеток здесь нет, поскольку утолщения не распространяются на всю оболочку клетки, а занимают лишь небольшие участки, и на срезе бывают видны в виде колец или полуколец. Утолщения соседних клеток смыкаются друг с другом и идут в направлении, перпендикулярном к поверхности таллома.

Половое воспроизведение. Антеридии и архегонии появляются у пеллии на верхней стороне таллома, причем и те и другие могут возникать на одном и том же талломе, так что этот печеночник — растение однодомное. Антеридии развиваются в большом числе по средней жилке и заметны уже простым глазом в виде маленьких беловатых желвачков, сидящих обычно в несколько рядов. Вертикальный разрез через такой желвачок показывает, что внутри его находится округлая полость, стенки которой образованы выростом поверхности ткани таллома (рис. I—24). На вершине эта полость снабжена узким отверстием, а на дне ее помещается один крупный антеридий, заполняющий собой почти всю полость. Антеридий представляет собой шарообразное тело, сидящее на короткой ножке (на рис. I—24 ножка не видна, так как рисунок выполнен с несколько склоненного среза). Он так же, как и антеридий маршанции, одет однослоиной оболочкой; внутренность же его наполнена мелкой сперматозидной тканью, дающей начало двужгутиковым сперматозидам. Опорожнение антеридиев происходит во время дождя или обильной росы.

Архегонии образуются ближе к точке роста; они возникают целыми группами и помещаются в особых углублениях (рис. I—25). Задний край этого углубления сильно разрастается в виде оборки, так что все углубление получает форму кармана, отверстие которого обращено несколько вперед. Сами архегонии обнаруживают то же строение, что и архегонии рассмотренных выше маршанцевых; у них также можно отличить брюшко с яйцеклеткой и брюшной канальцевой клеткой и длинную, загнутую вверх шейку, заключающую большое количество шейковых канальцевых клеток. Перед оплодотворением все канальцевые клетки расплываются и превращаются в слизь, наполняющую канальцу шейки. В то же время архегоний на вершине открывается, так

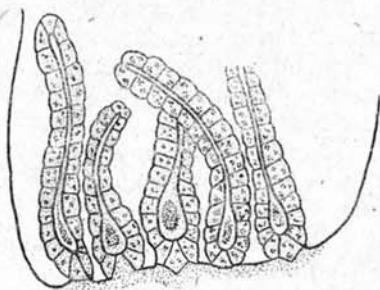


Рис. I—25. Архегонии пеллии (ориг.)

что для сперматозоидов получается свободный доступ к яйцеклетке. Оплодотворение совершается во время дождливой погоды. Клетки таллома, лежащие под архегониями, усиленно делятся и наполняются крахмалом — образуется особая «питательная» ткань, особенно сильно разрастающаяся после оплодотворения. В эту ткань внедряется развивающийся из оплодотворенной яйцеклетки спорогоний (спорофит), который питается за счет отложенных запасов крахмала.

Вполне развитой спорогоний представлен в продольном разрезе на рис. I—26, он покрыт колпачком и скрыт внутри таллома и перихеция. Спорогоний состоит, как и спорогоний маршанциевых, из ножки и коробочки, но у пеллии ножка развита несравненно сильнее. Она образована двумя частями: 1) собственно ножкой (*seta*) — цилиндрической частью, непосредственно несущей коробочку, и 2) гаусторией или присоской — расширенным основанием ножки. Собственно ножка построена из относительно невысоких клеток, богатых содержимым, причем особенно густым содержимым отличаются клетки периферического слоя и части, прилегающей к гаустории. Содержимое клеток состоит из ядра, цитоплазмы и крахмала. Гаустория построена из более крупных клеток и является органом, с помощью которого спорогоний прикрепляется к гаметофиту и получает из него питательный материал. Коробочка — шаровидной формы и снабжена двуслойной стенкой. Клетки этой стенки несут особые кольцевые или полукольцевые утолщения. В коробочке развиваются споры и пружинки. Пружинки пеллии образуют пучок, прикрепляющийся узким основанием ко дну коробочки и расширяющийся затем веерообразно. Он заполняет почти всю центральную часть коробочки. Этот пучок элатер носит название элатофора. Кроме того, в коробочке развиваются и отдельные свободные пружинки. Элатофор и пружинки представляют собою длинные веретено-видные клеточки, снабженные спиральными утолщениями. Споры состоят из одной клетки, одетой двумя оболочками: внутренней тонкой (эндоспорий) и наружной толстой (экзоспорий). Споры пеллии начинают прорастать и делиться уже внутри коробочки, так что к времени ее раскрывания из спор уже образуются многоклеточные овальные тельца. В таком виде спорогонии зимуют, а весной высевают споры. Происходит это следующим образом. Собственно ножка спорогония очень энергично и сильно вытягивается, колпачок разрывается, и коробочка через разрыв его и через перихеций выносится высоко над поверхностью таллома. Вытягивание ножки совершается очень быстро: в течение 3—4 дней она удлиняется приблизительно в 8—10 раз; при этом клетки ее не делятся, а только увеличиваются в размерах, главным образом удлиняются. Содержимое при этом исчезает,

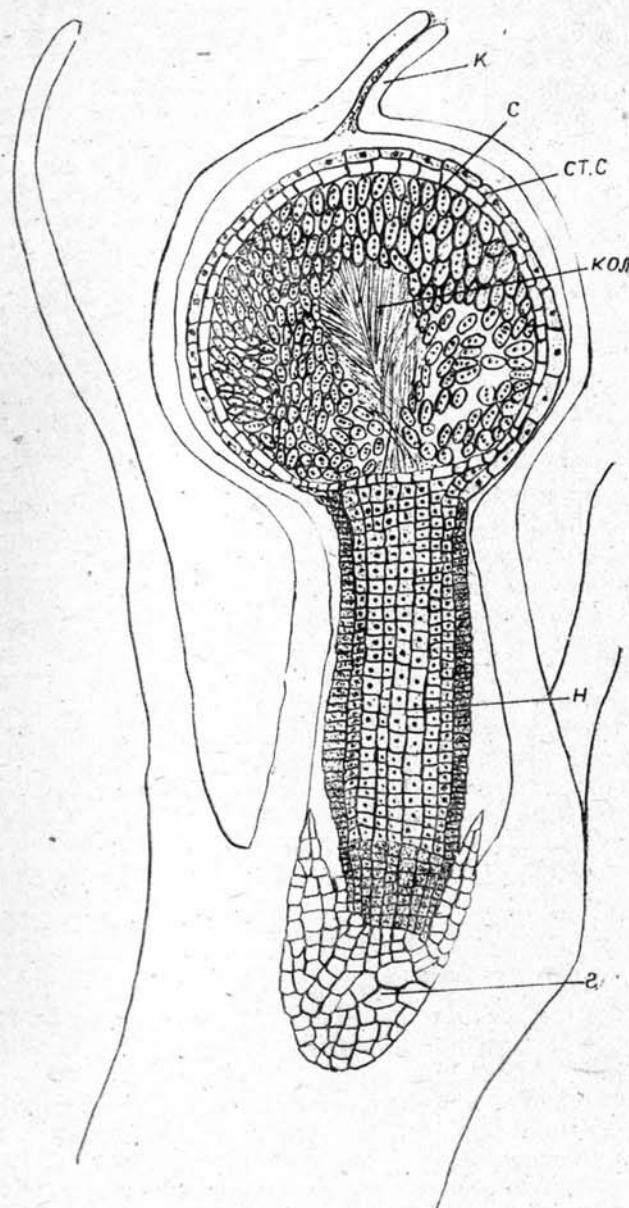


Рис. I—26. Продольный разрез молодого спорогония пеллии (ориг.): к — колпачок, кол — элатофор, с — спорангий, ст.с — стена спорангия, н — ножка, г — гаустория

расходуясь на рост клеток. Затем стенка коробочки лопается, и разрывается на четыре створки; створки эти отгибаются вниз, и вся споровая масса вместе с пружинками выходит наружу. Она некоторое время держится на элатофоре, но затем постепенно рассеивается; рассеиванию помогают пружинки и элатофор.

В Московской области пеллия образует антеридии и архегонии в половине лета. Оплодотворение совершается приблизительно в половине июля, развитие спорогония начинается сразу после оплодотворения, и к началу сентября спорогоний достигает стадии, представленной на рис. I—26. В таком виде, как было указано, он идет под снег, и раннею весною следующего года споры высеваются.

Для изучения пеллия также, как и маршанции, может быть употребляема или в живом виде, или в фиксированном (проще всего крепким 90—96° спиртом в течение нескольких часов). Спиртовой материал однако имеет тот недостаток, что он обесцвечен, но, с другой стороны, он обладает тем большим преимуществом, что режется гораздо легче, чем живой. Техника получения препаратов остается такой же, какая была описана для маршанции. Для получения поперечных срезов таллома следует резать целые пучки их, зажав их в бузину или хорошо режущийся синтетический пенистый материал. Для изучения антеридиев надо делать вертикальный разрез, поперечный или продольный; для архегониев — вертикальный продольный, такой же и для спорогония. Для наблюдения зрелых спор и пружинок можно просто разорвать иглой стенку коробочки и содержимое ее положить в воду. Вытягивание ножки спорогония легко наблюдать, если положить собранные ранней весной талломы пеллии со спорогониями под стеклянный колпак (на тарелке) и поддерживать их во влажном состоянии.

Blasia pusilla L.

Blasia pusilla L. — блязия маленькая (рис. I—27), довольно часто встречается в нашей флоре, на сырой глинистой почве в лесах, по канавам, дорогам и т. д., образуя здесь нередко обширные курчавые заросли темно-зеленого цвета. Блязия имеет тонкие, узкие, прозрачные талломы с ясно выраженной средней жилкой. На концах они дихотомически разветвляются и на конечных ответвлениях их большей частью находятся маленькие бутыльчатые выводковые колбочки. По этим колбочкам легко отличить блязию от других талломных юнгерманий. По краям таллома помещаются округлые лопастные выросты. Их считают зачаточными листьями. На нижней поверхности таллома, по обе стороны средней жилки расположены амфиагастрии —

округлые, звездчатые пластинки, состоящие из одного слоя клеток. От средней жилки отходят многочисленные ризоиды, как и у пеллии, исключительно простые. Уже при малом увеличении, под микроскопом, без всяких разрезов видно, что таллом построен в высшей степени просто: он состо-

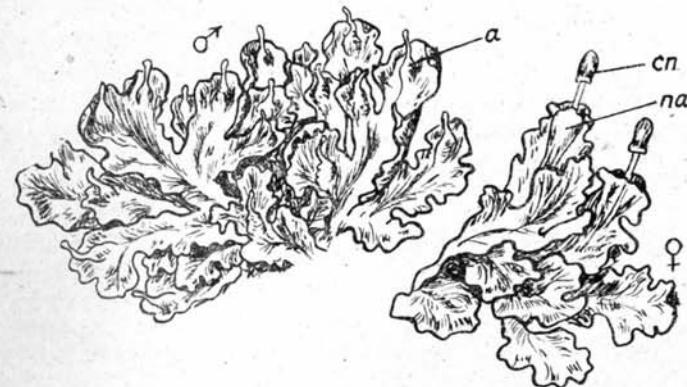


Рис. I—27. Талломы блязии *Blasia pusilla*: *a* — антеридии, *сп* — спорогонии, *па* — перианций

ит из тонкостенных многоугольных паренхимных клеток, наполненных хлорофилловыми зернами. Средняя жилка построена из клеток, вытянутых в длину. Тонкие поперечные срезы через таллом покажут, что составляющие его клетки в области средней жилки располагаются в несколько слоев, вне ее — в 3—4 слоя, самый же край таллома — однослойный. Клетки как верхнего, так и нижнего эпидермиса содержат хлорофилловые зерна (рис. I—28). У основания краевых листовых лопастей бросаются в глаза (при рассматривании талломов с поверхности) особые темные овальные тельца, расположенные по одному или по два около каждого листа. Это так называемые «листовые ушки». Они представляют собой круглые бугорки, образующиеся на нижней стороне таллома. Внутри каждого из них находится небольшая полость, со дна которой вырастает слизевая волосок. Подобный же волосок помещается и над отверстием, при помощи которого полость «листового ушка» сообщается с

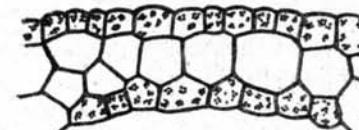


Рис. I—28. Разрез таллома блязии (ориг.)

наружной средой. В полость «листового ушка» врастает (из почвы) нити сине-зеленой водоросли *Nostoc* и поселяются там, вступая в симбиоз с блязией. Однако без тонких срезов нити водоросли трудно различить внутри «листового ушка», и оно представляется просто в виде темного овального тельца.

Вегетативное размножение блязии осуществляется с помощью особых выводковых почек, развивающихся в выводковых колбочках, имеющих форму длинно-горлой колбы или фляжки, нижней своей частью погруженной в ткань таллома, длинной же шейкой далеко выдающейся над ним. Полость выводковой колбочки наполнена выводковыми почками (рис. I—29) — округлыми многоклеточными тельцами, сидящими на длинных тонких ножках по стенке колбочки. Кроме них, эту стенку покрывают в большом количестве небольшие прозрачные слизевые волоски, совершенно такие же, как и в выводковых корзинках маршанции (см. выше). Через шейку выводковые почки высеваются дождем и, попадая в подходящие условия, дают начало новым особям. Выводковые колбочки можно изучать без всяких разрезов, просто рассматривая таллом целиком, однако же все детали можно увидеть только на разрезах.

Половое воспроизведение. Антеридии и архегонии у блязии помещаются на верхней стороне таллома, при этом отдельно друг от друга (блязия — растение двудомное); по своему строению и расположению они близко напоминают таковые пеллии.

Спорогонии сидят на концах таллома и скрыты внутри особой полости, образующейся благодаря разрастанию ткани таллома, окружающей оплодотворенный архегоний. Через стенки этой полости спорогоний просвечивает в виде небольшого булавовидного тельца. Как показывают продольные вертикальные разрезы через спорогоний, он состоит из довольно крупной овальной коробочки, заполненной пружинками и спорами (или материнскими клетками спор, в зависимости от возраста спорогония). Коробочка помещается на длинной ножке, переходящей в слабо развитую гаусторию. Со всех сторон спорогоний одет тонким колпачком. Такой вид он имеет к концу лета (август-сентябрь), и в такой

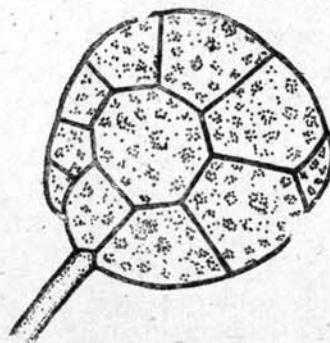


Рис. I—29. Выводковая почка блязии (ориг.)

стадии зимует. С наступлением весны ножка быстро и энергично вытягивается; спорогоний вследствие этого прорывает колпачок и стенки полости, в которой он помещался, и коробочка высоко выносится над талломом. Далее следует разрыв стенки коробочки на четыре створки и рассеивание спор. Споры — одноклеточные, снабженные крыловидными выростами на внешней стенке. Элатофор — зачаточный. Для коробочки характерно присутствие у ее основания кольца особых крупных клеток, образующих «воротничок» вокруг ножки.

Порядок *Jungmanniales* — Юнгерманниевые

К этому самому большому порядку подкласса принадлежат исключительно листостебельные формы (более 200 видов). Они всегда расчленены на стебель и листья, сидящие на нем в два или три ряда. Характерной чертой порядка служит то, что у его представителей архегонии всегда закладываются на концах стебля и ветвей, причем в образовании их принимает участие и верхушечная клетка, так что с образованием архегониев оканчивается и рост данного побега. В качестве примеров для этого порядка нам будут служить *Raula complanata* (L.) Dum. — радула сплюснутая, *Chiloscyphus polyanthus* (L.) Corda. — хилосцифус многоцветковый.

Radula complanata (L.) Dum.

Radula complanata (L.) Dum. — радула сплюснутая, одна из наиболее обычных лиственных юнгерманий в нашей флоре. Часто встречается в лиственных лесах и растет там в качестве эпифита на коре различных деревьев, большей частью лип и дубов. Здесь она держится ближе к земле и вместе с лиственными мхами нередко покрывает значительные участки коры, образуя на ней плотные, но тонкие дерновины. Дерновины эти состоят из переплетающихся стебельков радул и довольно легко узнаются по своему желтовато-зеленому тусклому тону. Если взять из такой дерновины отдельное растеньице и рассматривать его при небольшом увеличении, можно видеть, что оно имеет тонкий и длинный цилиндрический стебелек, на котором сидят два ряда широких округлых листьев (рис. I—30). Листья посажены на стебле очень косо, вследствие чего все растеньице является плоским; расположены тесно, налегают друг на друга; при этом верхний (или, правильнее сказать, передний) край одного листа прикрывает нижний (соответственно задний) край листа, лежащего выше (впереди) его. Каждый лист состоит из двух лопастей: верхней — широкой и круглой, образующей главную часть листа, и нижней — маленькой, подвернутой под верхнюю и плотно к ней прижатой. Форма

ее неправильно ромбическая. От нижней лопасти листа отходят пучки простых ризоидов. У других акрогинных юнгерманний ризоиды отходят от стебля. При помощи этих ризоидов радула прикрепляется к субстрату и получает из него

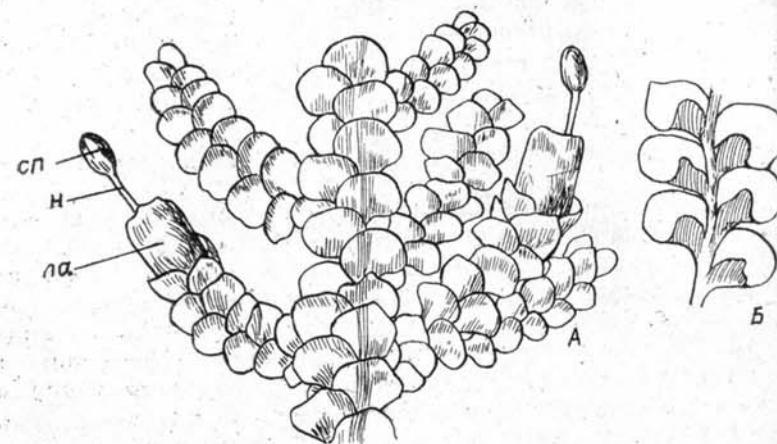


Рис. I—30. Участок таллома радулы *Radula complanata*: A — сверху, Б — снизу, сп — спорогоний, н — ножка, па — перианций

воду и минеральные соли. Амфигастрии отсутствуют. Стебли ее ветвятся, но ветвление это не дихотомическое, как у метцгериевых (анакрогинных юнгерманний), а моноподиальное. Положение боковых веточек весьма характерно. Каждая веточка помещается не в пазухе листа, а ниже его. Это находится в связи со способом образования ветвей у юнгерманниевых (акрогинных юнгерманний) (об этом см. учебники). На конце стебля и его ветвей находятся точки роста. Листья здесь скучены, образуют верхушечные почки.

Анатомическое строение таллома радулы весьма просто. Никакой дифференцировки тканей в нем нет; он построен из тонкостенных клеток, несколько вытянутых по длине стебля и соединенных между собой без межклетников. Самый наружный слой их состоит из более мелких клеток, так что эпидермис выражен не резко. В клетках имеется ядро, цитоплазма, крахмальные и хлорофилловые зерна. В наружном слое последние присутствуют в большом количестве, внутри стебля их очень мало. Лист представляет собою однослойную пластинку, построенную из правильных шестиугольных клеточек с тонкими, лишь по углам несколько утолщенными стенками. Каждая клеточка листа содержит большое количество хлорофилловых зерен и одно крупное масляное тело, занимающее ее центр.

Вегетативное размножение радулы совершается с помощью выводковых почек. Выводковая почка имеет вид маленькой, овальной пластинки, состоящей из небольшого числа клеток, расположенных в один слой. Выводковые почки возникают по краю листа. Начало им дают отдельные краевые клеточки, которые вытягиваются и затем начинают делиться; в результате этих делений и образуется выводковая почка. Она прикреплена к листу узким основанием; легко отпадая и попадая в подходящие условия, дает начало новому растению. Выводковые почки радулы надо искать на краях листьев, где они образуются в большом числе, и на одном и том же листе иногда можно найти все стадии их развития от одной начальной клетки до вполне сформировавшейся и готовой отпасть почки.

Половое воспроизведение. Архегонии и антеридии у радулы помещаются на одном и том же растении (рис. I—31).

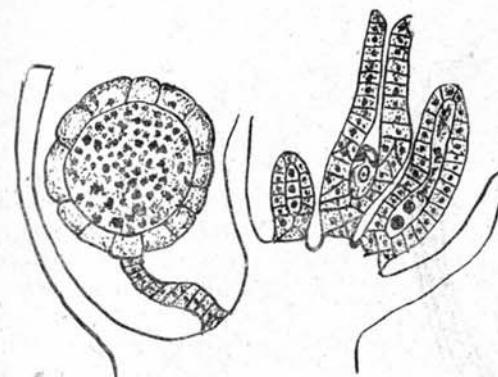


Рис. I—31. Антеридий и группа архегониев радулы (ориг.)

Архегонии возникают целой группой на вершине стебля или его ветвей; в их развитии принимает участие и верхушечная клетка, так что с образованием их останавливается и рост данной ветви. Группа архегониев одета особым покрывалом — перианцием, который вначале представляется в виде широко открытой чаши, но затем, в особенности после оплодотворения, сильно вырастает и превращается в довольно длинную трубочку, характерным образом сплющенную. Сам архегоний построен по тому же типу, как и архегоний у анакрогинных юнгерманний или маршанциевых. В нем мы различим нерезко выраженное брюшко с яйцеклеткой и брюшной канальцевой клеткой и широкую шейку с одним рядом шейковых канальцевых клеток. Во время созревания

архегония эти клетки расплюются; архегоний в то же время раскрывается на вершине, и сперматозоид получает доступ к яйцеклетке. Антеридии помещаются ниже архегония среди листьев. Они сидят на стебле, на длинной и тонкой ножке. Антеридий представляет собой шарообразное тело одетое однослойной оболочкой. Внутренность его наполнена мелкими спермагенными клеточками. Из каждой спермагенной клеточки развивается по два движущихся сперматозоида. Когда антеридий созревает, он раскрывается: стенка его при этом разрывается на несколько неправильных кусков и сперматозоиды становятся свободными. Один из них проникает в архегоний и, сливвшись с яйцеклеткой, оплодотворяет ее. Раскрытие антеридиев и оплодотворение происходят во время дождей. Из оплодотворенной яйцеклетки развивается спорогоний.

В Московской области радула образует архегонии и спорогонии в течение всего вегетационного периода.

Спорогоний радулы состоит из довольно крупной овальной коробочки и ножки (рис. I—30), I—32). Последняя, в свою очередь, состоит из собственно ножки и гаустории — раздутого в виде луковицы основания ножки спорогония. Гаустория глубоко проникает в верхушку стебля; при помощи ее спорогоний прикрепляется к стеблю, а во время своего развития получает из него питание. Собственно ножка построена из прямоугольных клеток, расположенных правильными рядами. Коробочка имеет двуслойную стенку. Клетки, ее составляющие, снабжены утолщениями. Внутри коробочки образуются споры и пружинки. Споры — округлые клеточки, снабженные крупным ядром и густой плазмой и одетые двумя оболочками — тонкой внутренней

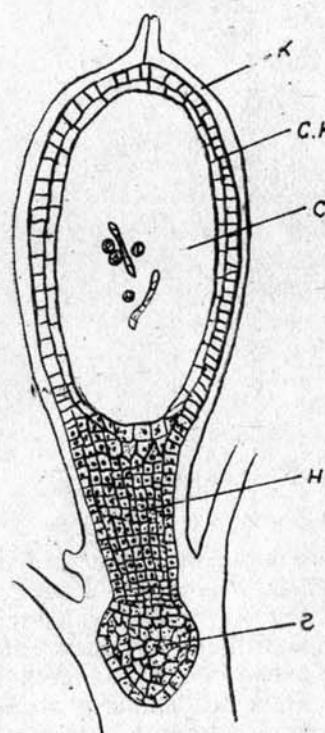


Рис. I—32. Спорогоний радулы (ориг.): к — колпачок, с.к — стенка коробочки, с — спорангий, н — ножка, г — гаустория

и очень толстой внешней. Элатеры, пружинки — длинные

извитые клетки — снабжены на внутренней стороне спиральными утолщениями. Все время развития и некоторое время после своего окончательного сформирования спорогоний скрыт в перианции и одет колпачком, образовавшимся из стенки брюшка архегония. Но перед высеванием спор собственно ножка быстро и весьма энергично вытягивается; колпачок при этом разрывается и коробочка выдвигается на некоторое расстояние из отверстия перианции. Вслед за тем стенка ее раскалывается на четыре створки, и споры с пружинками высеваются. Пружинки помогают рассеиванию спор. Попадая в подходящие условия, споры прорастают. Прорастание их иногда начинается уже внутри коробочки. Спора при этом увеличивается в объеме, затем делится последовательно несколько раз и превращается в небольшую пластинку (предросток), весьма напоминающую собой выводковую почку. Одна из краевых клеток образует олиственный побег. Пластинчатая форма предростка весьма выгодна для ведущей эпифитный образ жизни радулы, так как именно такая форма хорошо приспособлена для закрепления предростка на коре.

Приготовление срезов через отдельные растенница радулы сопряжено со значительными затруднениями. Удобнее всего взять часть дерновинки, свернуть ее в несколько раз и, зажав между пальцами или в бузину, делать через нее срезы. Все полученные при этом срезы следует класть в каплю воды и рассматривать под микроскопом; среди их массы всегда можно найти прошедшие в нужном направлении и достаточно тонкие срезы, на которых можно будет ознакомиться со всеми деталями строения этого растеннича. Здесь встретятся и поперечные, и продольные срезы стебля, листьев, а также разрезы, прошедшие как через антеридии, так и архегонии и спорогонии. Малая величина радулы позволяет рассматривать все растеннице и без всяких разрезов, целиком, вычленив лишь его из дерновинки. Полезно при этом к препаратору прибавить для просветления раствора едкого калия (в воде, около 4%). Для приготовления постоянных препаратов из радулы следует употреблять глицерин — желатину.

Chiloscyphus polyanthus (L.) Corda

Вторым примером для ознакомления с лиственными юнгерманниями может служить *Chiloscyphus polyanthus* (L.) Corda — хилосцифус многоцветковый. Этот печеночник встречается в средней полосе по лесам, на сырой глинистой почве, среди травы. Здесь он образует рыхлые неплотные тонкие дерновинки светло-зеленого цвета, прилегающие к земле или слегка возвышающиеся над нею. Отдельное растень-

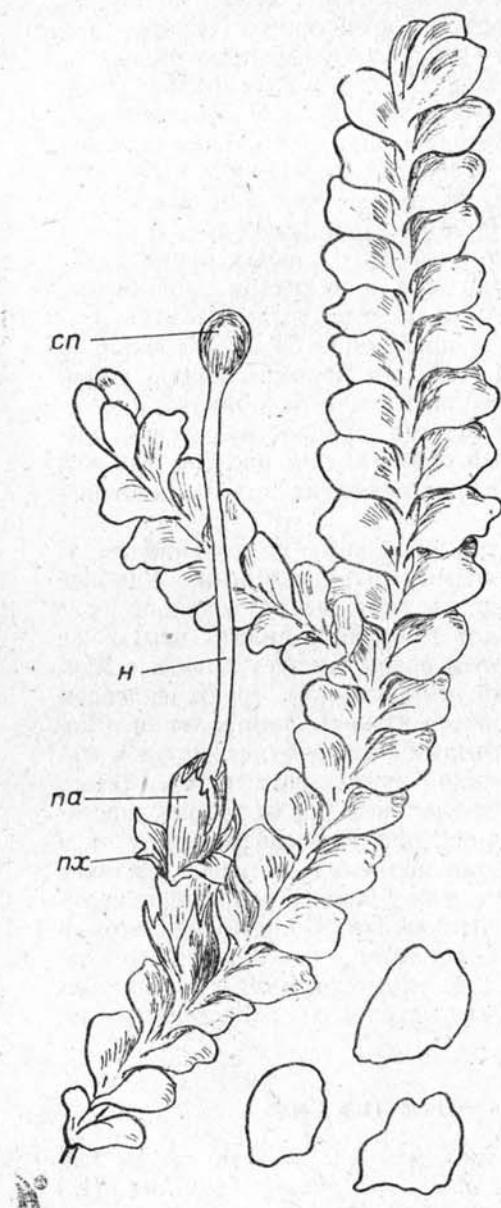


Рис. I—33. Таллом хилосцифуса *Chiloscyphus polyanthus*: *sp*—спорогоний, *n*—ножка, *pa*—перианций, *px*—перихеций

ице имеет слабый тонкий стебель, стелющийся по земле (рис. I—33). На нем помещается два ряда округлых, очень косо поставленных листьев; это спинные листья. Помимо этого, на нижней стороне стебля, обращенной в почве, находится еще третий ряд брюшных листьев, или амфигастрий. Они резко отличаются по своей форме от спинных и имеют вид маленьких пластинок, большую частью рассеченные на двое, нередко с зубчатыми долями. Здесь же помещаются пучки ризоидов, при помощи которых хилосцифус прикрепляется к земле. Присутствие амфигастрий отличает хилосцифус от радулы.

Анатомическое строение. По своему анатомическому строению хилосцифус является полным повторением радулы.

Половое воспроизведение. Органы размножения — антеридии и архегонии — также весьма напоминают таковые же органы у радулы. Образуются они на различных растениях, располагаясь на коротеньких боковых веточках. Здесь же образуются и спорогонии, построенные совершенно так же, как и у радулы. Половые органы у хилосцифуса развиваются во второй половине лета, и к зиме его спорогоний уже

совершенно сформирован (сравните с пеллией, блязией), но скрыт еще внутри колпачка и перихеция. С наступлением же весны ножка спорогония быстро и сильно вытягивается, прорывает колпачок и высоко поднимает коробочку (рис. I—33). Коробочка затем разрывается четырьмя створками и высевяет споры и пружинки.

Препаровка хилосцифуса та же, что и для радулы, т. е. его можно рассматривать или целиком, или делать через него срезы, собрав предварительно в пучок несколько растений вместе.

КЛАСС ANTHOCEROTOPSIDA — АНТОЦЕРОТОВЫЕ, ИЛИ АНТОЦЕРОТОПСИДЫ

К этому классу относится единственный порядок Anthocerotales. Его представители имеют очень просто устроенные талломы, не дифференцированные на ткани. Клетки их содержат один пластинчатый хроматофор. Антеридии и архегонии погружены в ткань таллома. Спорогоний — в виде щетинки, раскальзывающейся на вершине на две створки, между которыми находится нитевидная колонка.

В нашей флоре изредка встречаются два представителя этого порядка: *Anthoceros punctatus* L. — антоцерос точечный, *Phaeoceros laevis* (L.) Prosk. (*Anthoceros laevis* L.) — феоцерос гладкий⁵. Построены оба они одинаково, различаясь один от другого лишь в деталях, и любой из них может служить материалом для ознакомления с порядком.

Anthoceros punctatus L., *Phaeoceros laevis* (L.) Prosk.
(*Anthoceros laevis* L.)

Обе эти формы растут на сырой глинистой почве, на пашнях, по лесным дорогам, образуя иногда довольно значительные заросли, состоящие из талломов, имеющих вид небольших округлых розеток, 1—2 см в поперечнике, с более или менее вырезанными краями (рис. I—34). В глубине каждого такого выреза находится точка роста. Талломы плотно прилегают к земле, прикрепляясь к ней простыми ризоидами. Амфигастрий у антоцероса нет. От других талломных печеночников его очень легко отличить по в высшей степени характерным спорогониям. Спорогоний антоцероса имеет вид не длинных, 1—3 см, тонких щетинок, вырастающих в большом количестве на талломе и направляющихся прямо

⁵ Многими авторами признается самостоятельность рода *Anthoceros* L.—антоцерос в широком его понимании с включением в него родов *Aspicotinus* Steph.—аспиромитус и *Phaeoceros* Prosk.—феоцерос. Поэтому в тексте сохранено название антоцерос, употребляемое К. И. Мейером.

вверх, перпендикулярно к поверхности таллома (рис. I—34). Около основания спорогоний окружен невысоким воротничком — остатком прорванного колпачка. Некоторые из спорогониев (именно старые) на вершине разорваны на две части (створки), между которыми находится очень тонкий волосок (колонка). Это уже вполне созревшие спорогонии с лопнувшей коробочкой, высевающие развивающиеся в ней споры.

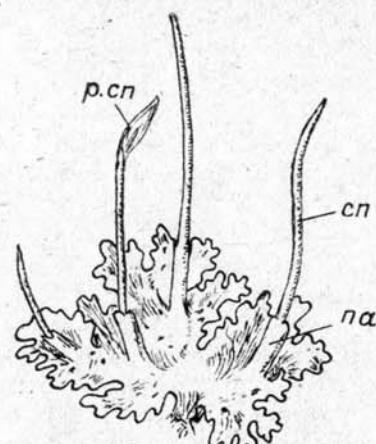


Рис. I—34. Таллом антоцероса *Anthoceros punctatus*: *cn* — спорогоний, *pa* — перианций, *r.sp* — раскрывающийся спорогоний

Анатомическое строение таллома антоцероса в высшей степени просто. Как показывают вертикальные разрезы через него, он весь состоит из простых тонкостенных клеток (рис. I—35); никакой дифференцировки среди них нет, лишь на верхней поверхности слабо намечается эпидермис. Вместе

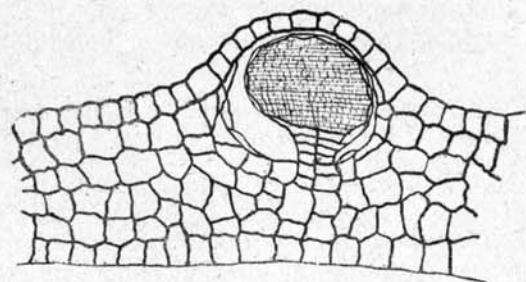


Рис. I—35. Разрез таллома антоцероса с антеридием (ориг.)

с тем в самих клетках таллома наблюдается одна любопытная и очень характерная особенность: в них нет хлорофилловых зерен, как у рассмотренных ранее печеночников, а их место занимает один крупный хроматофор, имеющий форму пластинки с круглым тельцем (пиреноидом) внутри ее. Помимо хроматофора, само собой разумеется, клетка заключает некоторое количество цитоплазмы и очень маленькое яд-

ро, не видимое без специальной обработки. Кроме того, в ткани таллома образуются особые полости, наполненные слизью; они сообщаются с наружной средой простыми отверстиями. В эти полости врастают нити сине-зеленой водоросли *Nostoc*. Поселяясь в них, водоросль разрастается, как сама полость, причем клетки стенок полости образуют нитевидные выросты, переплетающиеся с нитями водоросли. Таким образом между водорослью и печеночным мхом получается тесный симбиоз (сравните с блязией). При рассматривании талломов простым глазом колонии ностока просвечивают в виде темных точек.

Половое воспроизведение. Антеридии и архегонии возникают на верхней стороне таллома, причем положение их опять-таки в высшей степени характерно: они сидят не на поверхности его, как это мы видели у других печеночников, а погружены в ткань таллома. Строение же их остается таким же, как и у других печеночников. Антеридии помещаются (рис. I—35) в довольно обширной полости, прикрытой сверху слоем ткани. Первоначально в каждой полости закладывается по одному антеридию, но впоследствии на ножке его образуются «вторичные» антеридии, так что в одной полости может находиться 2—3 антеридия. Зеленые хлоропласты клеток стенки антеридия ко времени его созревания принимают желто-оранжевую окраску. Опорожнение антеридия происходит через разрыв стенки его на вершине; в то же время разрывается и ткань, прикрывающая антеридиальную полость сверху.

Архегонии возникают на том же талломе, что и антеридии, и совершенно погружены в него. Из оплодотворенной яйцеклетки архегония развивается спорогоний описанного раньше вида. Он, как было указано, имеет форму щетинки, глубоко погруженной своим основанием в ткань таллома. Эта погруженная раздутая в виде луковицы часть, как видно на продольных (вертикальных) разрезах (рис. I—36), — ножка спорогония; при помощи ее спорогоний прикрепляется к таллому и получает из него питательный материал. Однако спорогоний в значительной мере питается и автотрофно, так как клетки его содержат хроматофоры. Характерной особенностью спорогония является его способность к продолжительному росту за счет эмбриональной ткани, находящейся у основания спорогония, непосредственно над ножкой. Благодаря делению ее клеток он все время растет вверх, и по мере роста в нем происходит дифференциация; в то время как на вершине спорогоний уже вполне созрел, образовал споры, и поры эти уже начали высеваться из разорвавшейся коробочки, в основании его мы имеем еще совершенно недифференцированную ткань. Поэтому на одном спорогонии мы можем проследить всю историю его развития, проводя

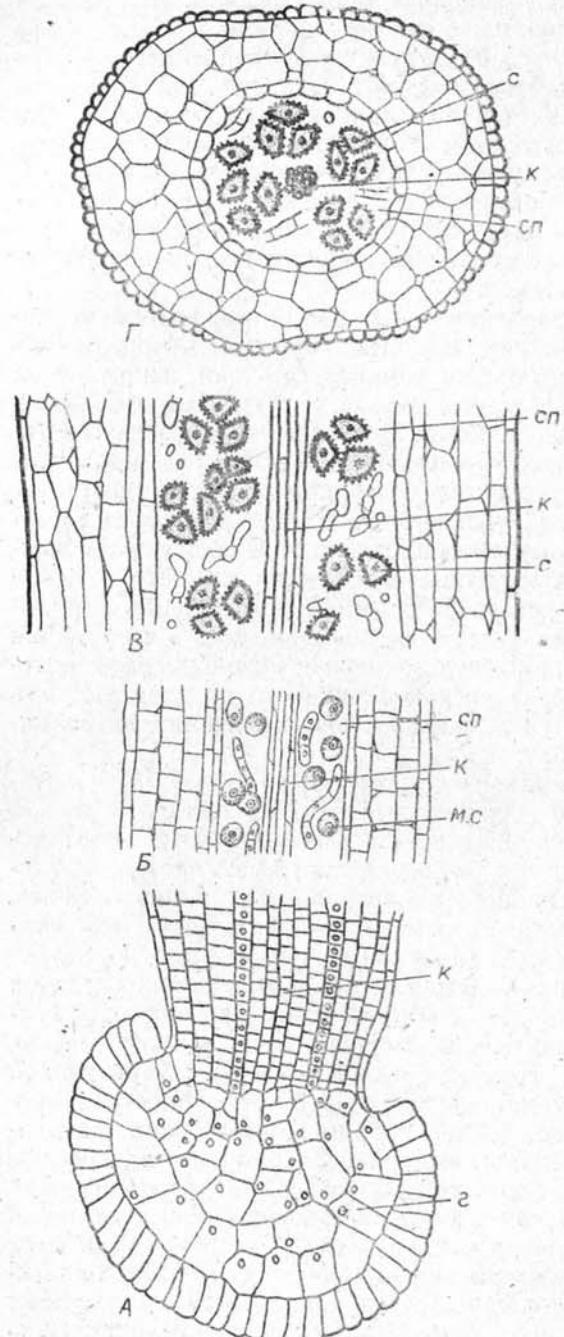


Рис. 1—36. Спорогоний антоцероса: А — ножка; Б, В — участки спорогония вблизи ножки и значительно выше; Г — поперечный разрез спорогония; г — гаустория, к — колонка, сп — спорангий, м.с — материнские клетки спор, с — споры

срезы на различной высоте (рис. 1—36). На продольном и поперечном разрезах через среднюю часть спорогония мы увидим, что он имеет толстую стенку, построенную из нескольких слоев паренхимной ткани и ограниченную снаружи толстостенным эпидермисом. Каждая клетка стенки спорогония содержит по два хроматофора. Интересно отметить, что в эпидермисе спорогония находятся устьица обычного строения (рис. 1—37). В центре спорогония проходит тонкая колонка, состоящая из узких, вытянутых в длину клеток, а в полости между колонкой и стенкой спорогония лежат — в зависимости от возраста — либо округлые материнские клетки спор, либо тетрады спор, или споры — тетраэдрической формы клетки, одетые толстой темной оболочкой со скользкими утолщениями на поверхности. Среди спор (соответственно материнских клеток и тетрад) можно видеть короткие, ветвистые многоклеточные нити, идущие от стенки спорогония к колонке. Это — стерильные нити. У *Phaeoceros laevis* (*Anthoceros laevis*) клетки их снабжены иногда неясными спиральными утолщениями. Идя от места нашего среза вверх, мы найдем стадии более старые, направляясь вниз, наоборот, будем встречать стадии все более молодые, вплоть до археспория, или спорогенного слоя.

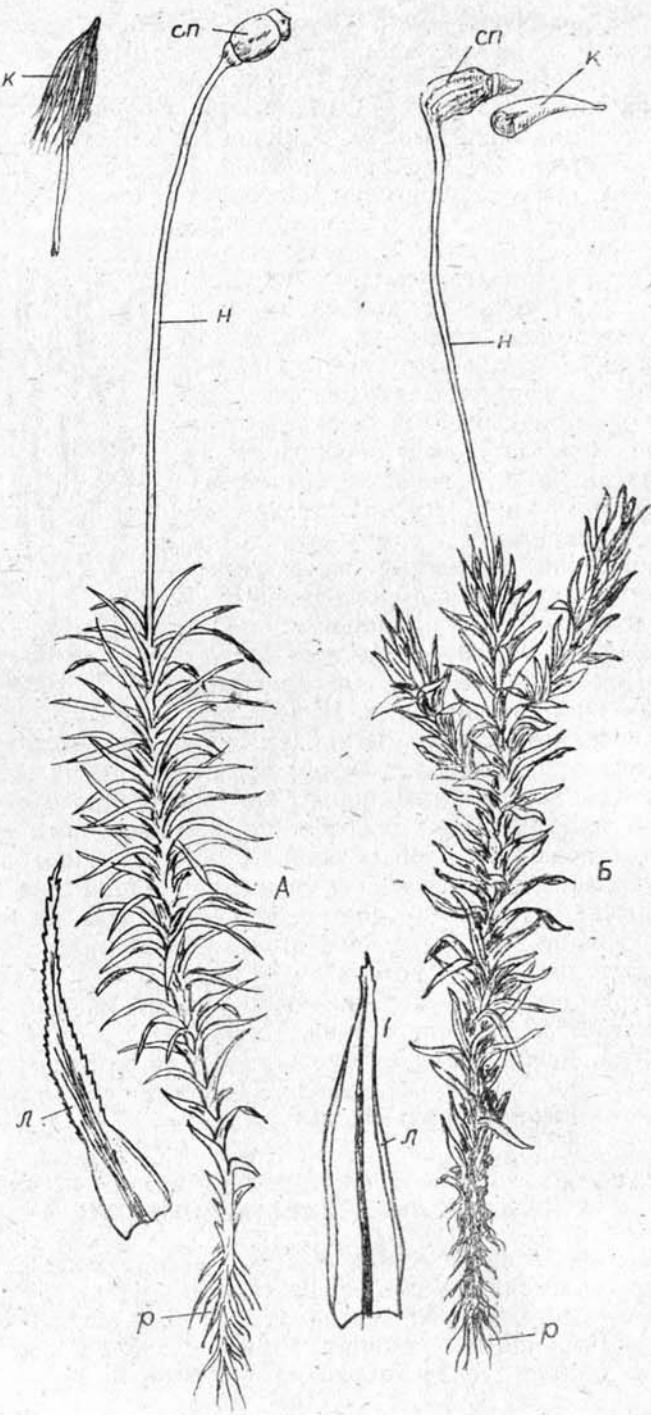
Как талломы, так, в особенности, и спорогонии антоцеротовых отличаются малой величиной, поэтому препаровка их представляет значительные затруднения; однако при известном навыке и терпении удается получать срезы, на которых можно увидеть все, описанное выше. Срезы лучше делать, зажав таллом или спорогоний в бузину. Для просветления можно переводить их в глицерин, соблюдая предосторожности, указанные для маршанций. Вместо того, чтобы делать срезы через спорогонии антоцероса, можно кусочки его раздавливать под покровным стеклом, нажимая стекло обратным концом препаровальной иглы.

КЛАСС BRYOPSIDA, или MUSCI — ЕРИОПСИДЫ, ИЛИ МХИ, ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ (ЛИСТВЕННЫЕ) МХИ

Растения, относящиеся к классу листостебельных мхов, всегда расчленены на стебель и листья. Стебли, вертикально стоящие или стелющиеся, построены радиально и одеты листьями, сидящими по спирали и более тесно собранными на вершине стебля в виде «почки». Половыми органами являются



Рис. 1—37. Устьица антоцероса с поверхности



ются антеридии и архегонии. Спорогоний состоит из коробочки, прикрытой колпачком, образовавшимся из брюшка архегония и более или менее длинной ножки. Внутри коробочки находится особая колонка и спорангий, в котором развиваются споры; пружинок не образуется. При прорастании споры из нее развивается хорошо выраженная протонема. Класс Musci распадается на три подкласса: Sphagnidae — сфагновые мхи, или торфяные мхи, сфагниды, Andreaeidae — андреевые мхи, или андреиды и Bryidae — бриевые, брииды, настоящие лиственные, или бурые мхи. Мы остановимся на представителях двух порядков этих подклассов: порядок Polytrichales — политриховых из подкласса Bryidae и порядок Sphagnales — торфяных мхов из подкласса Sphagnidae.

Порядок Polytrichales — Политриховые

Первым примером этого порядка нам послужит один из самых обыкновенных представителей нашей бриофлоры — *Polytrichum* — политрихум, иначе кукушкин лен. У нас встречается несколько видов кукушкина льна, из них наиболее частыми и наиболее крупными являются: *Polytrichum juniperinum* Hedw. — политрихум можжевельникоподобный, *Polytrichum commune* Hedw. — политрихум обыкновенный.

Polytrichum juniperinum Hedw., *Polytrichum commune* Hedw.

Оба вида в одинаковой степени удобны для ознакомления со стирем кукушкина льна, который очень часто встречается в сосновых лесах, образуя здесь нередко целые заросли; его можно найти также на сыротатых, болотистых лугах, где он особенно охотно поселяется на кочках, по краям лесных дорог и т. д. Он растет обычно густыми дерновинами. Его высокие, до 15 см, прямостоящие неветвистые стебли густо покрыты жесткими острыми листьями (рис. I—38). Листья образуют на вершине стебля верхушечную почку; вся верхняя половина стебля покрыта вполне развитыми зелеными листьями, в нижней они буреют и редуцируются, становясь все более мелкими и более редко посаженными; здесь стебель постепенно переходит в подземную часть, или корневище, от которого уже отходят длинные тяжи ризоидов. Корневище помещается глубоко в земле и идет в горизонтальном направлении. *Polytrichum commune* отличается от *P. juniperinum* своей гораздо большей величиной, — он достигает до 40 см в высоту, — более тонкими и оттопыренными

Рис. I—38. Внешний вид лиственных мхов: А — кукушкин лен *Polytrichum commune*, Б — аулакомниум *Aulacomnium palustre*; к — колпачок, сп — спорогоний, н — ножка, л — лист, р — ризоиды

листьями и некоторыми другими признаками. Он часто встречается по торфяным болотам, выбирая более сухие места на них и нередко обрастаю кочки густой плотной душкой.

Анатомическое строение стебля политрихума выясняется на поперечных и продольных срезах через него. Разрез следует проводить через среднюю часть стебля, отступая сколько от вершины, так как именно в этой части наиболее типично выражена дифференцировка тканей. Вблизи вершины стебля она еще недостаточно резка, в нижней же части стебля, там, где уже начинают редуцироваться листья, начинается зона, переходная к корневищу, строение претерпевает некоторые изменения. Срезы должны быть возможно более тонкими, что в особенности касается продольных срезов, так как элементы, составляющие стебель, довольно мелки. Поперечные разрезы необходимо вести строго перпендикулярно к оси стебля; продольные должны проходить через центр его.

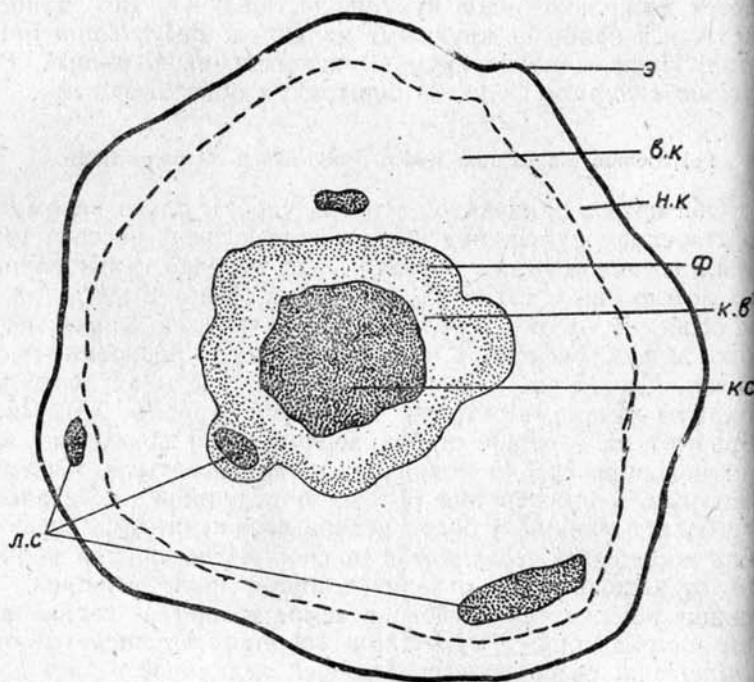


Рис. I-39. Схема поперечного сечения стебля кукушкина льна: э — эпидермис, н.к — наружная кора, в.к — внутренняя кора, ф — «флоэма», к.в — крахмальное влагалище, кс — «ксилема», л.с — листовые следы

Поперечные срезы через стебель показывают, что в центре помещается пучок, проводящий пучок, ясно видимый уже при малых увеличениях (рис. I-39). Рассматривая его при больших увеличениях, можно видеть довольно сложное строение, а именно центр его занят клетками, округлыми в очертаниях и снабженными очень сильно утолщенными и окрашенными в желтый и буроватый цвет стенками. Внутри этих клеток проходят очень тонкие бесцветные перегородки (рис. I-40). Продольный разрез через эту часть пучка покажет, что описываемые клетки представляют собою очень длинные трубы с сильно утолщенными продольными стенками (рис. I-41). Перегородки же, разделяющие две лежащие друг над другом трубы, наоборот, очень тонки и очень сильно скошены. Эти перегородки и соответствуют тонким внутренним стенкам, видимым на поперечных разрезах внутри толстостенных элементов. Снаружи эта центральная часть проводящего пучка окружена более или менее узким слоем тонкостенных и бесцветных клеточек, снабженных, как и клетки центральные, внутренними перегородками. Описанная

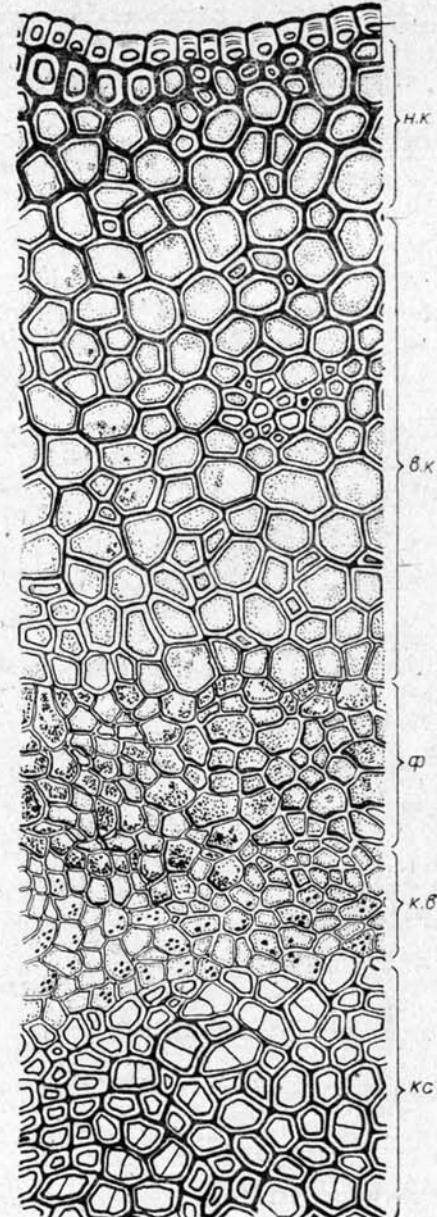


Рис. I-40. Участок поперечного сечения стебля кукушкина льна: э — эпидермис, н.к — наружная кора, в.к — внутренняя кора, ф — «флоэма», к.в — крахмальное влагалище, кс — «ксилема»

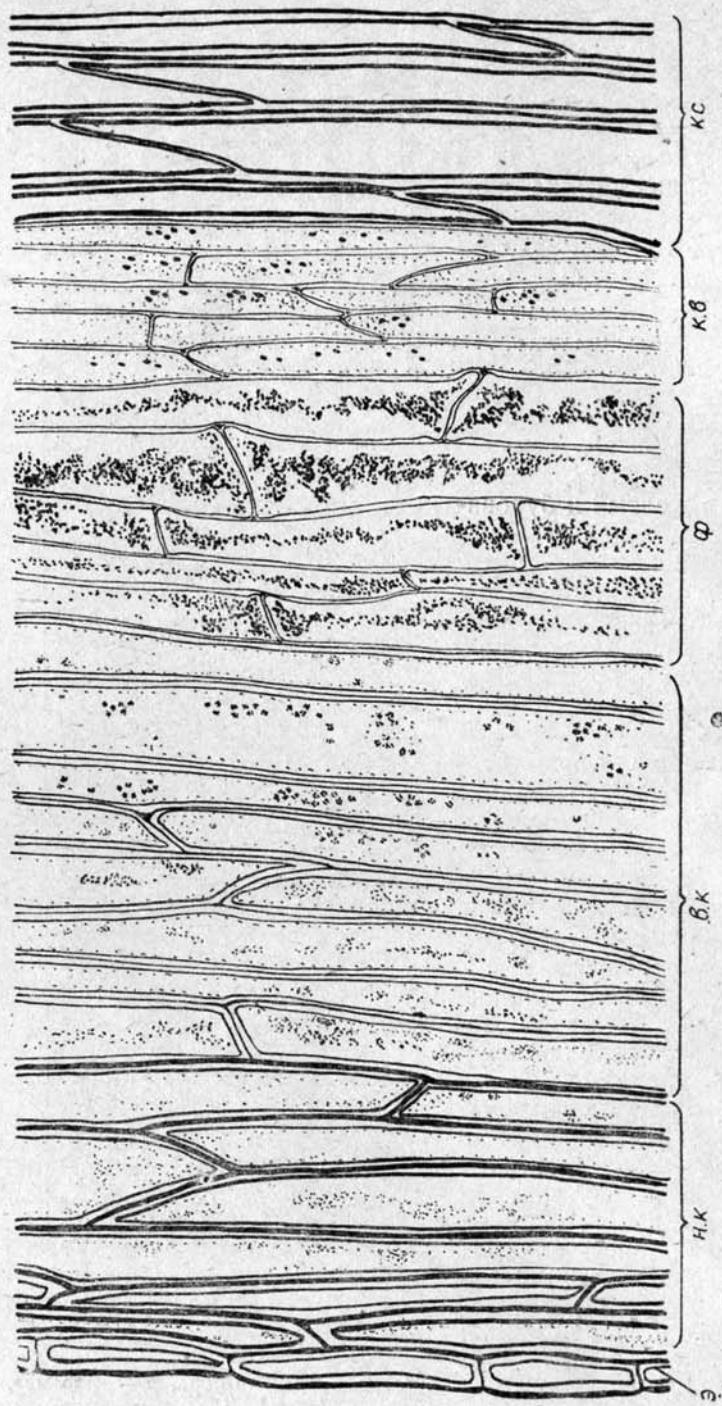


Рис. 1—41. Участок продольного сечения стебля кукушкина льна; обозначения те же, что и на рис. 1—40.

часть стебля состоит из мертвых, лишенных содержимого клеток; в естественном состоянии они наполнены водой и соответствуют ксилеме сосудистых пучков высших растений. Всю эту «ксилемную» часть окружает один или два слоя клеток, богатых крахмалом (крахмальное влагалище); клетки эти отличаются небольшими размерами и наполнены крахмальными зернами (рис. I—40). Особенно ясно видно «крахмальное влагалище» на продольных разрезах, где эти клетки представляются узкими, сильно вытянутыми в длину элементами. Благодаря крахмалу, заполняющему их, они резко отличаются от пустых элементов «ксилемы» и от богатых цитоплазмой, но лишенных крахмала элементов «флоэмы». Зона клеток «флоэмы» следует сразу за «крахмальным влагалищем». Она несколько неправильна по форме и местами разорвана. На продольном разрезе клетки «флоэмы» имеют вид длинных трубок, расположенных друг над другом, концы этих трубок около разделяющей их перегородки несколько расширены (рис. I—41), что напоминает ситовидные трубки. Сходство это внешнее, так как в поперечных перегородках отверстий обнаружить не удалось. По своей же функции они вполне соответствуют ситовидным трубкам и служат для проведения пластических веществ. Кнаружи вплоть до самого внешнего слоя — эпидермиса — идет кора, в которой различают внешнюю и внутреннюю; внутренняя построена из более широких и тонкостенных клеток, чем внешняя. В самом внутреннем слое ее видят зачаточный перицикл. Однако все слои коры так же, как и слой «флоэмы» и крахмалоносный слой, не резко отделены друг от друга; они не образуют вполне определенных зон. Клетки коры на продольных разрезах выглядят как удлиненные более или менее толстостенные элементы несколько прозенхимного характера. Это клетки живые и содержат, помимо небольшого количества цитоплазмы и ядра, капли масла. Снаружи весь срез ограничен узким слоем эпидермиса, построенного из мелких, очень толстостенных клеток, окрашенных обычно в красно-бурый цвет. Среди коры можно заметить небольшие островки клеток, отличающихся своей величиной и формой. Это — листовые следы, т. е. перерезы пучков, идущих от центрального стеблевого пучка в листья политрихума, в отличие от большинства других лиственных мхов, он обладает настоящими листовыми следами.

Листья кукушкина льна построены в высшей степени своеобразно. Они представляют собой линейно-ланцетную пластинку с зазубренным краем; почти на всем протяжении (за исключением краев) она многослойна. Главной особенностью листьев является наличие особых ассимиляторов. Ассимиляторы — это довольно высокие пластинки, помещающиеся на верхней стороне листа и идущие вдоль него.

Они находятся на близком расстоянии одна от другой и стоят из одного слоя клеток; поэтому на поперечных разрезах через лист они представляются в виде однорядных, довольно длинных нитей, отходящих вверх от пластинки листа (рис. I—42). Они построены из изодиаметрических клеток.

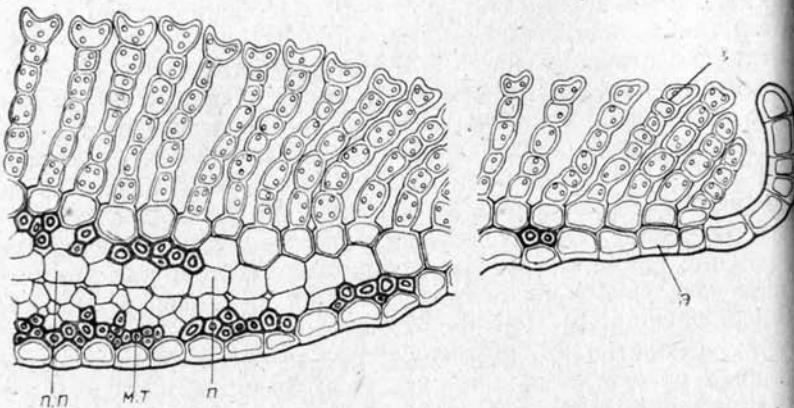


Рис. I—42. Участок листа кукушкина льна: а — ассимиляторы, э — эпидермис, п — паренхима, п.п — проводящий пучок, м.т — механическая ткань.

обильно снабженных хлорофилловыми зернами; самая верхняя клетка нити отличается от остальных своей «двурогой» формой. Ассимиляторы развиты в средней части листа, постепенно понижаясь как к вершине, так и к основанию листа. Поэтому на разрезах, прошедших вблизи места прикрепления листа, ассимиляторы имеют вид небольших колонок и даже маленьких округлых сосочеков. Сама пластинка листа построена из тех же элементов, что и проводящий пучок стебля. Здесь мы найдем и проводящие воду элементы, проводящие пластические вещества. К ним в значительном количестве примешаны механические элементы. Кроме главной роли по усвоению углерода, ассимиляторы функционируют как капиллярный аппарат, легко насыщающий воду и с трудом ее отдающий. Такое значение их усиливается еще тем, что у некоторых видов кукушкина, листья края листа обладают способностью заворачиваться кверху над ассимиляторами, так что образуется замкнутое пространство.

Листья очень мелки и тонки, вследствие чего получены хорошие поперечные разрезы через них является делом довольно трудным. Для этого удобнее всего брать верхушку стебля, где листья сближены между собой, образуя верхушечную почку, и проводить разрезы через всю эту верхушечную почку, зажав ее в бузину. Тогда получается сразу очень большое количество срезов, среди которых найдутся и достаточно тонкие и правильно прошедшие, чтобы на них можно было изучить строение листа. Для просветления их можно класть в глицерин.

Половое воспроизведение. Собрание антеридиев, или «мужские цветки», помещаются всегда отдельно от собраний архегониев — «женских цветков». И те и другие располагаются на вершине стеблей. Собрания антеридиев по своему внешнему виду резко отличаются как от вегетативных почек, так и от собрания архегониев — «женских цветков» — благодаря тому, что листья, окружающие антеридии, имеют иную форму и иную окраску, чем вегетативные.

«Мужские цветки» имеют вид довольно широких розеток, красновато-желтых у *Polytrichum juniperinum* и желтых у *Polytrichum commune*. У *Polytrichum piliferum* Hedw. — полигониума волосконосного, часто встречающегося у нас по сухим, тощим местам мелкого по размерам вида, «мужские цветки» ярко-красные. Они также могут с большим удобством служить для изучения собраний антеридиев. Центр розетки занят антеридиями, окружность же ее образована листьями, отличающимися от вегетативных упомянутой окраской и большей шириной. Собрания антеридиев образуются весной, в конце апреля и начале мая, и всегда массами. Поэтому нахождение их не представляет затруднений.

Для изучения их строения следует делать продольные разрезы, ведя их по середине цветка; срезы должны быть не особенно тонкими, но возможно более цельными, так как только на таких срезах можно получить общую картину собрания антеридиев. Для изучения строения антеридиев, парафиз и других деталей можно или приготовить новые тонкие срезы, не гонясь за их цельностью (тоже вдоль), или уже использованный толстый срез осторожно растрепать иглами, расчленив его и выделив из него отдельные части.

На продольных разрезах через собрание антеридиев можно видеть, что вершина стебля сильно расширена и занята большим количеством антеридиев, имеющих форму удлиненных (темно-бурых на спиртовом материале) мешков (рис. I—43). Среди антеридиев помещаются узкие тонкие парафизы и листья, входящие в состав «мужского цветка». Такие же листья, только еще более широкие и крупные, окружают и все собрание антеридиев. Антеридий представляет собой сильно вытянутый и довольно узкий мешок, закругленный на верхушке. Он сидит на короткой многоклеточной ножке и одет тонкой однослойной стенкой; вся внутренняя часть его заполнена очень мелкими кубическими клеточками, богатыми цитоплазмой. Это спермагенные клетки, из них

образуются двужгутиковые сперматозоиды, по созреванию выходящие из антеридия через его вершину. Парафизы в большом количестве находятся между антеридиями, имея вид небольших овальных пластиночек, быстро переходящие книзу в однорядную нить, или же длинных тонких нитей. Для кукушкина льна (как и для многих других лиственных мхов) характерно то, что в образовании антеридиев точка роста стебля, на котором он возникает, не принимает непосредственного участия, и на разрезах, точно прошедших через центр «мужского цветка», она всегда заметна в виде не высокого конуса, сложенного из зачаточных листьев. По выполнении антеридиями их роли, точка роста начинает функционировать, и «мужской цветок», как говорят, прорастает, т. е. в центре его появляется новый зеленый побег, образующий затем продолжение старого. Такие проросшие собрания антеридиев в большом количестве встречаются в конце мая и начале июня.

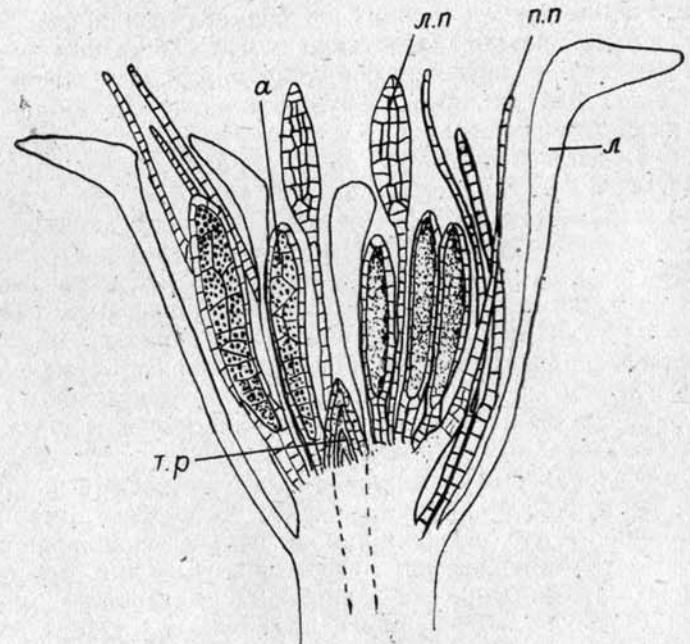


Рис. I—43. Собрание антеридиев кукушкина льна: а — антеридий, п.п — простые парафизы, л.п — лопатчатые парафизы, л — листья, т.р — конус нарастания

Собрание архегониев — «женские цветки» — развиваются одновременно с мужскими, но в отличие от мужских, обнаружить их очень трудно, так как по внешнему виду они по-

ти не отличаются от вегетативных почек. Лишь некоторая вздутость верхушек стебельков может служить признаком, по которому можно отличить собрания архегониев от вегетативных верхушек. Изучать строение собраний архегониев, как и антеридиев, рекомендуется на продольных разрезах (для просветления их можно класть в глицерин). На таких разрезах видно, что в середине их располагаются архегонии (рис. I—44). При этом здесь наряду со вполне готовыми архегониями находятся и молодые, еще не вполне сформированные, вследствие чего в одном и том же «цветке» можно видеть различные стадии развития архегониев (то же наблюдается и в собраниях антеридиев). Среди архегониев расположены длинные нитевидные парафизы, снаружи все собрание окружено листьями, сходными и по величине и по форме с вегетативными. Сами архегонии построены, в общем, по типу архегониев печеночников; у них мы также отличаем брюшко, содержащее яйцеклетку и брюшную канальцевую клетку, и длинную шейку, заполненную у нераскрывшихся архегониев щековыми канальцевыми клетками; у зрелых архегониев канальцевые клетки расплываются в слизь, которая заполняет шейку архегония. На верхушке архегония клетки его стенки разворачиваются в виде воронки, образуя отверстие, через которое проникают сперматозоиды. Помещается архегоний на широкой, хорошо развитой ножке. Длинная шейка и мощная ножка являются отличительными признаками архегониев лиственных мхов. В противоположность собранию антеридиев, на образование архегониев идет и верхушечная клетка стебля. Оплодотворение у *Polytrichum juniperinum* и *P. commune* совершается в конце апреля и в первой половине мая. Из оплодотворенной яйцеклетки начинает развиваться спорогоний, но в течение первого лета он проходит лишь первые стадии развития, скрыт среди листьев «женского цветка» и макроскопически ничем не обнару-

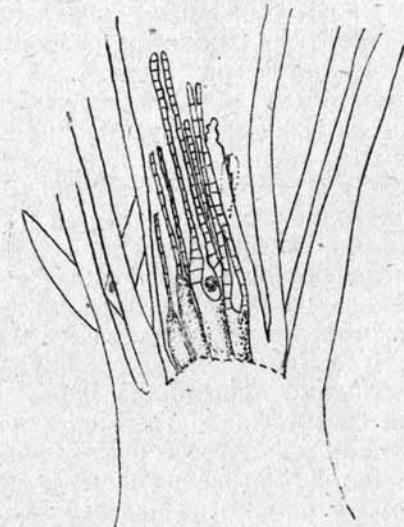


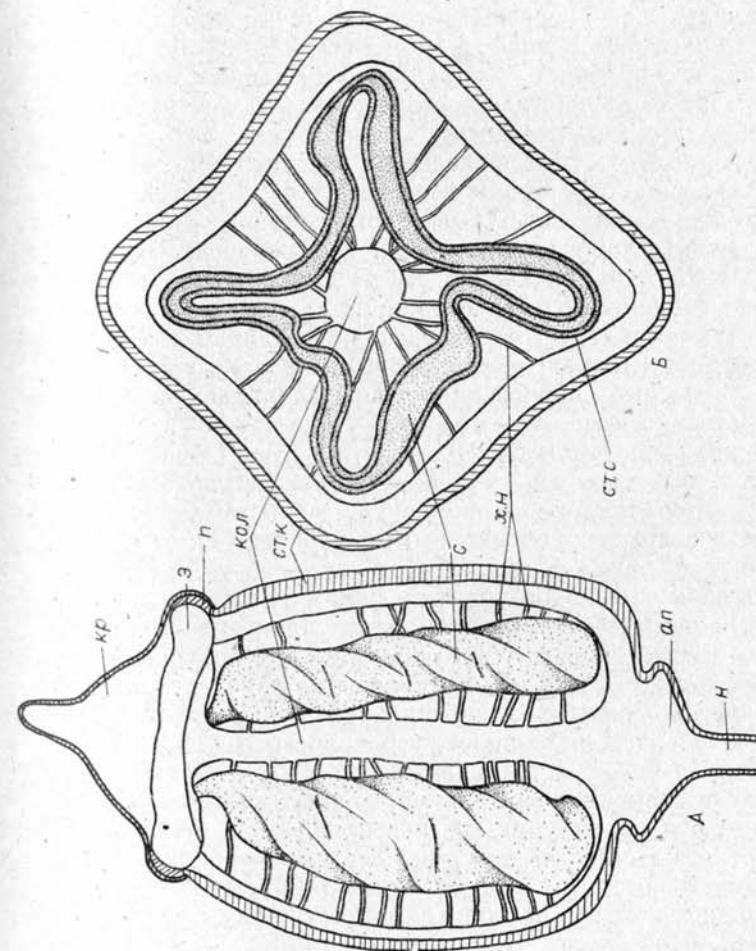
Рис. I—44. Собрание архегониев политрихума *Polytrichum juniperinum*

живается. Лишь на следующую весну спорогоний разрывается, нижнюю часть колпачка и выходит в виде тонкого стержня на вершине которого постепенно образуется коробочка, прикрытая колпачком. Полной зрелости он достигает приблизительно в половине лета. Таким образом для развития спорогония требуется два вегетационных периода.

Спорогоний (рис. I—38, A) помещается на вершине стебля в единственном числе. Вполне развитой спорогоний состоит из длинной ножки и сидящей на конце ее коробочки. Своим основанием ножка глубоко внедряется в вершину стебля. Таким образом спорогоний прикрепляется к стеблю и получает из него воду, соли и некоторые другие вещества, необходимые для его развития. Коробочка одета волосистым колпачком, окружающим ее со всех сторон и скрывающим ее; колпачок, т. е. разросшаяся стенка архегония, легко снимается с коробочки. В самой коробочке различают следующие части: крылечку, закрывающую коробочку сверху и оканчивающуюся небольшим острием, урну — главную составную часть коробочки — и апофизу, расширенное основание урны, отделенное от нее неглубокой перетяжкой. Апофиз довольно постепенно переходит в ножку.

Чтобы ознакомиться с внутренним строением коробочки необходимо подготовить через нее продольный и поперечный срезы. Продольный срез надо вести так, чтобы он прошел как раз через середину коробочки, т. е. прошел бы через острие крылечки и через центр апофизы. Срез должен быть не тонким, но цельным. Поперечный разрез проводится через середину коробочки и также должен быть цельным. В качестве материала для приготовления указанных срезов необходимо брать молодые, незрелые, еще зеленые коробочки и резать их, сняв с них предварительно колпачок. Начавшие уже буреть, следовательно, более старые коробочки не удобны для наших целей, так как в них уже начинает разрушаться колонка, а кроме того эпидермис становится жестким, вследствие чего они режутся хуже. Коробочки рекомендуется предварительно зафиксировать ($90-96^{\circ}$ спиртом), так как спиртовой материал режется гораздо легче. На приготовленном описанным способом продольном срезе видно строение коробочки (рис. I—45, A); сверху лежит крылечка, построенная из тонкостенной прозрачной ткани, в ее нижней части выделяются клетки с очень утолщенными стенками. На продольном разрезе эти клетки производят впечатление двух участков, в действительности — это один кольцевой ряд, идущий вокруг всей крылечки — перистом. Темная резкая линия ограничивает крылечку от нижележащего участка ткани — эпифрагму, состоящей из прозрачных тонкостенных клеток. Своими краями эпифрагма примыкает к стенке урны, от середины же ее отходит колонка — уз-

Рис. I—45. Схема продольного (A) и поперечного (B) разрезов спорогония кукушкина льна: кр — крылечка, э — эпифрагма, п — перистом, кол — колонка, с — спорангий, ст.с — стенка спорангия, ст.к — стенка коробочки, х.н — хлорофиллоносные нити, ап — апофиза, н — ножка



кий тяж из мелких длинных клеток; колонка проходит через всю коробочку и соединяется внизу с тканью ее основания апофизы. Стенка урны многослойна, и клетки ее содержат (особенно молодые) большое количество хлорофилловых зерен. С поверхности урна, а также крылечка и апофиза одеты эпидермисом, состоящим из низких выпуклых клеточек с толстыми наружными стенками, буреющими впоследствии. В перетяжке между апофизой и урной эпидермис содержит крупные устьица, по строению своему напоминающие устьица покрытосеменных растений. В полости между колонкой и стенкой коробочки висит спорангий — наиболее важная часть спорогония. Спорангий — складчатый цилиндрический мешок, окружающий со всех сторон колонку (это ясно видно на поперечных разрезах через коробочку). Вверху он прикреплен к эпифрагме, внизу соединяется с тканью основания коробочки. Спорангий имеет однослойную стенку, состоящую из светлых клеточек; вся его внутренность наполнена мелкими темными клеточками; это — спорогенная ткань, из которой впоследствии развиваются споры. От спорангия с одной стороны к стенке урны, с другой — к колонке, отходят тонкие ветвистые, многоклеточные нити; клетки в них содержат хлорофилловые зерна. На поперечном разрезе (рис. I—45, Б) через коробочку мы увидим, что спорангий окружает колонку со всех сторон; сама колонка помещается в центре среза. На этих же срезах мы найдем описанные выше нити, поддерживающие спорангий и стенку урны.

У зрелого спорогония крылечка спадает, и тогда можно видеть, что широкое отверстие урны затянуто тонкой перепонкой — эпифрагмой. По краю же урны расположен ряд овальных на верхушке зубцов. Это так называемый перистом. Для приготовления препарата перистом рекомендуется брать старые коробочки с отпавшей уже крылечкой. У такой коробочки следует отрезать верхний ее край, полученный при этом кольцо разорвать в одном месте, и, распластав каплю воды на предметном стекле, прикрыть покровным стеклом. Рассматривая зубцы перистома при большом увеличении, можно видеть, что они построены из узких толстостенных волосков. Ко времени созревания коробочки колонка разрушается, и споры наполняют всю полость ее. Перистом играет важную роль при рассеивании спор. Пригибаясь в сырую погоду и прижимая эпифрагму, они суживают отверстия между нею и краем урны, не позволяют воде проникнуть в полость ее и вызвать там преждевременное прорастание спор в сухую погоду зубцы перистома отгибаются, отверстия расширяются, и споры получают возможность высеваться.

Aulacomnium palustre (Web. et Mohr) Schwägr.

В качестве второго примера для ознакомления с листовыми мхами может служить *Aulacomnium palustre* (Web. et Mohr) Schwägr. — аулакомниум болотный (рис. I—38, Б). Этот мох часто встречается в средней полосе СССР, особенно в северной ее части, на сырой торфянистой почве, по сухим торфянникам и в других местах.

Он образует густые, плотные дерновинки светлого зеленовато-желтого цвета. На отдельном растении, вынутом из такой дерновинки, видно, что стебель его, достигающий 10—12 см в высоту, густо покрыт листьями, расположенными тесной спиралью; на вершине стебля они сильно сближены, образуя верхушечную почку, ниже они несколько отстоят друг от друга и постепенно уменьшаются в размерах. Кроме того, стебель окутан густым ржаво-бурым войлоком, особенно заметным в нижних частях. Войлок этот, придающий аулакомниуму особенно характерную внешность, состоит, как это видно под микроскопом на оторванном пучке его, из длинных, сильно ветвистых, тесно переплетающихся между собою волосков. Волоски эти многоклеточные; стенки составляющих их клеток сильно утолщены и окрашены в темно-бурый цвет. Благодаря присутствию волосков, отдельные растения этого мха прочно соединяются друг с другом в дерновине. Стебли его ветвятся, причем ветви возникают в числе 1—3 непосредственно под верхушкой его, где перед тем помещались собрания антеридиев или архегониев (инновационные ветви). От нижней подземной части стебля отходят многочисленные многоклеточные ризоиды.

Анатомическое строение. Аулакомниум построен значительно проще, чем кукушкин лен. Анатомическое строение стебля выясняется на поперечных и продольных разрезах (рис. I—46).

Поперечные срезы надо вести несколько отступая от вершины (на 1—2 см). Удобнее всего делать их сразу через центральный пучок растений, зажав его в бузину или между пальцами, чтобы получить одновременно большое количество срезов, среди которых всегда найдутся достаточно тонкие. Продольные разрезы необходимо проводить через середину стебля так, чтобы захватить и проводящий пучок.

На поперечном разрезе видно, что в середине стебля помещается проводящий пучок (рис. I—46, А), который занимает сравнительно небольшую часть в центре среза. За пучком до самой периферии стебля идет кора, составляющая главную массу стебля. Самый внешний слой — эпидермис. Рассмотрим более детально все эти составные части. Проводящий пучок, как это видно при большом увеличении, состоит из мелких тонкостенных клеток многоугольных

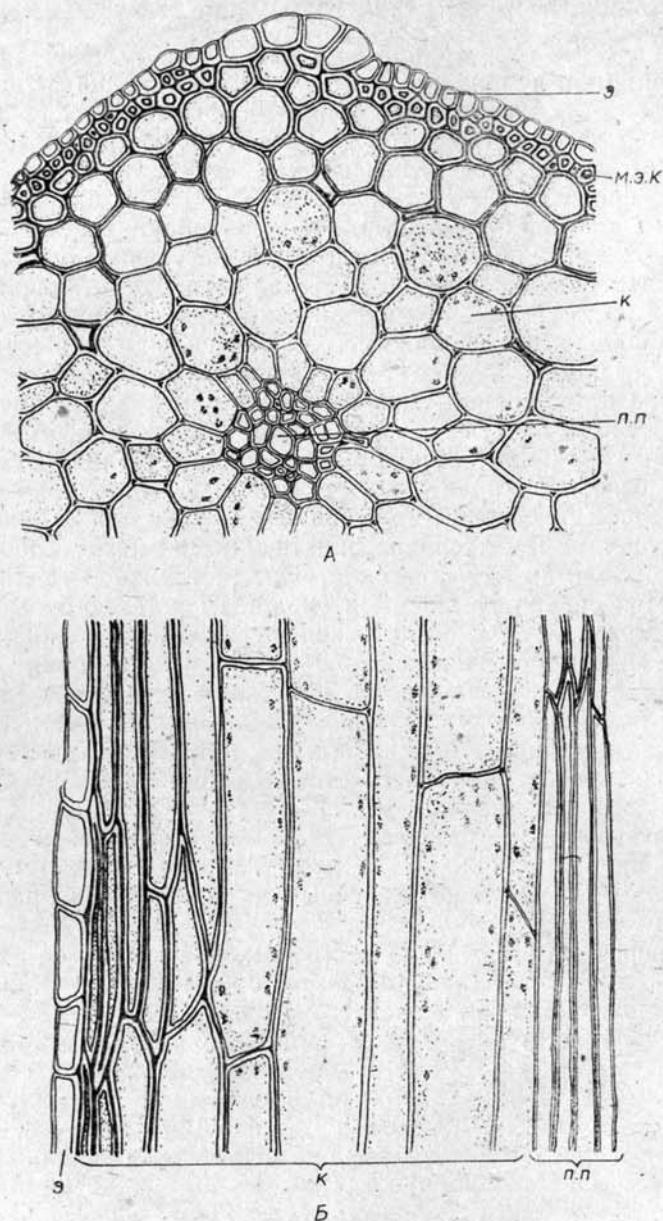


Рис. 1—46. Поперечный (А) и продольный (Б) разрезы стебля аулакоминума: э — эпидермис, м.э.к — механические элементы коры, к — кора, п.п — проводящий пучок

очертаний. Они резко отличаются своей величиной и формой от окружающих клеток коры, вследствие чего и весь пучок достаточно ясно выделяется на срезе. На продольном срезе через пучок видно, что клетки его очень сильно вытянуты в длину (рис. I—46, Б). Роль проводящего пучка, по-видимому, — проведение воды, поглощаемой из почвы, и вместе с водой растворенных в ней солей. По крайней мере, опыты, проведенные Г. Габерландтом над мхами, имеющими такое же строение, как и аулакомиум, показали, что вода гораздо быстрее поднимается по проводящему пучку, чем по клеткам коры. Однако надо заметить, что зеленые мхи получают воду не только «снизу» из почвы, но и «сверху», поглощая ее своими листьями и поверхностью стебля во время дождей и росы. Кора, окружающая проводящий пучок, довольно естественно распадается на кору внутреннюю и внешнюю. Внутренняя кора построена из более широких округло-многоугранных клеток с сравнительно несильно утолщенными стенками. Клетки самого внутреннего слоя ее, непосредственно прилегающего к проводящему пучку, имеют очень тонкие стенки и довольно ясно вытянуты в радиальном направлении, образуя нечто вроде влагалища проводящего пучка. В содержимом клеток внутренней коры бросаются в глаза многочисленные хлорофилловые зерна, содержащие обычно крахмал. На продольных разрезах видно, что ее клетки вытянуты по длине стебля. Внешняя кора построена из мелких клеточек с сильно утолщенными, окрашенными в желтый цвет стенками. Она образует сравнительно узкий пояс, окружающий внутреннюю кору. На продольных разрезах можно заметить, что клетки внешней коры — узкие, прозенхиматические. Роль внешней коры механическая, тогда как внутренняя кора имеет значение отчасти, как ассимилирующая ткань, отчасти, как место отложения запасных веществ. Эпидермис, окружающий стебель снаружи, образован одним слоем клеток. Его клетки мелки, прозрачны и вытянуты несколько по длине стебля. Стенки их утолщены, главным образом с внутренней стороны, где они сливаются со внешней корой. Радиальные стенки клеток эпидермиса также утолщены, внешние же не утолщены совершенно. Благодаря такому строению эпидермис весьма приспособлен к быстрому и легкому поглощению воды извне, именно через наружные стенки; у аулакомиум он играет, по-видимому, роль водоносной ткани.

Лист — ланцетный или линейно-ланцетный, слабо зазубрен на верхушке и с загнутым краем. Посередине резко выделяется средняя жилка, не доходящая до вершины листа, а оканчивающаяся на некотором расстоянии от нее. Пластинка листа на всем протяжении однослойна, за исключением средней жилки, которая состоит из нескольких тканей.

Вследствие этого, для изучения строения листа нет надобности прибегать к срезам, а достаточно, оторвав пинцетом отдельные листочки и положив их в каплю воды, рассматривать под микроскопом целиком. Рассматривая отдельный лист с поверхности, можно видеть, что весь он построен из округлых или округло-многоугольных клеточек; клетки эти снабжены довольно сильно утолщенными стенками, причем утолщения их сосредоточены преимущественно по углам, так что получается впечатление разреза колленхиматозной ткани. Кроме того, от верхней и нижней поверхности каждой клетки отходит довольно высокий сосочек, который особенно ясно виден на поперечных разрезах листа. С поверхности он представляется в виде круглого блестящего бугорка, вырисовывающегося при поднимании и опускании винта. Внутри клетки видны многочисленные хлорофилловые зерна. Для детального же ознакомления со строением средней жилки необходимы поперечные срезы через лист, такие срезы обычно попадаются при изготовлении поперечных срезов через стебель.

Для специального изготовления поперечных срезов листа надо брать верхушку стебля, где листья скучены, ирезать предварительно зажав всю ее в бузину. Средняя жилка с поверхности кажется состоящей из узких длинных клеток с сильно утолщенными стенками, являющимися по характеру своему механическими элементами, на поперечных разрезах листа видно, что средняя жилка резко выдается на нижней поверхности и образована комплексом тканей. Прежде всего, в глаза бросаются широкие круглые клетки, расположенные по середине средней жилки в один горизонтальный ряд. Продольный разрез через них показал бы, что здесь мы имеем дело с удлиненными тонкостенными клетками, расположенными продольными рядами по средней жилке. По обе стороны от этих клеток, кверху располагается по несколько слоев механических клеток, с узким просветом и с сильно утолщенными стенками. Наконец, с верхней и нижней стороны жилка ограничена верхним и нижним эпидермисами. Средняя жилка входит из листа в стебель, но до проводящего пучка не доходит и оканчивается во внешних слоях внутренней коры. У аулакомниум, как и вообще у громадного большинства лиственных мхов, нет настоящих листовых следов, какие мы наблюдали у кукушкина льна.

Вегетативное размножение. Аулакомниум, в отличие от политрихума, обладает специальными выводковыми почками. Они морфологически являются видоизмененными листьями и возникают на особых образованиях, носящих иногда название ложножек (*pseudopodium*).

Ложножка представляет собой сильно удлиненную в виде тонкой колонки верхушку стебля, она лишена настоящих

листьев и несет лишь редуцированные листья, сидящие на большом расстоянии друг от друга, а на конце собранные в головку выводковые почки; при этом, чем ближе к вершине, тем листья все более редуцируются, изменяются и приближаются по форме к выводковым почкам. Так как листья, сидящие на ложножке очень мелки и почти незаметны для невооруженного глаза, то ложножка представляется безлистной; благодаря этому, а также своему темно-зеленому цвету, она резко отличается от светлого, желто-зеленого стебля и всегда ясно заметна. Однако далеко не каждый стебель несет ложножку, хотя вообще они встречаются достаточно часто и нередко можно встретить большие дерновинки аулакомниум, в которых почти каждое растениеце вооружено темно-зеленой ложножкой. Вид таких дерновинок очень типичен, по одному присутствию ложножек можно безошибочно узнать аулакомниум.

Отдельная, вполне развитая выводковая почка представляет собой многоклеточное тельце, имеющее в очертаниях форму удлиненного треугольника; в разрезе она продолговато-овальная. К ложножке она прикреплена с помощью очень короткой, тонкой ножки, которая легко обламывается, и тогда выводковая почка становится свободной. Попадая в благоприятные условия, она начинает прорастать; отдельные клетки дают начало нитям протонемы. Для наблюдения прорастания выводковых почек, их необходимо высаживать на сырую почву, например в небольшой цветочный горшок или другой какой-либо сосуд, наполненный землей, и все время поддерживать во влажном состоянии, прикрыв сверху стеклянной пластинкой.

Половое воспроизведение. Аулакомниум — мох двудомный; антеридии и архегонии у него возникают отдельно друг от друга, на вершинах особых растенций. Они образуются в конце мая или начале июня. Собрание антеридиев, или «мужской цветок» имеет форму округлой широко открытой розетки, с темно-коричневой серединой, окруженной желтоватыми светлыми листьями. Темная середина заключает в себе собственно антеридии, листья же представляют перихеции. Собрания антеридиев всегда ясно заметны, и нахождение их не составляет труда. Для ознакомления с их строением приготовляется продольный срез, по возможности через центр «цветка». Срез может быть толстым, но, чтобы дать полную картину расположения антеридиев, он должен быть цельным. Для просветления срезов их можно или перевести в глицерин, или положить в раствор едкого калия (около 4%). На приготовленных таким образом срезах видно, что на расширенной верхушке стебля помещается значительное количество антеридиев; они располагаются тесной группой и перемешаны с многочисленными парафизами.

Снаружи вся группа антеридиев и парафиз окружена несколькими рядами листьев перихеция (рис. I—47). Антеридий построен так же, как и антеридий кукушкина льна, т. е.

он имеет короткую многоклеточную ножку, одет однослойной оболочкой и наполнен внутри спермагенной тканью; клетки стенки антеридия, находящиеся на верхушке его отличаются своей величиной от остальных; здесь образуется прорыв, через который из антеридия выходят сперматозоиды. Парафизы представляют собою довольно длинные нити, возвышающиеся своими концами над антеридиями; в нижней части они построены из узких цилиндрических клеток, в верхней же клетки эти становятся более короткими и широкими, нередко вздуваясь бочонкообразно. Самая верхняя

Рис. I—47. Собрание антеридиев аулакомниума (ориг.): *α* — антеридии, *п* — парафизы, *л* — листья

клетка заострена. Стенки клеток парафиз окрашены в желто-бурый цвет; внутри клеток видны немногочисленные хлоропласты. Как и у кукушкина льна, антеридии встречаются на различных стадиях развития, иногда, начиная с «отживших» уже антеридиев, от которых осталась только одна пустая оболочка, и с антеридиев, вполне зрелых, до самых начальных стадий, состоящих еще из небольшого числа клеток. Таким образом на «мужских цветках» аулакомниум можно при известном терпении проследить историю развития антеридия. Для этого надо приготовлять срезы тонкие и просвечивать их едким калием.

«Женские цветки» по своей внешности не выделяются так резко, как мужские; они весьма напоминают вегетативные почки, но у вегетативной почки листочки, ее окружающие, прижатые, так что вся она на верхушке кажется заостренной; листья же, окружающие собрание архегониев, наоборот, всегда оттопырены, вследствие чего «цветок» приобретает несколько растрепанный вид. Кроме того, вегетативная почка имеет яйцевидную форму, а собрание архегониев — форму небольшой розетки. Строение собрания архегониев познается на продольных разрезах, приготовляемых таким

же способом, как и срезы через собрание антеридиев. На этих срезах видно, что на вершине стебля помещается тесная группа архегониев (рис. I—48), окруженная снаружи несколькими рядами листьев. Архегоний здесь имеет то же строение, что и у политрихума; он сидит на ясно выраженной многоклеточной ножке, имеет брюшко, в полости которого находится яйцеклетка, и длинную, слегка извитую шейку, через которую проходит узкий канал, открывающийся на вершине шейки. Наряду с такими вполне созревшими, готовыми к оплодотворению или даже оплодотворенными архегониями можно найти и более молодые, еще не открывшиеся и заключающие в шейке ряд канальцевых клеток, а в полости брюшка над яйцеклеткой — брюшную канальцевую клетку и, даже еще более молодые стадии, вплоть до самых первых зачатков архегония, потому что заложение архегониев, так же как и антеридиев, происходит не сразу, а с большой постепенностью.

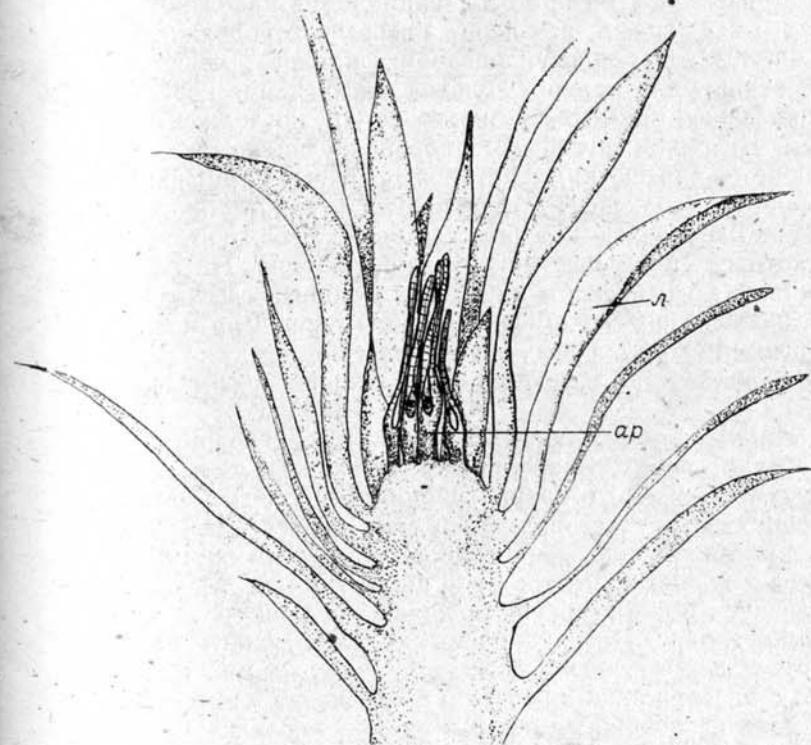
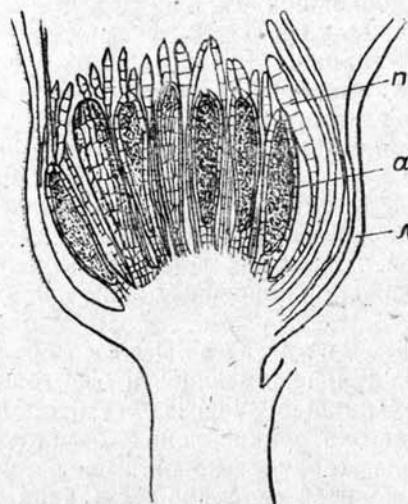


Рис. I—48. Собрание архегониев аулакомниума: *ар* — архегонии, *л* — листья

Архегонии, как и антеридии, образуются в конце мая или начале июля; в это же время происходит оплодотворение, и начинается развитие спорогония, но в текущем вегетационном сезоне протекают лишь первые стадии его развития окончательное же формирование и созревание спорогония совершается на следующий год.

Спорогоний возникает на каждом «женском цветке» лишь один, несмотря на большое число архегониев (8—15). Он, как и у кукушкина льна, состоит из длинной ножки, основанием своим внедряющейся в вершину стебля, и коробочки, сидящей на верхнем конце ножки. Коробочка довольно крупная, симметричная, согнутая, на спинной стороне выпуклая и почти прямая на брюшной. Она состоит из апофизы, урны и крышечки, прикрытой сверху небольшим колпачком. Апофиза выражена не резко и очень постепенно переходит в ножку, урна широкая, продолговато-яйцевидная сверху она прикрыта крышечкой, снабженной коротким тупым кловиком. Строение коробочки выясняется на продольных разрезах. При подготовлении срезов надо придерживать ся тех же правил, что и при разрезах коробочки кукушкина льна, т. е. срез должен проходить как раз через середину ее, захватывая наверху кловик крышечки и середину апофизы внизу; срез может быть толстым, но должен быть цельным. На таком срезе через коробочку видно, что сверху помещается крышечка, к которой с краев примыкает стенка коробочки, а непосредственно вниз отходит колонка; колонка идет через всю коробочку и внизу переходит в апофизу, к которой примыкают и стенки коробочки. По обе стороны колонки на ней висит широкий и длинный спорангий, наполненный спорами; между стенкой спорангия и стенкой коробочки находится воздушная полость, через которую проходят короткие нити, соединяющие спорангий со стенкой коробочки.

На продольных срезах кажется, что спорангии два — справа и слева от колонки, но поперечный срез через коробочку покажет, что спорангий собственно один; он окружает колонку со всех сторон, прирастая непосредственно к ней. Крышечка построена из тонкостенных паренхимных клеток, более крупных в центре ее и мелких у периферии. Ткань крышечки имеет строение подобное описанному выше для кукушкина льна. На границе между крышечкой и урной находятся широкие светлые клеточки, так называемое кольцо, здесь впоследствии происходит отделение крышечки от урны. Стенка коробочки состоит из 3—4 слоев клеток, несколько вытянутых по длине коробочки; они содержат хлорофилловые зерна. Самый наружный слой имеет черты, характерные для эпидермиса. Наружная стенка коробочки сильно утолщена и окрашена в бурый цвет. Колонка построена из

узких, вытянутых клеток. Стенка спорангия почти на всем протяжении однослочная, лишь внизу становится двуслоиной. Апофиза в верхней своей части, там, где она соединяется со стенкой коробочки, состоит из рыхлой ткани, снабженной многочисленными широкими межклетниками. Клетки ее содержат большое количество хлорофилловых зерен. Это — асимилирующая ткань. Эпидермис, одевающий апофизу, заключает в себе устьицу, построенные по типу устьиц высших растений, с настоящим отверстием.

Для изучения строения коробочки надо брать их молодыми, еще зелеными, и употреблять или в свежем состоянии или в фиксированном виде (96° спиртом); спиртовой материал режется легче.

Когда коробочка вполне созреет, крышечка с нее спадет, и тогда на краю урны обнаруживаются особого рода зубцы — перистом. Для ознакомления с перистомом необходимо брать старые, бурые коробочки, лучше с отпавшей уже крышечкой.

Препаровка его та же, что и перистома кукушкина льна, т. е. надо отрезать край урны с перистомом, затем, разорвав его иглой в одном месте, распластать в капле воды и прижать покровным стеклом. Перистом у аулакомниум двойной, он состоит из двух рядов зубцов. Зубцы наружного перистома грубой структуры, окрашены в желтый или бурый цвет и снабжены поперечными перекладинами; они имеют форму высоких равнобедренных треугольников. Внутренний перистом более нежной структуры; зубцы его прозрачны, без поперечных перекладин и спаяны между собой в виде оборочки приблизительно до половины своей высоты; между зубцами внутреннего перистома сидят тонкие реснички. К тому времени когда крышечка опадает, колонка обычно ссыхается и разрушается, и вся полость коробочки наполнена спорами. Споры представляют собою круглые клеточки, одетые толстой оболочкой со структурными утолщениями. Перистом играет важную роль при рассеивании спор. Отгибаясь в сухую погоду, он широко раскрывает отверстие урны и тем дает возможность спорам высыпаться; наоборот, пригибаясь в дождь и в сырую погоду, он закрывает отверстие коробочки и не дает возможности проникнуть воде внутрь ее и вызвать там преждевременное и бесполезное прорастание спор.

Как видно из приведенного выше описания, спорогоний аулакомниума отличается от спорогония кукушкина льна, во-первых, отсутствием внутренней воздушной полости между колонкой и спорангием, спорангий прирастает к колонке непосредственно, а во-вторых, строением перистома и отсутствием эпифрагмы.

Политрихум среди лиственных мхов является высшим типом, достигшим в строении своем наибольшей сложности,

какая только наблюдается в этом классе, аулакомниум же может служить примером типичного лиственного мха, образом, по которому построено громадное большинство представителей Bryales; различия наблюдаются лишь в деталях, как, например, в отсутствии проводящего пучка, в форме клеток листа, в строении средней жилки и т. д.

В качестве примера типичного лиственного мха *Aulacomnium palustre* может быть заменен любым акрокарпическим мхом и из них прежде всего можно рекомендовать обычные в нашей флоре различные виды *Mnium Hedw.* — мниум, *Dicranum rugosum Brid.* — дикранум морщинистый, *Funaria hygrometrica Hedw.* — фунария гигрометрическая и др.

Из них мы остановимся здесь лишь на *Mnium* и *Rhytidia delphus triquetrus*.

Mnium Hedw.

Различные виды рода *Mnium* — мниум очень обыкновенны в нашей флоре; они встречаются и в лесах на сырой почве и по мокрым болотистым лугам, образуя здесь нередко значительные заросли. Виды мниум — формы, по преимуществу, гигрофильные. Представители этого рода — крупные мхи с высокими прямостоящими или с длинными стелющимися стеблями, усаженными широкими листьями (рис. I—49). По этим большим, округлым или эллиптическим листьям, совершенно прозрачным и прорезанным темной жилкой, виды мниум легко отличаются от других лиственных мхов. Листья, покрывающие стебель, в нижней части его мелкие, но выше становятся более крупными, достигая наибольшей величины на вершине стебля, где они собраны в головчатую верхушечную почку. Внизу стебель покрыт густым войлоком ветвистых ризоидов сплетающих отдельные растеньица в плотную дерновинку. Под микроскопом, на лучке оторванных пинцетом и положенных в воду ризоидов можно видеть, что они состоят из длинных клеток, отгороженных друг от друга перегородками, нередко поставленными характерным образом наискось; стенки ризоидов окрашены в темный бурый цвет. По своему анатомическому строению стебель мниум весьма напоминает аулакомниум. Как и у последнего, у мниума на поперечных разрезах через стебель видно, что в центре стебля помещается ясно очерченный проводящий пучок, который состоит из мелких тонкостенных клеточек сильно вытянутых по длине стебля, как это видно на продольных разрезах. За проводящим пучком идет кора, состоящая ближе к пучку из широких многоугольных клеток, становящихся дальше к периферии все более мелкими и толкостенными. Снаружи стебель ограничен эпидермисом. У некоторых видов мниум граница между внутренней тонкостенной

частью коры и наружной толкостенной выражена довольно резко, так что можно говорить о внешней и внутренней коре. Широкие листья мниум однослойны на всем протяжении, за исключением средней жилки и края листа (так называемый рубец), построенных из нескольких слоев клеток.

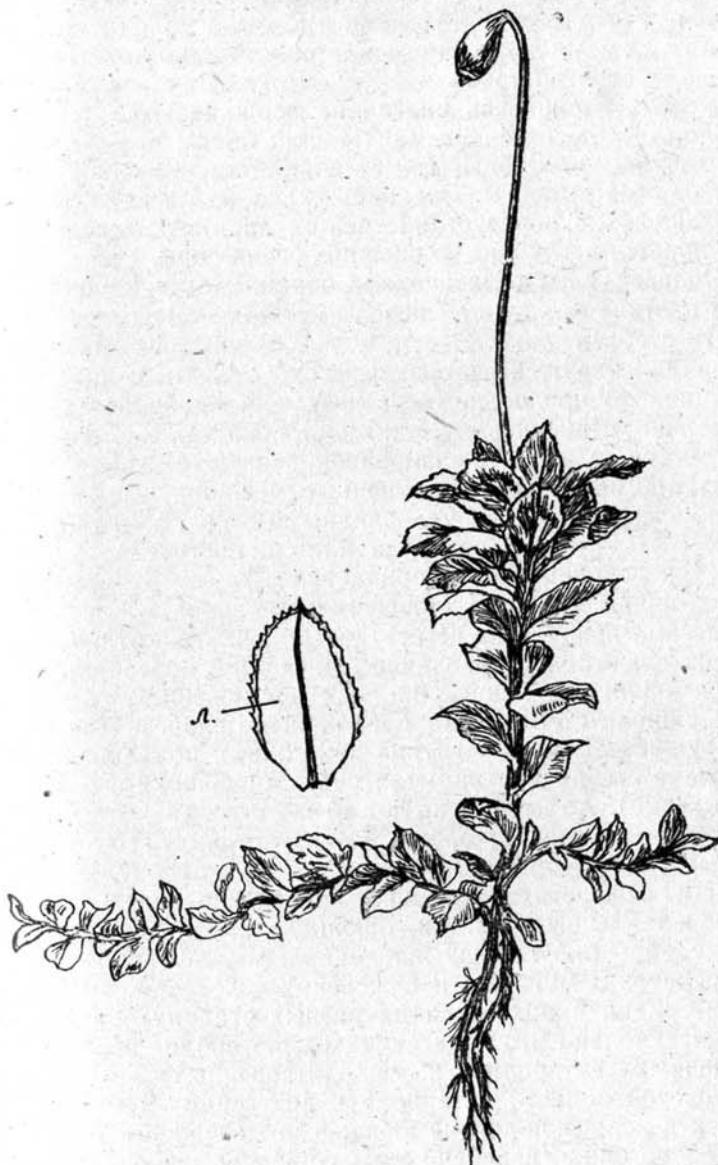


Рис. I—49. Внешний вид мниума *Mnium*: л — лист

Клетки пластинки листа крупные, имеют вид правильных многоугольников, расположенных нередко правильными косыми рядами, расходящимися от средней жилки. Внутри клеток видны многочисленные хлорофилловые зерна. Средняя жилка, проходящая по середине листа, состоит из узких толстостенных клеток прозенхиматического характера; на поперечных разрезах через нее можно было бы видеть, что она состоит из нескольких слоев клеток. Из таких же приблизительно клеток построены и рубец листа. Он окаймляет весь лист кругом, сливаясь иногда на вершине его со средней жилкой. У многих видов мниум края листа, кроме того, усажены зубцами. Зубцы представляют собой одноклеточные треугольные выросты. Средняя жилка из листа переходит в стебель, но не образует настоящих листовых следов, а заканчивается неглубоко во внешних слоях коры.

Половое воспроизведение. Собрание антеридиев — «мужские цветки» — крупные, ясно заметные, помещаются на верхушке стеблей и имеют форму небольших зеленых розеток, антеридии окружены широкими тоже зелеными листьями перихеция. По продольному разрезу через собрание антеридиев можно установить, что оно построено так же, как и у аулакомиум, т. е. на расширенной верхушке стебля расположены многочисленные удлиненные мешковидные антеридии, перемешанные с булавовидными парафизами. Парафизы состоят из одного ряда клеток, постепенно укрупняющихся к вершине, что и придает им форму булавы. Внутри клеток видны немногие хлорофилловые зерна. «Женские цветки» весьма походят на вегетативные почки, но отличаются от них несколько большей величиной и формой, более приближающейся к шарообразной. Они, как и «мужские», помещаются на вершинах стеблей. На продольных разрезах через них обнаруживается целая группа архегониев, помещающаяся на верхушке стебля и прикрытая снаружи широкими листьями (перихеций). Архегонии имеют то же строение, что и у аулакомиум; они имеют хорошо развитую ножку, состоящую из разных тканей, брюшко и очень длинную шейку. В зависимости от возраста архегония в нем можно видеть либо шейковые канальцевые клетки, брюшную канальцевую и яйце-клетку либо округлившуюся яйцеклетку, лежащую в полости брюшка. В мужских и в женских «цветках» можно найти антеридии и архегонии на разных стадиях развития, от молодых, только что залагающихся, до вполне зрелых и опорожненных антеридиев и оплодотворенных архегониев. В Московской области антеридии и архегонии у мниум образываются в первой половине июня; в это же время можно найти и спорогонии (развившиеся из яйцеклетки, оплодотворенной в прошлом году).

Спорогоний мниум, как и у аулакомиум, состоит из

ножки и сидящей на ней коробочки. Коробочка довольно крупная, правильная, наклоненная или повислая, сверху прикрыта маленьким косым колпачком, рано спадающим. Внутреннее строение коробочки совершенно совпадает со строением коробочки у аулакомиум. На продольных центральных срезах через нее мы увидим те же части: крылечку с перистом рядом внутри, колонку, проходящую через всю коробочку и окруженную спорангием, непосредственно прирастающим к колонке, стенку коробочки и апофизу. Между стенкой коробочки и спорангием находится воздушная полость, через которую протянуты зеленые нити. В апофизе помещается ассимиляционная ткань; эпидермис апофизы содержит устьица. После созревания коробочки и опадения с нее крылечки на краю ее можно обнаружить двойной перистом, как и у аулакомиум: внешний — из треугольных, бурых зубцов грубой структуры, снабженных поперечными перекладинами, и внутренний — желтый, перепончатый с узкими зубцами и тонкими ресничками.

Rhytidadelphus triquetrus (Hedw.) Warnst.
(*Hylocomium triquetrum* (L.) Br.)

Все вышеописанные представители типичных лиственных мхов характеризовались в своем анатомическом строении наличием проводящего пучка. Но существует значительное число видов, у которых проводящий пучок или совершенно отсутствует или редуцирован до последней степени. Примером мхов с таким строением стебля может служить обычный в нашей флоре *Rhytidadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst., ритидиадельфус трехгранный. Это обыкновенный лесной мох, повсюду встречающийся в лиственных лесах и покрывающий в них часто значительные пространства почвы. Он имеет довольно высокие, крепкие стебли, сильно разветвленные и прямо стоящие. И стебель, и ветви покрыты густо посаженными крупными листьями, собранными на верхушке в растрепанную головку. На поперечных срезах через наиболее толстый стебель мы увидим, что почти весь он состоит из паренхимных клеток коры, более широких и тонкостенных в центральной части и более мелких и толстостенных на периферии. Лишь в самом центре среза мы найдем группу из 5—6 очень мелких клеток, являющихся как бы заменой проводящего пучка других мхов. В тонких стеблях и в ветвях нет и такой группы клеточек, и здесь весь срез состоит из паренхимных клеток. С поверхности стебель одет эпидермисом. Лист характеризуется отсутствием средней жилки и вытянутыми «прозенхимными» клетками с сильно утолщенными стенками, снабженными порами.

Rhytidadelphus triquetrus может быть заменен другими видами

дами *Rhytidadelphus* или *Pleurozium* Mitt., например *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. — плеурациум Шребера, обычного лесного мха и др. Хороши также, как пример беспучкового стебля, виды *Orthotrichum* Hedw., живущего на стволах деревьев.

Прорастание спор. Спора лиственного мха представляет собой шарообразную клетку, одетую двумя оболочками — внешней толстой, снабженной нередко скульптурными утолщениями, и внутренней тонкой, плотно прилегающей к наружной и потому незаметной. Внутри споры видны капельки масла и хлорофилловые зерна. Попадая в благоприятные условия, споры начинают прорастать (рис. I—50). При это-

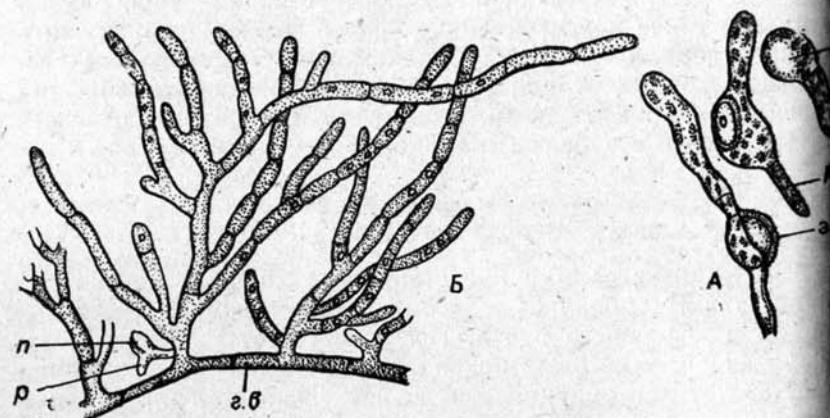


Рис. I—50. Прорастание спор фунарии *Funaria*: А — проросшие споры; Б — часть развитого предростка, около трех недель после прорастания споры: из ползущей по земле главной ветви (г.б) отходят боковые ветви, на одной из них развилась почка; в — вакуоль, р — ризоид, э — экаспорий, п — почка

споры сильно взбухают, затем внешняя оболочка ее лопается, и содержимое споры, одетое внутренней оболочкой, выходит наружу в виде сосочки. Внутри его видны яркие хлорофилловые зерна. Сосочек быстро удлиняется и превращается в нить, которая стелется по земле и продолжает расти на конце. По мере роста в нити появляются поперечные перегородки. Вместе с тем она начинает ветвиться и скоро превращается в целую систему сильно разветвленных и переплетающихся между собой зеленых нитей, так называемую протонему. Часть нитей протонемы уходит в землю, лишаясь при этом хлоропластов. Для протонемы характерны поперечные стенки, разгораживающие ее клетки, нередко посаженные наискось, что в особенности часто наблюдается в подземных частях. На нитях протонемы появляются вскоре почки, развивающиеся в листостебельный побег (гаметофор).

Споры лиственных мхов прорастают легко.

Для наблюдения за их прорастанием и получения протонемы можно взять любой мх. Споры из зрелой коробочки, сбросившей уже крышечку, можно высевать на сырую землю и все время поддерживать во влажном состоянии. Беря через известные промежутки времени (1—2 дня) с поверхности почвы споры и рассматривая их под микроскопом, можно следить за их прорастанием.

При благоприятных условиях через 2—3 недели вся поверхность почвы в сосуде затягивается сплошным зеленым войлоком протонемы, а вскоре начнут образовываться и почки.

Порядок *Sphagnales* — Сфагновые мхи

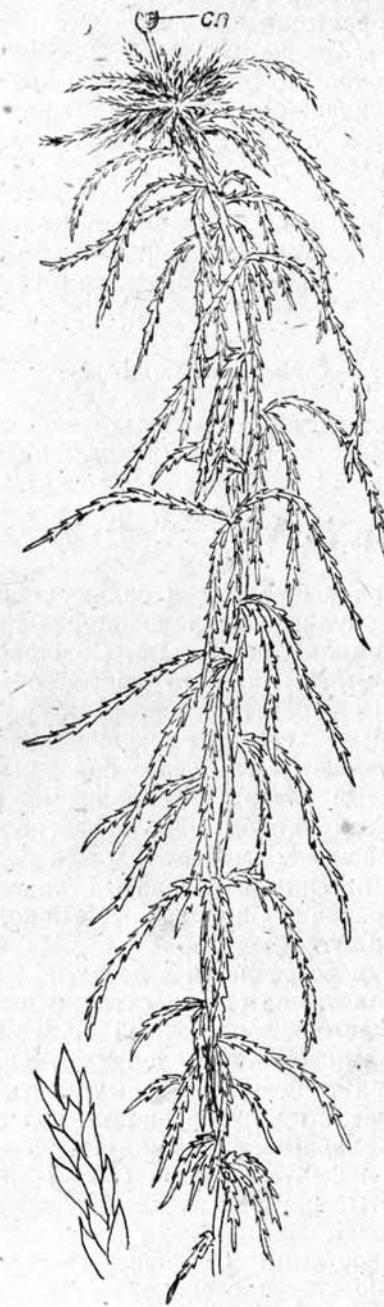
Порядок *Sphagnales* сфагновых, или торфяных мхов включает в себе всего одно семейство с единственным родом *Sphagnum*.

Sphagnum L.

Род *Sphagnum* — сфагнум, включает в себя большое число видов, около 320, нередко трудно между собой различимых и рассеянных по всему земному шару. Для Советского Союза указано около 40 видов этого рода. Это один из обычнейших мхов северной полосы. Представители этого рода, торфяные мхи, растут сплошными густыми дерновинками. Главным их местообитанием являются торфяные болота, где они образуют плотный и толстый ковер, покрывающий нередко собою десятки квадратных километров. Сфагновый покров имеет характерную окраску — желтоватую или беловато-сероватую, с различными оттенками беловатых, красноватых или буроватых тонов; окраска эта придает особый колорит всему торфяниковому пейзажу.

Помимо торфяников, сфагнум встречается в лесах, где нередко образуются обширные болота, на сырьих лугах, в ямах, т. е. во всех тех местах, где имеется достаточный запас воды, бедной растворимыми солями (главным образом кальцием). Общий облик его весьма типичен. Если вычленить из дерновины отдельное растение, то можно видеть, что оно состоит из довольно длинного слабого стебелька, сильно ветвистого и густо покрытого мелкими листьями (рис. I—51). У одних видов стебель беловатый или зеленоватый, у других окрашен в красновато-бурый цвет.

Для ознакомления с особенностями анатомического строения, удобнее всего брать именно эти последние виды, так как у них дифференцировка тканей выражена наиболее четко. Ветви, возникающие на стебле торфяного мха, трехро-



80

дов. На самой вершине находятся короткие торчащие веточки, плотно скученные и образующие здесь растрепанную головку. Далее вниз, на стебле ветви сидят более редко, пучками, от 2 до 7 ветвей в каждом, возникая около каждого четвертого стеблевого листа. Одни из этих ветвей более или менее отстоят от стебля (оттопыренные или торчащие ветви), другие направляются прямо вниз по стеблю (висящие веточки), довольно плотно прилегая к нему и образуя вокруг него своеобразный покров. Иногда одна из его ветвей начинает расти вверх, принимая форму и структуру стебля, на котором она образовалась. Каждый год из-под верхушки стебля вырастает такая ветвь, которая затем развивается дальше, как продолжение стебля, принимая его направление. Нижний конец стебля постепенно отмирает, вследствие чего верхние части его расходятся на несколько самостоятельных растений. Ризоидов у взрослого растения не имеется.

Анатомическое строение. Торфяной мох устроен значительно проще,

Рис. I—51. Внешний вид белого мха (сфагнума) *Sphagnum squarrosum*: сп — спорогоний

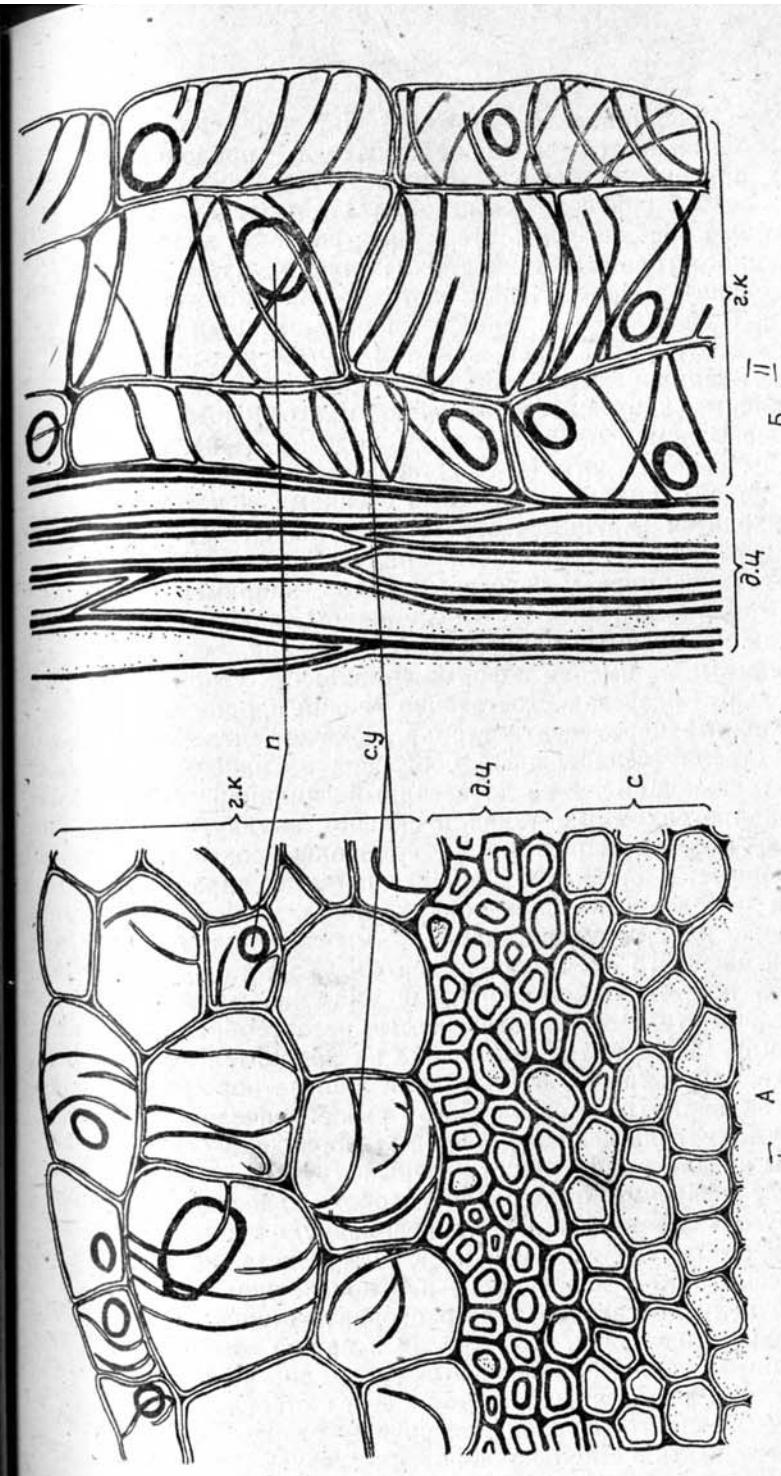


Рис. I—52. Участки полперечного (A) и продольного (B) разрезов стебля сфагнума: 2.к — гиалиновые клетки, п — пора, с — древесинный цилиндр, д.ч — спиральные утолщения, с.у — спиральные утолщения, сп — спорогоний

нежели представители порядка Bryales. Строение его стебля выясняется на поперечных и продольных разрезах, причем, как было указано выше, для разрезов удобнее брать виды с красноватым стеблем. На разрезах (рис. I—52) видно, что средняя часть стебля построена из довольно круглых, многоугольных, тонкостенных клеток (так называемая сердцевина). Центральная часть стебля окружена поясом клеток с сильно утолщенными и окрашенными в красноватый или буроватый цвет стенками (древесинный цилиндр). Далее кнаружи лежит зона из 2—4 слоев очень широких прозрачных клеток, составляющих многослойный эпидермис (так называемая наружная кора, коровой слой). Клетки его лишены содержимого (в естественном состоянии они наполнены водой), снабжены тонкими стенками, в которых местами находятся крупные отверстия — поры; при их помощи клетки сообщаются между собой. Кроме того, в оболочках клеток эпидермиса у некоторых видов, например *Sphagnum palustre* L. — сфагнума болотного, видны тонкие косые линии, это так называемые спиральные утолщения, особенно хорошо видимые — именно в форме спиральных утолщений — на продольных разрезах. Достаточно тонкий продольный разрез, проведенный через центр стебля, покажет, что центральная часть стебля (сердцевина) построена из паренхимных клеток, окружающий же ее древесинный цилиндр состоит из клеток прозенхимных, узких и сильно вытянутых по длине стебля. Клетки эпидермиса — широкие, более или менее удлиненные; в стенах их видны поры и спиральные утолщения в виде нескольких тонких линий, спирально идущих по стенке навстречу друг другу. У многих видов сфагнума клетки внешнего слоя эпидермиса около места прикрепления листьев принимают своеобразный вид, напоминая по форме реторту. Это так называемые ретортобразные клетки или ампулы. На вытянутой шейке их находится широкое отверстие, остальная же часть стены лишена пор. Таким образом, как видно из приведенного выше описания, в стебле сфагнума нет дифференцированных проводящих пучков, какие мы видели у лиственных зеленых мхов.

Лист сфагнума представляет собою однослойную округло-треугольную пластинку, прикрепленную широким основанием к стеблю. Для изучения строения листа, его необходимо рассмотреть с поверхности и в поперечном разрезе. Для первой цели достаточно просто оторвать пинцетом один или несколько листьев и, положив их в каплю воды, покрыть покровным стеклом. Поперечные срезы листа нередко попадаются при поперечных разрезах через стебель. Для специального же приготовления поперечных разрезов листа удобнее всего взять несколько коротких веточек, собранных из верхушки стебля в головку, и, зажав их в бузину, резать вс

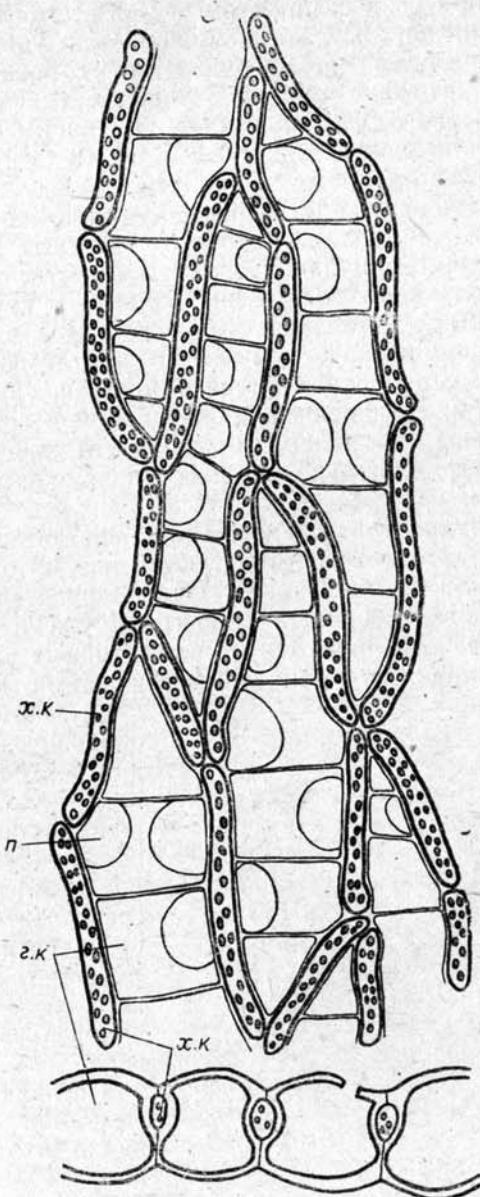


Рис. I—53. Лист сфагнума с поверхности и в разрезе: х.к. — хлорофиллоносные клетки, г.к. — гиалиновые клетки, п — поры

вместе в поперечном направлении; срезы класть в воду. Среди массы полученных при этом срезов всегда найдутся достаточно тонкие, чтобы на них можно было увидеть лист в поперечном разрезе. Рассматривая лист с поверхности, можно установить, что он совершенно лишен средней жилки и построен из двоякого рода клеток: из широких и бесцветных ромбических клеток (так называемые гиалиновые клетки) и узких, зеленых клеточек, зажатых между широкими (рис. I—53). Гиалиновые клетки построены так же, как и клетки эпидермиса стебля, т. е. это пустые, мертвые клетки, лишенные содержимого и наполненные в естественном состоянии водой. Оболочки их снабжены большими круглыми порами и спиральными утолщениями. Благодаря этим клеткам, а также эпидермису, сфагnum всегда напитан водой, как губка. Клетки второго рода являются длинными, трубчатыми, слегка извитыми, соединенные между собой в сетку (в ячейках ее заключены гиалиновые клетки). Это живые клетки; они несут хлорофилловые зерна и составляют ассимилирующую часть листа.

Половое воспроизведение. Собрания антеридиев и архегониев у торфяных мхов образуются или на одном и том же растении, или на различных. И те и другие развиваются на концах коротких торчащих побегов. Мужские ветви обычно довольно резко отличаются от вегетативных своей несколько большей толщиной, правильным

черепитчатым расположением листьев, и главным образом желтоватой или красноватой окраской этих листьев. Для изучения строения мужской ветви надо сделать продольный разрез, при этом срез провести так, чтобы он захватил ось. Мужские ветви — очень тонки, вследствие этого удобнее резать их в бузине.

На правильно прошедшем продольном срезе видно, что среди листьев на стебле помещается большое число антеридиев (рис. I—54). По своему внешнему виду и строению они более напоминают антеридии лиственных юнгерманний,

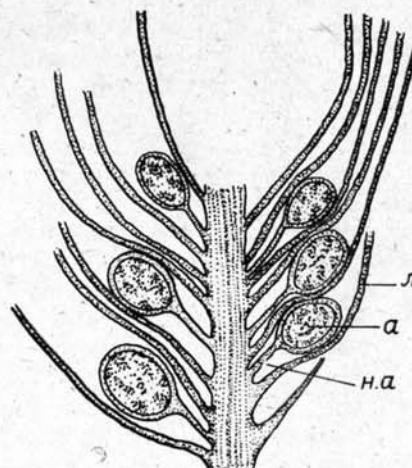


Рис. I—54. Часть антеридиальной ветви сфагнума в продольном разрезе: *a* — антеридии, *н.а.* — ножка антеридия, *л* — листья

чем зеленых лиственных мхов. Они шарообразной или овальной формы и сидят на длинной тонкой ножке; одеты однослойной стенкой, вся же внутренность их наполнена спермогенными клеточками. Когда антеридий созревает, он вскрывается на вершине; при этом способ его раскрывания близко напоминает акрогинные юнгерманнии. Верхняя часть стенки разрывается на несколько лоскутов, закручивающихся затем спиралью книзу. Из раскрывшегося антеридия выходит масса штапообразно извитых движущихся сперматозоидов.

Женские «цветки» почти не отличаются по внешнему виду от простых вегетативных почек. Продольный разрез через женский «цветок» покажет, что на вершине ветви помещается группа из нескольких архегониев, одетых снаружи кроющими листьями. Архегонии сфагнума имеют то же строение, что и архегонии зеленых лиственных мхов. Оплодотворение совершается обычным путем. Из оплодотворенной яйце-клетки развивается бесполое поколение, или спорогоний.

Спорогоний сфагнума состоит из крупной шарообразной коробочки и очень короткой ножки, так что коробочка первое время почти не выдается из окружающих ее листьев. Ко времени созревания спорогония верхушка стебля, в которую погружена его ножка сильно вытягивается и выносит довольно высоко коробочку (рис. I—51). Эта удлинившаяся часть стебля лишена листьев и производит впечатление настоящей ножки, на самом же деле она принадлежит гаметофиту и носит название «ложной ножки», в отличие от настоящей. Настоящая же ножка ограничена лишь верхним, несколько вздутым отрезком, непосредственно прилегающим к коробочке. На продольных разрезах через спорогоний граница между ложной и настоящей ножкой всегда ясно заметна.

Продольный срез через коробочку надо вести так же, как при изучении типичных лиственных мхов, т. е. стараться, чтобы разрез прошел через середину ее и срез был, по возможности, цельным (хотя бы и не особенно тонким). На таких срезах хорошо видно внутреннее строение коробочки (рис. I—55). Центральная часть ее занята колонкой, построенной из крупноклеточной паренхимной ткани. Колонка не доходит до вершины коробочки и сверху над ней помещается сводообразная полость, в которой находится спорангий, наполненный спорами. Далее следует многослойная стенка коробочки. Самый внешний слой ее дифференцируется в эпидермис. Составляющие его клетки отличаются от остальных как своей формой, так и довольно сильно утолщенными и окрашенными в темный цвет стенками. Эпидермис содержит большое число устьиц, обычно недоразвитых. Колонка книзу переходит в ножку спорогония, погруженную в «ложную ножку». В верхней части коробочки

дифференцируется круглая крылечка; граница ее отмечена клетками, более низкими по сравнению с остальными. Первоначально весь спорогоний одет тонким прозрачным колпачком, развившимся из стенки брюшка архегония.

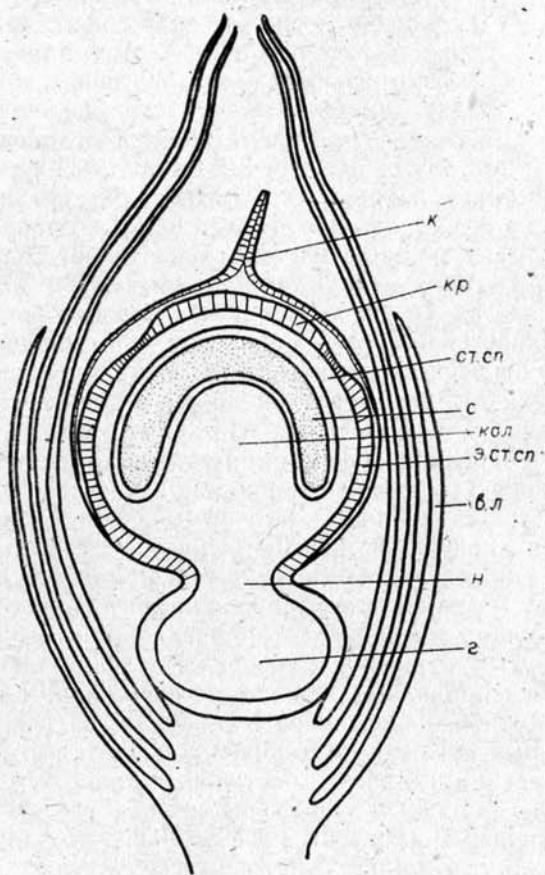


Рис. I—55. Спорогоний сфагnumа. Продольный разрез: *к* — колпачок, *кр* — крылечка, *ст.сп* — стенка спорогония, *с* — спорангий, *э.ст.сп* — эпидермис стенки спорогония, *н* — ножка, *г* — гаустория, *в.л* — вегетативные листья, *кол* — колонка

Но вскоре сильно разросшаяся коробочка прорывает его колпачок остается около ее основания в виде небольшой оборки. Ко времени окончательного созревания спор колонка, почти вся тонкостенная ткань коробочки и стенка споран-

гия ссыхаются и разрушаются, споры заполняют полость коробочки. Поэтому для изучения внутреннего строения коробочки следует брать молодые коробочки с непотемневшей еще стенкой; черные коробочки для этой цели уже не годятся. Вскоре затем коробочка вскрывается, причем крылечка отбрасывается с большой силой, и споры высеваются. Споры представляют собой тетраэдрические клетки, одетые двумя оболочками, внешней — толстой и окрашенной в темно-бурый цвет — и внутренней — тонкой и бесцветной. Попадая в подходящие условия, споры прорастают, давая начало пластинчатой протонеме, на которой уже затем образуется листостебельный побег.

ОТДЕЛ LYCOPODIOPHYTA — ПЛАУНОВИДНЫЕ

Этот отдел характеризуется микрофиллией (мелколиственностью): представители его имеют хорошо развитые стебли, покрыты мелкими, тесно сидящими листьями. Доминирующим поколением в цикле развития является спорофит.

Отдел объединяет два класса: Lycopodiopsida — плауновые, или ликоподиопсиды и Isoëtopsida — полушниковые (шильниковые), или изоэтопсиды.

КЛАСС LYCOPODIOPSIDA — ЛИКОПОДИОПСИДЫ, ИЛИ ПЛАУНОВЫЕ

Порядок *Lycopodiales* — Плауновые

К этому порядку плауновых принадлежат растения, характеризующиеся мелкими простыми листьями с единственной средней жилкой. Листья густо покрывают стебли, почти всегда хорошо развитые и разветвленные дихотомически. Спорангии образуются на верхней стороне обыкновенных листьев или на специальных спорофиллах, собранных в колоски; иногда спорангии помещаются на оси выше листа. Споры, как всегда образующиеся после редукционного деления, одинаковой величины. Сперматозоиды двужгутиковые.

В нашей флоре присутствует лишь семейство Lycopodiaceae с родами *Lycopodium* L. — плаун и *Phylloglossum* Киппзе. — филлоглоссум. В дальнейшем мы остановимся на представителях рода *Lycopodium*, плауна, любой из которых может служить в качестве примера для рассматриваемого семейства. Наиболее часто у нас попадается *Lycopodium clavatum* L. — плаун булавовидный; он и послужит нам в качестве типичного представителя, на котором мы ознакомимся со всеми характерными особенностями семейства.

Lycopodium clavatum L.

Lycopodium clavatum L. — плаун булавовидный (рис. II—1), часто встречается у нас по сыротятым лесам и кустар-

никам, покрывая своими ползучими стеблями нередко довольно значительные пространства среди другой травянистой растительности. У него длинный стелющийся по земле, дихотомически разветвленный стебель. От стебля вверх отходят короткие, также дихотомически разветвленные ветви. И стебель, и ветви густо одеты мелкими простыми линейными или линейно-ланцетными листьями, прикрепленными к стеблю широким основанием и заканчивающимися на вершине шиловидным отростком; вдоль листа проходит средняя

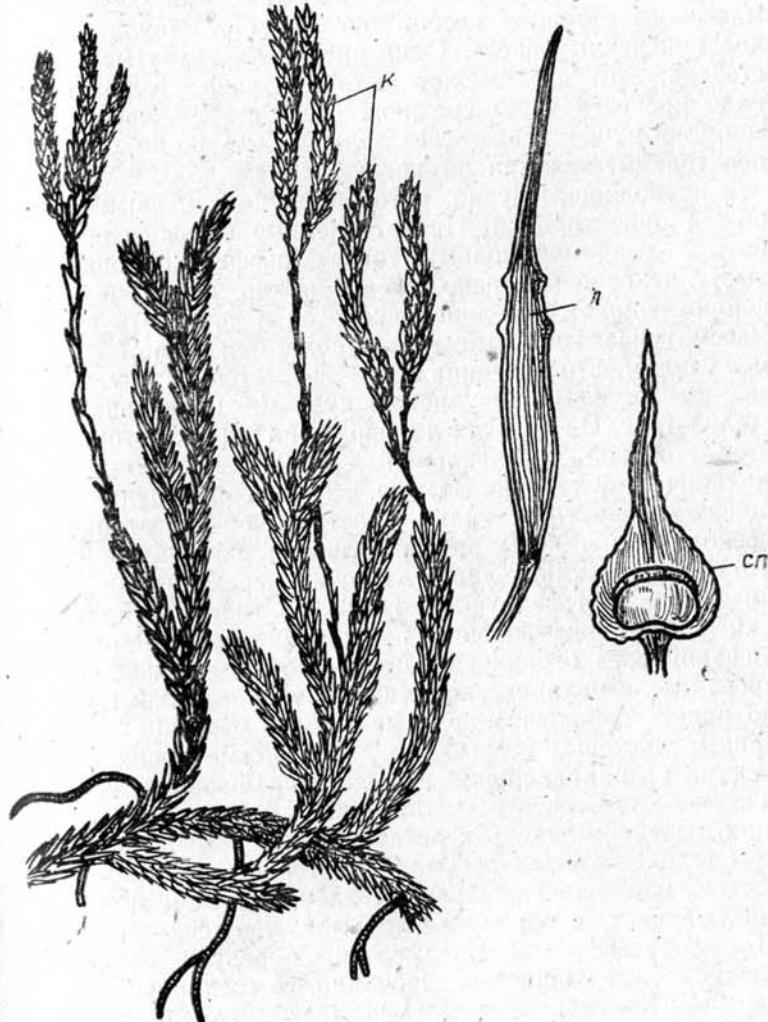


Рис. II—1. Внешний вид спорофита плауна булавовидного *Lycopodium clavatum*: *K* — колоски, *L* — вегетативный лист, *сп* — спорофилл

жилка. Листья на стебле располагаются по спирали в несколько рядов.

От нижней стороны стебля отходят корни, большей частью, как и стебель дихотомически разветвляющиеся. В июньюле на концах отдельных ветвей образуются спороносные колоски. Они сидят обычно по двое и помещаются на особых ножках, представляющих собой удлиненную часть стебля, покрытую редуцированными и редко посаженными листьями.

Анатомическое строение. Стебель. Для изучения анатомического строения стебля булавидного плауна приготовим два поперечных среза. Один—цельный, захватывающий весь стебель; этот срез может быть довольно толстым. Другой надо провести через среднюю часть стебля, через его проводящий пучок, и этот срез должен быть по возможности более тонким, так как он послужит нам для изучения деталей проводящего пучка, в то время как первый—лишь для общей ориентировки. Приготовленные срезы следует обработать хлор-цинк-иодом; тогда дифференцировка тканей выступит особенно ясно, срезы можно также обработать флуороглюцином с соляной кислотой и поместить в глицерин. Рассматривая цельный срез стебля при малом увеличении, мы увидим, что середина его занята одним круглым в разрезе центральным сосудистым пучком, правильнее сказать стелой (рис. II—2). Стела окружена корой, которая начинается широкой неправильной зоной толстостенных клеток механической ткани. За нею к периферии следует широкая полоса прозрачной ткани, построенной из тонкостенных, несколько вытянутых в радиальном направлении клеток. Тонкостенная ткань далее кнаружи переходит снова в механическую, построенную из таких же толстостенных клеток, как и ткань, окружающая проводящий пучок. Наконец, с периферии срез ограничен эпидермисом. В нескольких местах среза, как в механической, так и в тонкостенной тканях можно видеть небольшие круглые темные участки. Это перерезанные листовые следы, т. е. сосудистые пучки, отходящие от стелы и направляющиеся в листья. Разобравшись в общем строении стебля, в расположении тканей, его составляющих, перейдем теперь к детальному их изучению.

Стела построена весьма характерно (рис. II—3, II—4). Ксилема, окрасившаяся от хлор-цинк-иода в золотисто-желтый цвет, а потому резко выделяющаяся среди остальных неодревесневших элементов, образует лентообразные участки, то лежащие изолированно, то соединяющиеся друг с другом. При своем следовании по стеблю эти ленты древесины то анастомозируют, то вновь расходятся; вследствие этого на поперечных разрезах, проведенных в различных местах стебля, древесина будет представлять различную кар-

тину. Приглядываясь внимательнее к древесине при большом увеличении, мы увидим, что она построена из элементов различного диаметра: более крупных, многоугольных в очертаниях, и более мелких, округлых; первые лежат ближе к центру, вторые — ближе к периферии. Все эти элементы бу-

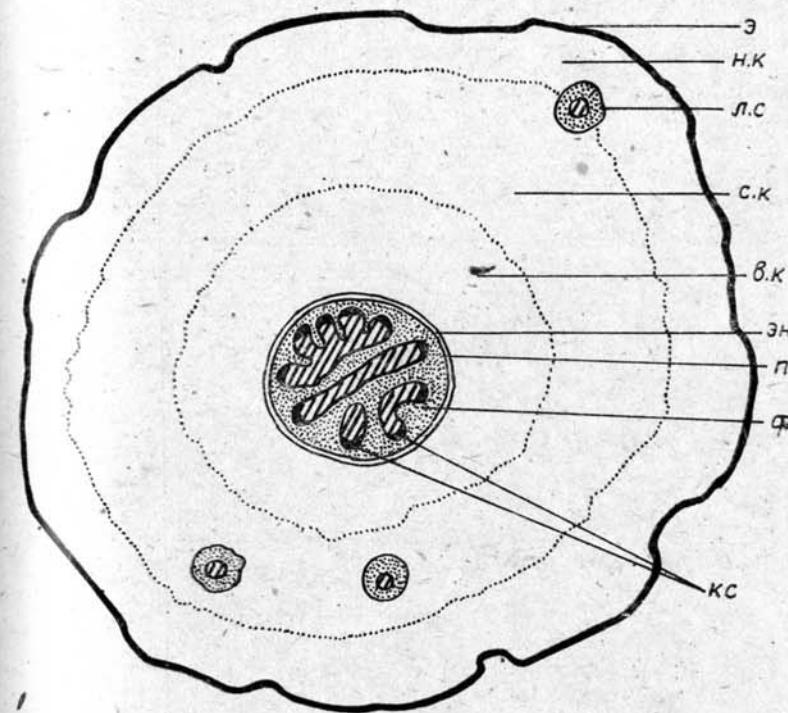


Рис. II—2. Схема поперечного сечения стебля плауна булавовидного:
э — эпидермис; н.к., с.к., в.к — наружная, средняя и внутренняя кора;
эн — эндодерма; п — перицикл; ф — флоэма; кс — ксилема; л.с — листевые следы

дут лестничными трахеидами, в чем можно легко убедиться на продольных разрезах через стелу. Среди трахеид зажаты мелкие клеточки, заполненные крахмалом, черно-синим от хлор-цинк-иода. Это — древесинная паренхима. Между лентами древесины располагаются узкие участки флоэмы, которая окружает и всю ксилему более или менее широким поясом. Флоэма построена из ситовидных клеток и лубянной паренхимы. Ситовидные клетки в сечении — угловатые, широкие, лишенные содержимого. Продольные срезы через флоэму обнаружат, что ситовидные

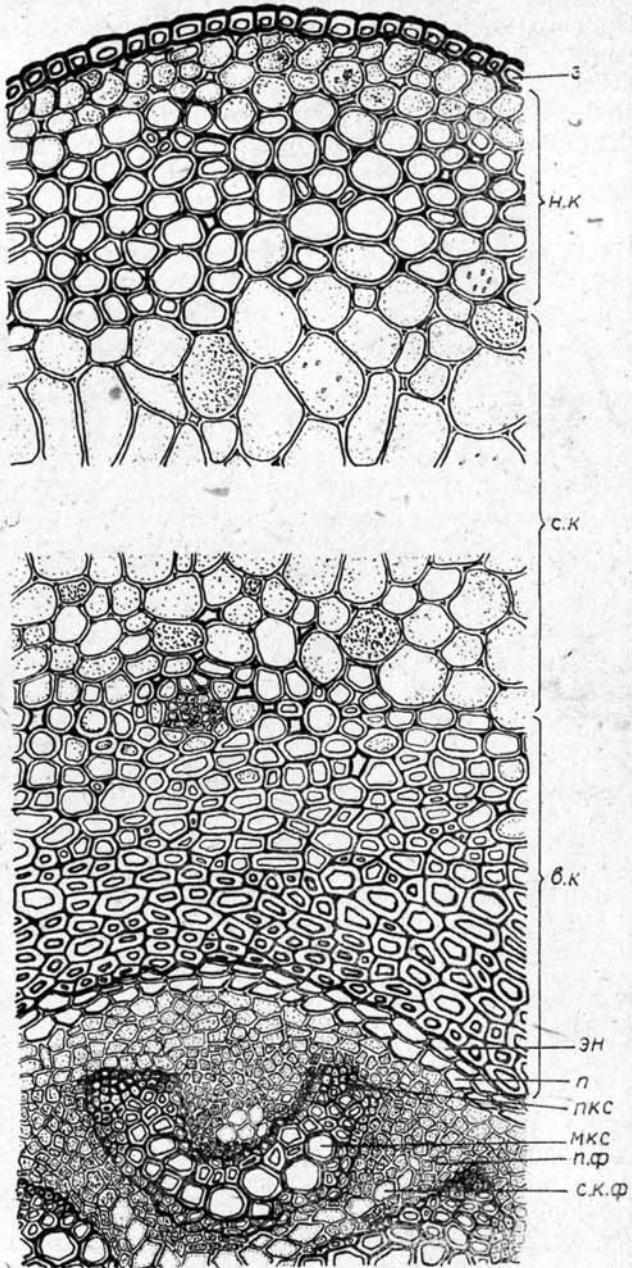


Рис. II—3. Участок поперечного среза стебля плауна булавовидного: э — эпидермис; н.к., с.к., в.к. — наружная, средняя и внутренняя кора; эн — эндодерма; п — перцикль; с.к.ф — ситовидные клетки флоэмы; п.ф — паренхима флоэмы, пкс — протоксилема; мкс — метаксилема

92

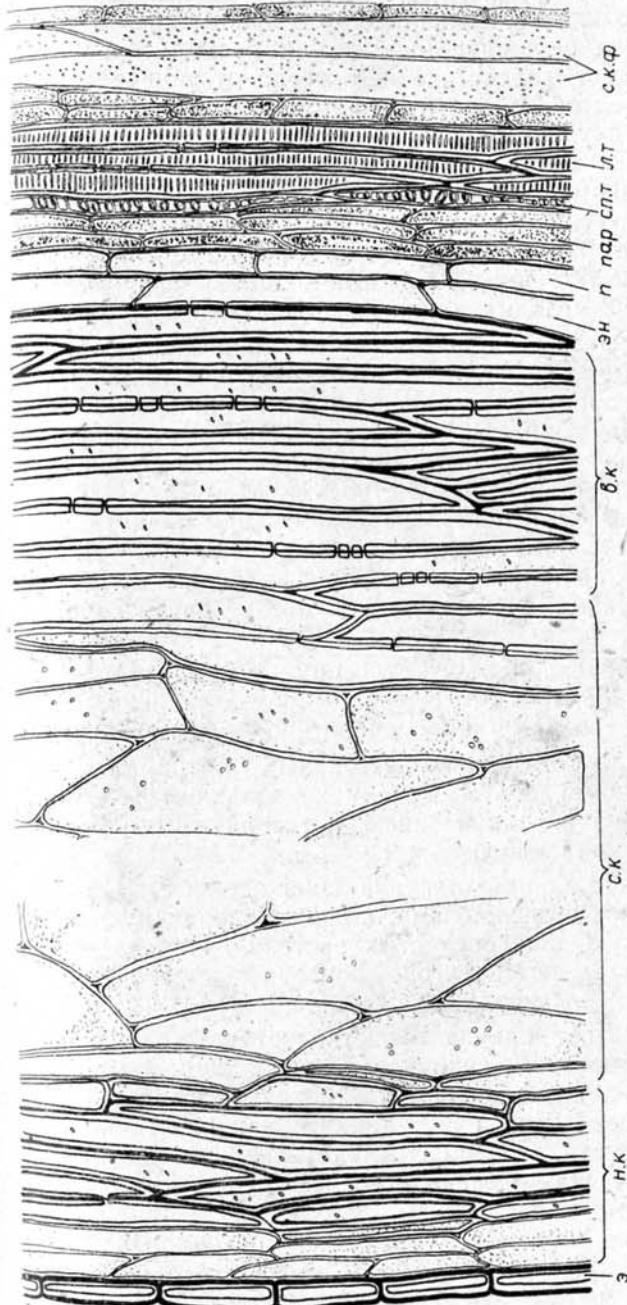


Рис. II—4. Участок продольного среза стебля плауна булавовидного: э — эпидермис; н.к., с.к., в.к. — наружная, средняя и внутренняя кора; эн — эндодерма; п — перцикль; с.к.ф — ситовидные клетки флоэмы; пар — паренхима; т — трахеиды; сп.т — спиральные трахеиды

93

клетки плауна представляют собой длинные трубы с мелкими ситами на продольных стенках. Лубяная паренхима — некрупные клетки, заполненные крахмалом. Вся лубянная часть пучка окрашивается хлор-цинк-иодом в синевато-фиолетовый цвет, вследствие чего резко ограничивается от золотисто-желтой ксилемы. За наружным поясом флоэмы лежит одно-двурядный, неясно выраженный перицикл; клетки его отличаются от элементов флоэмы гораздо более тонкими стенками. Снаружи стебла окружена эндодермой. Непосредственно к эндодерме примыкает механическая ткань, клетки которой имеют сильно утолщенные слоистые стены, пронизанные тонкими каналами-порами. На продольных разрезах они выглядят длинными веретеновидными клетками. На препаратах, окрашенных хлор-цинк-иодом видно, что утолщенные оболочки механических клеток не одревесневшие: хлор-цинк-иод окрашивает их в синий цвет; лишь срединные пластинки их одревесневают и от хлор-цинк-иода принимают желтую окраску. Тонкостенная паренхима никаких особенностей в своем строении не имеет. Наружная механическая ткань построена так же, как и внутренняя. Эпидермис состоит из низких клеточек с довольно сильно утолщенными наружными стенками. Как видно из приведенного выше описания, стебель плауна представляет собой плектостелу.

Корневище по-своему строению весьма напоминает наземный стебель. В его середине проходит стебла, имеющие такое же строение и окруженная широкой зоной коры.

Для приготовления постоянных препаратов из стебля можно рекомендовать окраску хризойдином (соответственно сафранином) с водной синью, с последующим затем заключением в канадский бальзам.

Корень. Корни плаунов придаточные. В их строении можно различить эпидемлю, широкую первичную кору и стелу, типичную для сосудистых растений. Иногда группы ксилемы располагаются дугой, образуя в поперечном сечении подкову.

Лист. Лист плауна представляет собой линейно-шиловидную пластинку, заканчивающуюся шиловидным отростком. Для ознакомления с внутренним строением, необходимо приготовить через него тонкие поперечные срезы. Это можно сделать, собрав в пучок несколько листьев и зажав их в бузину. На поперечном разрезе лист имеет овальные или ромбовидные очертания. Снаружи он одет эпидермисом, снабженным сильно утолщенными наружными стенками. В эпидермисе лежат многочисленные устьица обычного строения. В середине среза находится округлый проводящий пучок (средняя жилка). Мезофилл, лежащий между средней

жилкой и эпидермисом, образован хлорофиллоносными клетками, расположенными в радиальных рядах, разделенных крупными воздухоносными межклетниками. Для приготовления постоянных препаратов из листа, срезы удобнее всего заключать в глицерин-желатину.

Размножение. Спороносные колоски у булавовидного плауна возникают обычно по 2, изредка по 3—5, на вершинах вертикальных ветвей. Они помещаются на длинных ножках, представляющих собою удлиненную часть этих ветвей, покрытую более мелкими и реже посаженными, чем на стебле, листьями (рис. II—1, II—5). Ознакомление со строением спороносного колоска осуществляется на продольном срезе, который надо провести через ось колоска. Чтобы получить цельное впечатление, он по возможности должен захватывать значительный участок колоска. Толщина среза в данном случае большого значения не имеет. Для приготовления препаратов колоска лучше брать колоски, не вполне еще созревшие, так как они режутся легче. Колосок плауна состоит из многочисленных спорофиллов треугольно-яйцевидной формы с тонким волосовидным отростком на вершине. Спорофиллы тесно сидят на оси, покрывая друг друга. На внутренней стороне каждого из них помещается по одному крупному почкообразному спорангии. На осторожно оторванных пинцетом спорофиллах спорангии видны очень хорошо даже невооруженным глазом. На разрезах, прошедших через ось, можно видеть, что от оси отходят спорофиллы (рис. II—5), причем одна часть спорофилла расположена под прямым углом к оси, другая загибается кверху. На горизонтальной части находится один крупный спорангий, который виден в поперечном разрезе и поэтому имеет круглую форму. Он сидит на короткой ножке, заходящей отчасти и внутрь спорангия.

На нижней стороне спорофилла ткань всегда несколько нависает над ниже лежащим спорангием и прикрывает его, как покрывалом. Стенка спорангия однослойна. Полость спорангия заполнена спорами. Споры в спорангии образуются тетрадами, которые по созревании распадаются каждая на четыре. Споры одинаковой величины одеты двуслойной оболочкой — толстой сетчатой внешней экзиной, в свою очередь состоящей из двух слоев, и тонкой внутренней — интиной. Внутри споры можно различить содержимое, состоящее из цитоплазмы, ядра и капелек масла. Споры созревают в июле — августе; наиболее пригодное время их сбора — июнь. Для постоянных препаратов колоска и спор следует применять глицерин-желатину. Из спор плауна булавовидного вырастают очень своеобразные заростки. Они имеют форму небольшой мясистой чашечки, бесцветны и ведут подземный образ жизни. На верхней стороне их образуются ан-

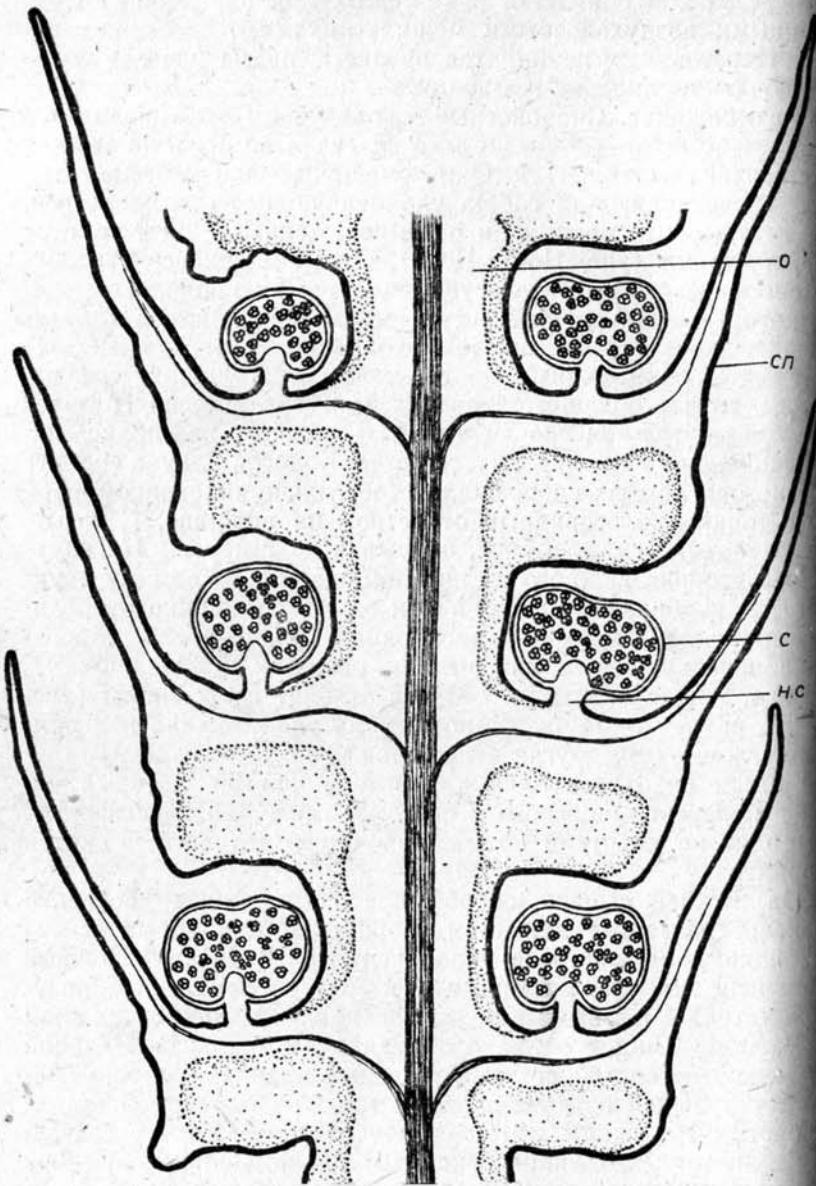


Рис. II—5. Схема продольного разреза спороносного колоска плауна булавовидного: *о* — ось колоска, *сп* — спорофилл, *с* — спорангий, *н.с* — ножка спорангия

теридии и архегонии. Нахождение их в природе является крайней редкостью.

КЛАСС ISOETOPSIDA — ИЗОЭТОПСИДЫ, ИЛИ ПОЛУШНИКОВЫЕ, ШИЛЬНИКОВЫЕ

Характерная особенность этого класса — то, что представители его образуют споры двух родов: микроспоры и мегаспоры. Микроспоры, отличающиеся малыми размерами, при прорастании дают начало сильно редуцированным мужским заросткам, несущим антеридии; мегаспоры — более крупных размеров, из них развиваются женские заростки, менее редуцированные, чем мужские. На них возникают архегонии.

К этому классу относятся два порядка: порядок *Selaginellales* — селагинелловые и порядок *Isoetales* — полушниковые, или шильниковые.

Порядок *Selaginellales* — Селагинелловые

К этому порядку принадлежит сем. *Selaginellaceae* с единственным родом *Selaginella* — селагинелла, или плаунок, насчитывающий около 600 видов.

Selaginella Beauv.

В Московской области *Selaginella* Beauv. — селагинелла, или плаунок не встречается, но в оранжерейной культуре различные виды ее нередки; кроме того, она в диком виде попадается на Кавказе (*Selaginella helvetica* Link. — селагинелла шведская), Финляндии, Карельской АССР (*Selaginella selaginoides* (L.) Link. — селагинелла селаговидная), в Сибири (*Selaginella sanguinolenta* (L.) Spring. — селагинелла кровавопятнистая), в Забайкалье, Хабаровском крае.

Виды плаунка — полукустарники или травянистые растения, имеющие форму невысоких густых кустиков. Их сильно ветвящиеся, большей частью дитхимически, стебли обильно покрыты мелкими простыми листьями (рис. II—6). На стебле листья расположены в четыре ряда. При этом для многих видов характерно не одинаковое развитие листьев: у двух верхних рядов они меньшей величины, чем у двух остальных (так называемая аизофилия). Корни у одних видов образуются непосредственно на стебле, у других — на особых ризофорах: безлистных, корнеобразных выростах, возникающих на стебле (рис. II—6, A). На вершинах стеблей образуются спороносные колоски; они обычно четырехгранные, построенные из килеватых спорофиллов, расположенных на оси в четыре ряда. На каждом спорофилле находится микромегаспорангий.

Анатомическое строение. Стебель. Анатомическое строение стебля селагинеллы выясняется при изучении поперечных срезов (рис. II—7, II—8). Для этого, как и для анатомического строения плауна, приготовим два среза: один цельный захватывающий весь поперечник стебля (он может быт

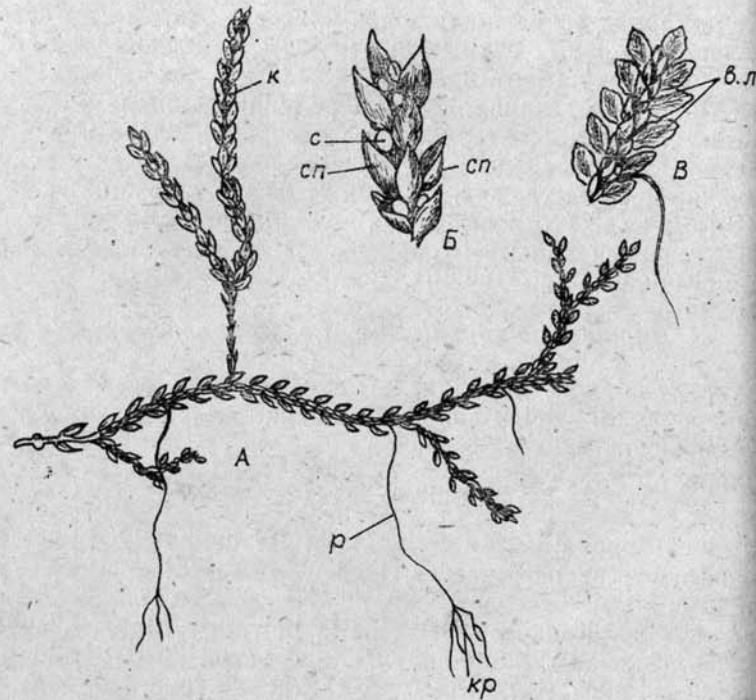


Рис. II-6. Внешний вид плаунка (селагинеллы) *Selaginella*: А — общий вид растения, Б — участок колоска, В — участок вегетативного побега; р — ризофоры, кр — корни, в.л — вегетативные листья, к — колосок, сп — спорофиллы, с — спорангии

толстым) для общей ориентировки, и второй — возможны тонкий, через среднюю часть его с проводящими пучками. На первом срезе при слабом увеличении увидим, что в середине стебля расположены в зависимости от вида одна или несколько стел, подвешенных однорядными нитями в особо заполненной воздухом полости. За полостью идет кнаружи кора, ограниченная с периферии эпидермисом. Переходя к детальному изучению отдельных тканей стебля на тонком срезе, мы, применяя более сильное увеличение, увидим, что в центре стелы расположена ксилема, состоящая из довольно широких лестничных трахеид; по обеим сторонам лежит по группе мелких элементов протоксилемы. Ксилема

со всех сторон окружена флоэмой, образованной более крупными ситовидными трубками и мелкими клетками лубяной паренхимы. Далее находится перицикл. Эндодерма дает начало трабекулярным нитям, подвешивающим стелу в воздухоносной полости. Кора построена из тонко-

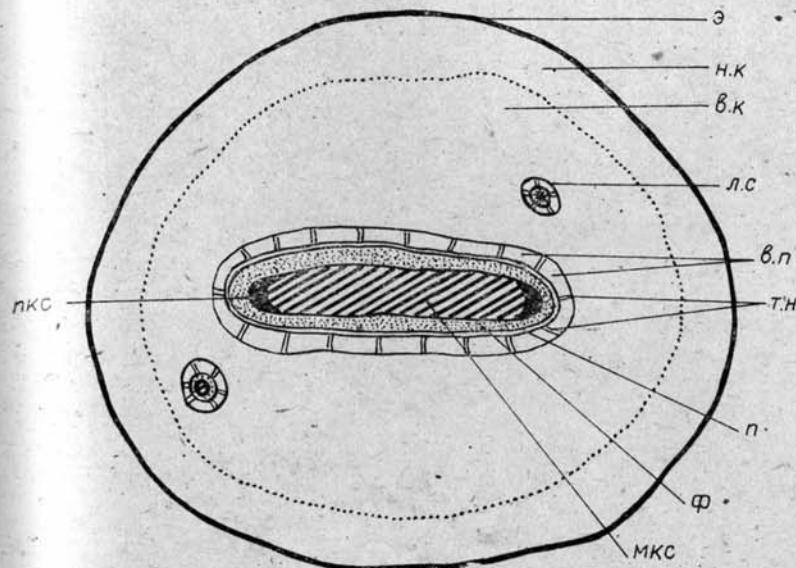


Рис. II-7. Схема поперечного сечения стебля селагинеллы: э — эпидермис, н.к., в.к. — наружная и внутренняя кора; в.п. — воздухоносная полость; т.н. — трабекулярные нити (эндодерма); п — перицикл; ф — флоэма; пкс — протоксилемма; мкс — метаксилемма; л.с. — листовой след

стенных паренхимных клеток, иногда соединенных плотно друг с другом, иногда заключающих между собой небольшие межклетники. В периферических слоях коры находятся довольно многочисленные хлорофилловые зерна. Эпидермис состоит из невысоких клеток с утолщенной наружной стенкой.

Лист. Тонкий поперечный разрез через лист показывает, что он построен довольно просто. В нем мы отличим верхний и нижний эпидермисы, состоящие из довольно высоких клеток. Между эпидермисами помещается мезофилл, обвязанный губчатой паренхимой. У некоторых видов селягинеллы под верхним эпидермисом мезофилл носит характер палисадной ткани. В середине пластинки листа проходит

единственная жилка, состоящая из проводящего концентрического пучка. Характерной особенностью листа является то, что в клетках его вместо обычных хлорофилловых зерен находятся крупные хроматофоры. В клетках эпидермиса они представляют собою широкую зеленую пластинку, занимаю-

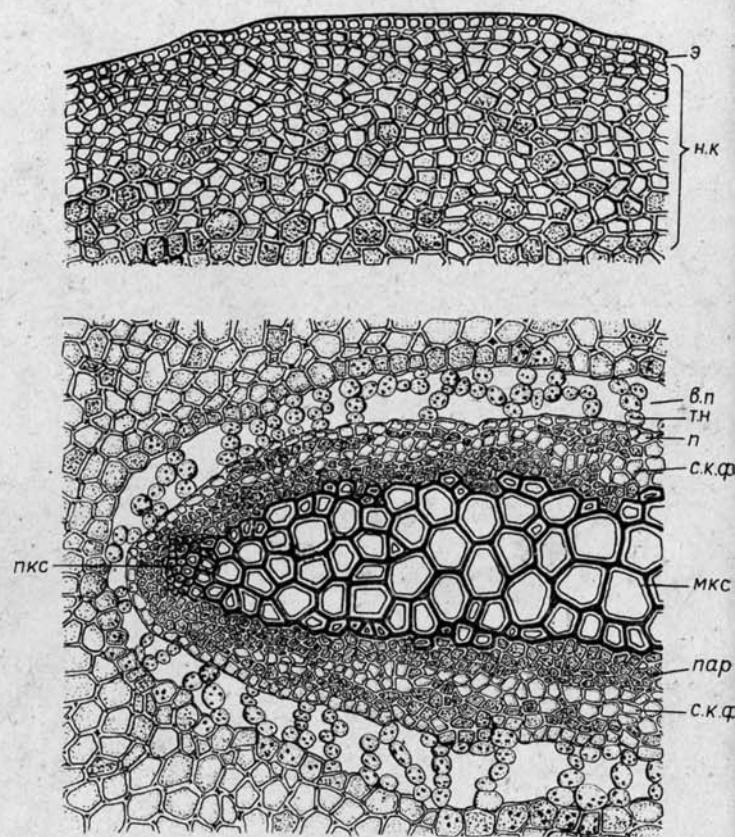


Рис. II-8. Участок поперечного сечения стебля селагинеллы: э — эпидермис, н.к — наружная кора, в.п — воздухоносная полость, т.н — трабекулярные нити (эндодерма), п — перицикл, с.к.ф — ситовидные клетки флоэмы, пар — паренхима, пкс — протоксилема, мкс — метаксилема

щую дно и отчасти бока клетки. В клетках мезофилла большую частью лежит по несколько более мелких пластид. Внимательное изучение их обнаруживает, что они связаны друг с другом тонкими бесцветными нитями. Кроме того, в качестве особенности листа селагинеллы следует отметить при-

существие в эпидермисе некоторых видов сильно утолщенных механических клеток. У основания листа помещается весьма характерное для селагинелл образование, так называемый язычок (*ligula*). Язычок имеет вид небольшой треугольной пластинки, нижней расширенной частью (*glossopodium*) он погружен в ткань основания листа. Язычок, однако замечен только у очень молодых листьев.

Размножение. Споронос-

ные колоски образуются на вершине ветвей (рис. II-6, II-9). Они четырехгранной формы и состоят из плотно налегающих друг на друга спорофиллов. Для ознакомления со строением колоска и спорофиллов необходимо сделать через него продольный срез таким образом, чтобы разрез проходил как раз через ось. При этом надо стараться, чтобы срез был по возможности цельным. При этом можно увидеть, что на оси помещаются спорофиллы, прикрепляющиеся к ней довольно толстым основанием и несколько загибающиеся концом вверху (рис. II-9). Над каждым спорофиллом, в углу между ним и осью сидит спорангий, кнаружи от него находится язычок. Спорангии двух родов: микроспорангии и мегаспорангии. Первые помещаются по преимуществу в верхней части колоска (на самой вершине спорангии обычно недоразвиваются). В продольном разрезе микроспорангий овальной или яйцевидной формы. Он сидит на короткой ножке. Стенка его трехслойная, при чем два внешних слоя принадлежат собственно самой стенке, третий же, самый внутренний, представляет собою сохраняющийся, выстилающий слой, так называемый тапетум (*tapetum*). Полнота спорангия наполнена многочисленными

микроспорами — мелкими клетками округло-тетраэдри-

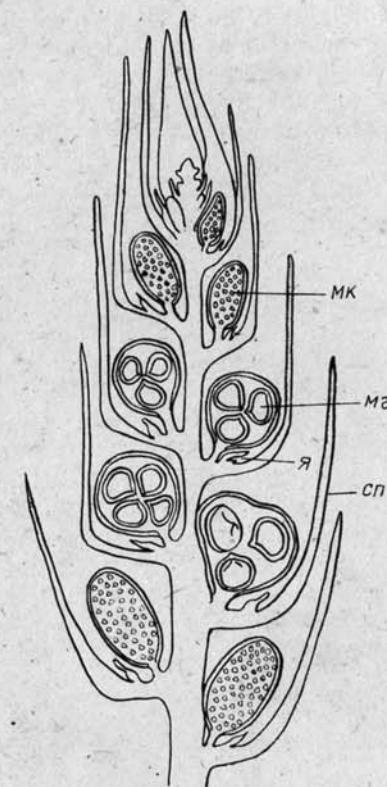


Рис. II-9. Схема продольного разреза верхней части спороносного колоска селагинеллы: мк — микроспорангий, сп — спорофилл, мг — мегаспорангий, я — язычок

ческой формы, одетыми довольно толстыми оболочками. Для небооруженного глаза микроспорангии в колоске представляются оранжевыми крупинками.

Микроспоры селагинеллы являются мужскими спорами. При прорастании внутри них образуются сильно редуцированные мужские заростки с антеридиями, дающими начало двухгутниковым сперматозоидам.

Мегаспоранги устроены в общем так же, как микроспоранги, но они крупнее и шире. Внутри каждого мегаспорангия лежат четыре очень крупные мегаспоры. Это — тетраэдрические клетки, одетые очень толстой, шиповатой и окрашенной в черный цвет оболочкой. В спорангии они располагаются по углам тетраэдра.

Мегаспоры — женские споры, в них развиваются женские заростки с архегониями, не покидающие оболочки споры. Оплодотворение происходит в каплях воды. У развивающееся из зиготы проростка долго сохраняется оболочка споры (рис. II—10).

Для приготовления постоянных препаратов из селагинеллы можно применять: окраску хризоидином (сафрином) с водной синью, с заключением в канадский бальзам или заключение неокрашенных срезов в глицерин-желатину, причем последняя среда особенно удобна для препаратов колоска, спорангииев и спор, а также для срезов листа.

Порядок Isoëtales — Полушниковые, или Шильниковые

К порядку Isoëtales — полушниковых, или шильниковых принадлежит одно семейство Isoëtaceae с единственным ныне живущим родом *Isoëtes* L. — полушник (шильник, изоэт). Полушник обнаруживает во многих чертах своего строения и развития сходство с селагинеллами. Ранее вместе с ними

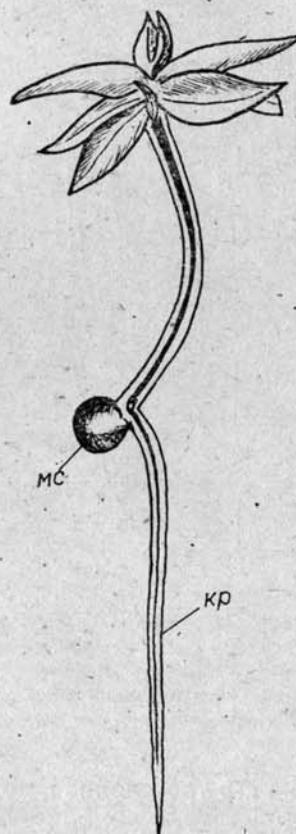


Рис. II—10. Проросток селагинеллы: кр — корни, мс — мегаспора

он причислялся к разноспоровым плаунам. Однако наряду со сходством, наблюдается и значительное отличие от селагинелл, в силу чего в настоящее время род *Isoëtes* выделяют в особый порядок. К порядку полушиниковым относятся многолетние растения, ведущие по большей части подводный образ жизни, они поселяются на дне озер на незначительной глубине. У них короткий луковицеобразный стебель (рис. II—11), покрытый тесно посаженными листьями, в нижней своей части расширенными, кверху суживающимися в шиловидный отросток, у некоторых видов до 1 м длиной. Стебель в разрезе первоначально округлый, впоследствии становится двух- или трехлопастным; из промежутков между лопастями выходят тонкие, длинные корни, разветвляющиеся дихотомически. На расширенной части листа, на внутренней стороне его образуются спорангии. Спорангии помещаются по одному в особом углублении — ямке, выше которой находится язычок — трехугольный листовидный пришлород: микроспорангии, заключающие мелкие микроспоры, и мегаспорангии, наполненные крупными мегаспорами. В микроспоре при ее прорастании образуется антеридий, дающий начало многожгутиковым сперматозоидам. В мегаспорах развиваются женские заростки с архегониями. Для нашей флоры указаны два вида: *Isoëtes lacustris* L. — полушиник озерный и *Isoëtes echinospora* Dur. — полушиник колючий. Они встречаются изредка в северной полосе европейской части СССР по озерам, в береговой полосе на незначительной глубине, выбирая по преимуществу песчаный грунт. Любой из этих видов может служить материалом для ознакомления с порядком Isoëtales. Ниже мы даем описание *Isoëtes echinospora* Dur.

Isoëtes tenella Lem. ex Desv. (*Isoëtes echinospora* Dur.)

Isoëtes tenella Lem. ex Desv. — полушиник колючий, как и *Isoëtes lacustris* L. — полушиник озерный, по своему внешнему облику напоминает луковичное растение (рис. II—11); у него короткий утолщенный стебель, покрытый тесно расположенным, налегающими друг на друга листьями. От нижней части стебля — ризофора — отходят многочисленные тонкие корни, разветвленные дихотомически. В молодости стебель и ризофор в разрезе круглые, но с течением времени ризофор становится лопастным; из бороздок между лопастями выходят корни. Листья прикрепляются к стеблю широким основанием; в нижней части они относительно сильно расширены, но кверху довольно скоро суживаются и переходят в узкую, шиловидную часть. На расширенной части

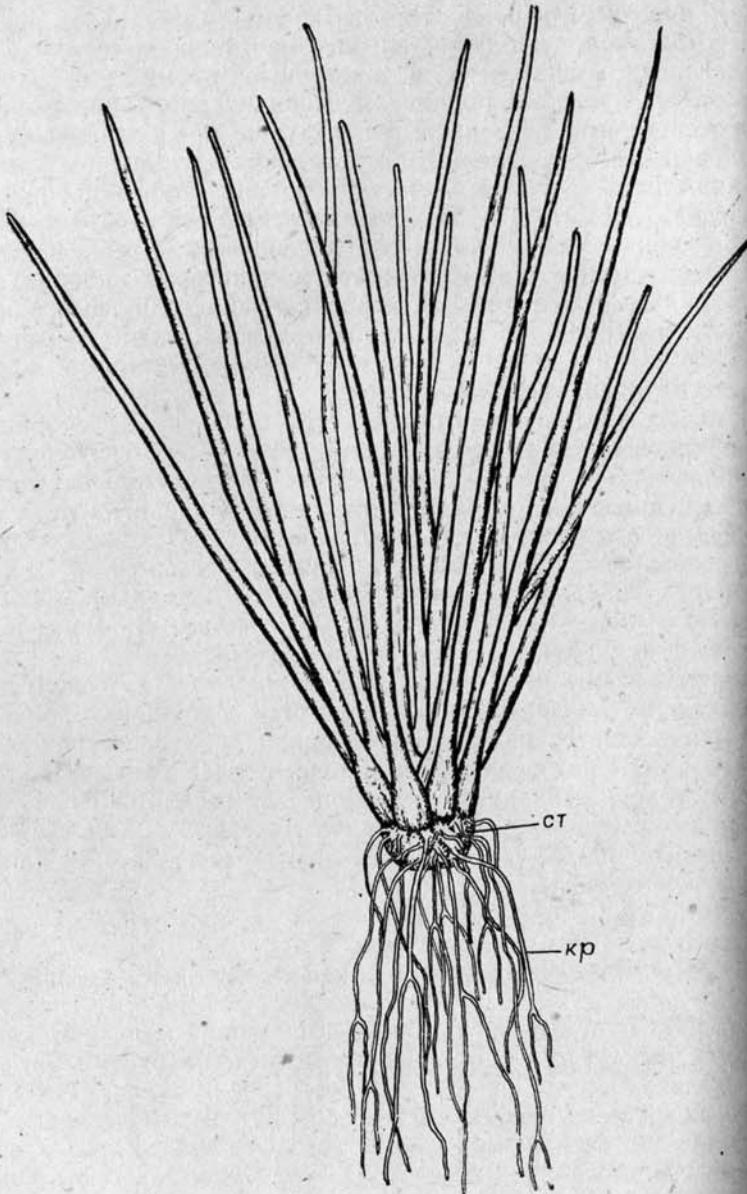


Рис. II—11. Внешний вид спорофита полушника колючего *Isoëtes tenella*: *kr* — корни, *ст* — стебель

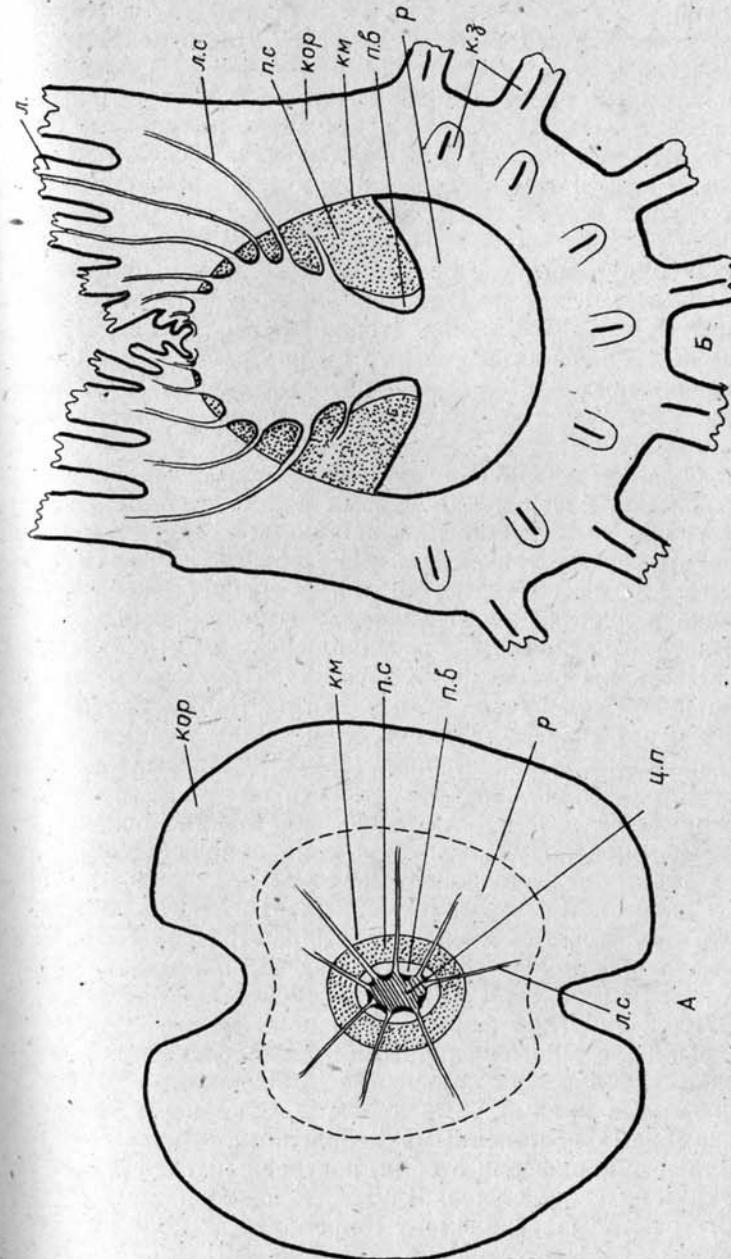


Рис. II—12. Схема поперечного (А) и продольного (Б) разрезов стебля полушиника озерного *Isoëtes lacustris*: *л* — листья, *л.с* — листовые следы, *кор* — кора, *р* — ризофор, *к.з* — корневые зачатки, *к.з* — «камбий», *п.б* — паренхимный проводящий пучок, *ч.п* — центральный слой, *ч.п* — прозрачный слой

листа, на внутренней поверхности, в ямках (fovea) сидят спорангии.

Анатомическое строение. Стебель. Для ознакомления с анатомическим строением стебля необходимо сделать через него поперечный разрез, проводя его несколько выше основания стебля (II—12). Стебель колючего полушника почти лишен каких-либо одревесневых элементов, вследствие чего он очень мягок, и тонкие срезы через него приготовить довольно трудно. Чтобы срезы были прозрачнее, можно рекомендовать рассматривать их в глицерине. В середине стебля находится округлый участок ткани, ясно видимый уже невооруженным взглядом. Этот участок принимается за центральный проводящий пучок стебля (гаплостелу). Уже при малом увеличении видно, что он построен из тонкостенных паренхимных клеток, среди которых находятся спиральные трахеиды, — клетки, снабженные тонкими спиральными утолщениями.

При большом увеличении в проводящем пучке видно, что от центральной части пучка лучами во все стороны отходят узкие полоски, состоящие из спиральных трахеид (в середине) и вытянутых тонкостенных клеток по сторонам. Это листовые следы — ответвления от центрального пучка, отходящие в листья. Они сначала идут горизонтально в стебле, затем загибаются вертикально вверх и входят в листья. Часть же ответвлений загибается вниз и переходит в корни. Такой ход пучков ясно виден на тонких продольных разрезах через стебель. Промежутки между лучами пучков заполнены паренхимной тканью (II—13). Присматриваясь к ней внимательнее, можно заметить, что вблизи центрального пучка клетки ее разбиты на узкие клеточки поперечными перегородками, ясно указывающими на происходящие тут деления. Это — меристематическая ткань, внешне сходная с камбием покрытосеменных растений особенно в тех местах стебля, где деления совершаются особенно энергично. «Камбий» колючего полушника откладывает новые клетки главным образом книзу (коревые паренхимные клетки). Они округлой формы, соединены между собою довольно рыхло, с многочисленными межклетниками и, помимо ядра и небольшого количества цитоплазмы содержат многочисленные крахмальные зерна. Клетки коры соединены с «камбием» постепенными переходами. Внешние слои коры, ближе к периферии стебля, построены из клеток, плотно связанных между собою. Внутрь, к центральному пучку «камбий» откладывает элементы проводящих тканей, отличающихся несколько утолщенными стенками. Слой этот, называемый некоторыми авторами призматическим (по аналогии с таковым же слоем полушника озерного, у которого клетки, его образующие, имеют действительно призматичес-

кую форму), состоит из коротких своеобразных ситовидных элементов, паренхимных клеток, кольччатых и спиральных трахеид и соединяется с удлиненными клетками, окружающими трахеидами в ответвлениях пучка, идущих к листьям и корням. Стебель полушника утолщается при помощи «камбия».

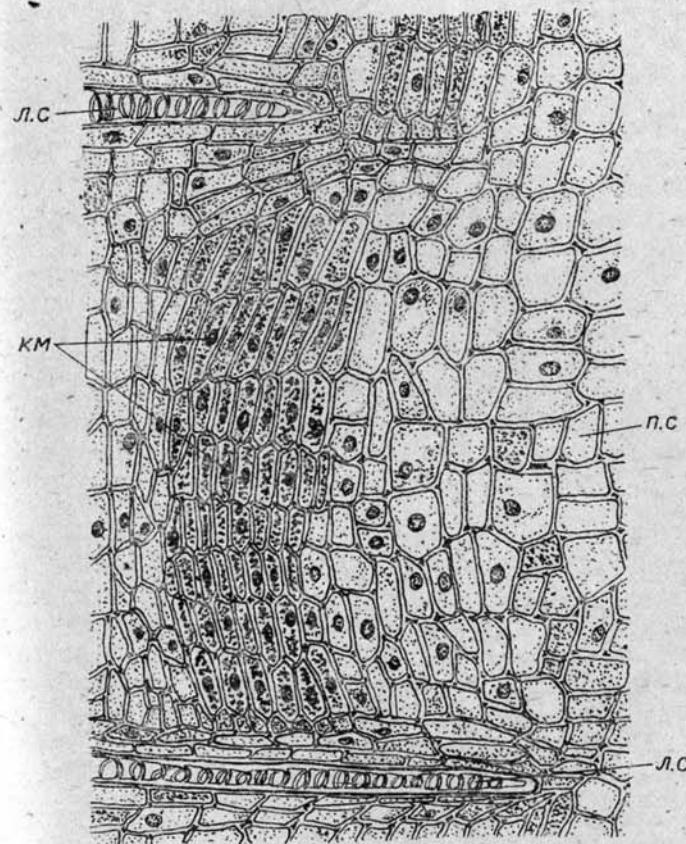


Рис. II—13. Участок поперечного сечения стебля полушника: л.с — листовые следы, км — «камбий», п.с — призматический слой.

Лист. Как мы указывали выше, лист колючего полушника состоит из расширенной в виде пластинки нижней части, довольно быстро, но постепенно переходящей кверху в длинный шиловидный отросток. По всей длине листа проходят четыре воздухоносных канала, в нескольких местах перегороженные поперечными стенками или диафрагма-

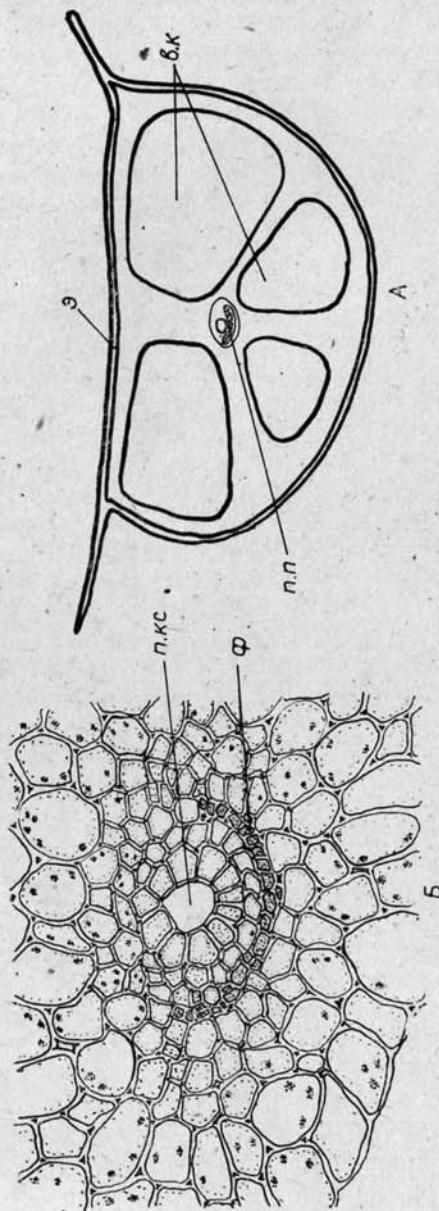


Рис. II-14. Разрез листа полуушки: А — схема, Б — срез. в.к — воздухоносные каналы, э — эпидермис, п.п — проводящий пучок, кс — ксилема, ф — флоэма

ми. Каналы эти заметны простым глазом в виде светлых продольных полос, а диафрагмы — более темными поперечными черточками, пересекающими каналы на некотором расстоянии друг от друга. На поперечном разрезе через лист каналы эти имеют вид широких округло-четырехугольных полостей (рис. II-14), разделенных двух-трехслойными стенками. В середине листа проходит проводящий пучок. Проводящий пучок листа колючего полушника построен по коллатеральному типу. Он сильно редуцирован, особенно в древесинной части, в которой трахеиды часто отсутствуют, и вся ксилема представлена узкой полостью, наполненной водой. Флоэма, отделенная от ксилемы рядом паренхимных клеток, имеет форму полукольца и состоит из широких (в середине) и узких (по концам полукольца) элементов с довольно сильно утолщенными стенками. Вся остальная часть листа построена из тонкостенных паренхимных клеток, содержащих многочисленные хлорофилловые зерна. С периферии он одет хорошо выраженным эпидермисом (об язычке см. при описании спорангииев).

Корень. От нижней стороны стебля (ризофора) колючего полушника, в промежутках между его лопастями, выходят многочисленные длинные и тонкие, дихотомически разветвленные корни. Анатомическое строение корня довольно своеобразно и выясняется на тонких поперечных срезах (рис. II-15). Для приготовления их можно применять способ, уже не раз нами рекомендованный для получения срезов через тонкие и мелкие объекты (зажать в бузине пучок корней, сделать серию срезов, поместить их в воду и выбрать наиболее тонкие). На достаточно тонком и правильно прошедшем разрезе можно видеть, что в центре корня находится обширная, круглая (в разрезе) воздушная полость, так что корень представляет как бы трубку с относительно тонкой стенкой, построенной из тонкостенных клеток коры, расположенных в два-три слоя. В воздушной полости эксцентрично лежит проводящий пучок. Этот пучок, круглый в разрезе, как и вообще у водных растений, развит слабо. Со стороны воздушной полости он ограничен смятыми тонкостенными клетками, с корой же связан при помощи коротких однорядных нитей. Присматриваясь ближе к пучку при большом увеличении, мы увидим, что в центре его лежит ксилема. Она состоит из 1—3 спиральных трахеид и окружена флоэмой, образованной также небольшим числом довольно мелких элементов, расположенных в один—два ряда. Наконец, кнаружи от флоэмы лежит, ограничивая весь пучок, хорошо выраженная эндодерма с достаточно ясными пятнами Каспари.

Размножение. Листья полушки являются одновременно и трофофилями, и спорофиллами. Листья и спорангии двух

родов: мегаспорофиллы и мегаспорангии, микроспорофиллы и микроспорангии. Мегаспорофиллы располагаются на стебле снаружи, ближе к периферии, микроспорофиллы — внутри, ближе к его центру. Спорангии колючего полушника образуются на внутренней стороне листьев, на их нижней, рас-

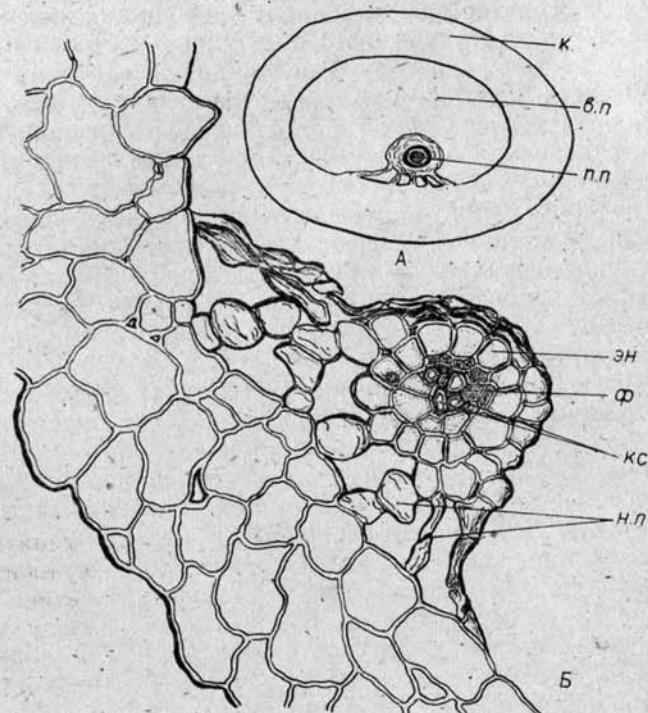


Рис. II-15. Поперечный срез корня полушника: А — схема, Б — проводящий пучок; *п.п.* — проводящий пучок, *в.п.* — воздушная полость, *к* — кора, *эн* — эндодерма, *ф* — флоэма, *кс* — ксилема, *н.п.* — нити пучка

ширенной в виде пластинки части. В ткани этой расширенной части находится довольно глубокая и широкая ямка на ее дне помещается один крупный спорангий на короткой ножке (рис. II-16). Спорангии у полушника крупные — 1/2 см в длину. Для изучения спорангии необходимо приготовить продольные разрезы. При этом надо стремиться к тому, чтобы они проходили как раз посередине ямки и спорангия, захватывая в то же время и язычок. На таких срезах можно одновременно ознакомиться и со строением спорангии и со строением язычка. На них видно, что ямка представляет собою широкое углубление в пластинке листа.

почти совершенно заполненное спорангием. Края ямки вырастают в покрывало (*indusium*) в виде тонкой и широкой оборки, почти совершенно закрывающей ямку и оставляющей лишь небольшое отверстие (рис. II-16, Б, В). Индузий по краю однослоен. Спорангий имеет вид крупного, правильно построенного яйцевидного тела, одет однослойной стенкой, и внутри, через его полость, от одной стен

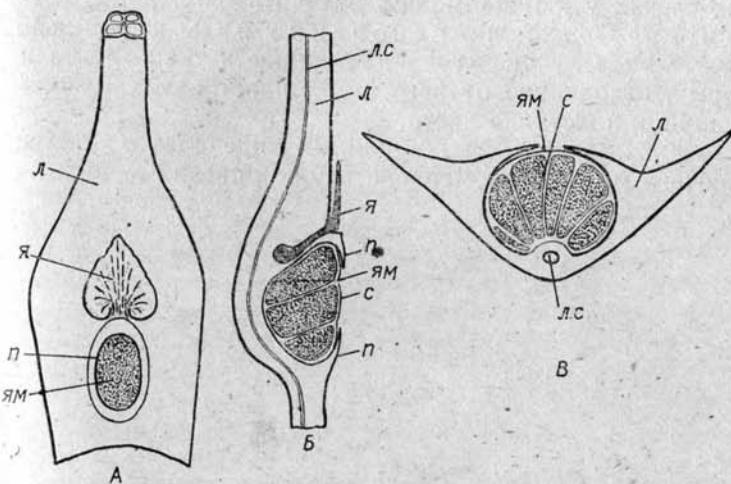


Рис. II-16. Лист полушника со спорангиями (микроспорофиллами): А — со стороны спорангия; Б, В — в продольном и поперечном разрезах; *с* — спорангий, *ям* — ямка, *л* — лист, *л.с* — листовой след, *я* — язычок, *п* — покрывало

ки к другой проходят перекладины или трабекулы, производящие, на первый взгляд, впечатление перегородок, разделяющих спорангий на отдельные камеры. На самом же деле, трабекулы являются не перегородками, а именно перекладинами или распорками, проходящими через полость спорангия. В этом легко убедиться на тангенциальных или косо прошедших срезах через спорангий. В микроспорангиях промежутки между трабекулами заполнены очень большим количеством (тысячами) мелких округло-тетраэдрических микроспор, одетых гладкой, сравнительно не толстой оболочкой. В том же случае, когда мы делаем срез через мегаспорофилл, мы найдем в спорангии менее многочисленные, но крупные мегаспоры. Мегаспоры также имеют тетраэдрическую форму и одеты очень толстой, темной оболочкой, покрытой к тому же длинными шиловидными отростками. Микроспоры при прорастании дают начало весьма редуци-

рованным мужским заросткам, образующим антеридий с многохитиковыми сперматозоидами. Мегаспоры — споры женские, и из них при прорастании развиваются женские заростки с архегониями.

Несколько выше спорангия на листе находится язычок (орган, воспринимающий воду и питательные вещества), имеющий вид небольшой трехугольной пластинки с сердцевидным основанием (рис. II—16, A, B). На правильно прошедших срезах у язычка можно отличить, во-первых, так называемый *glossopodium* — основание язычка, сильно раздвоенное в виде луковицы и погруженное в ткань листа и, во-вторых, отходящую от него вверх пластинку язычка, прилегающую к пластинке листа.

Для приготовления постоянных препаратов полушника колючего можно рекомендовать уже описанные ранее способы.

III

ОТДЕЛ EQUISETOPHYTA — ХВОЩЕВИДНЫЕ

Представители отдела хвощевидных характеризуются стеблями, расчлененными на правильно чередующиеся междоузлия и узлы, на которых сидят мутовками мелкие, большей частью редуцированные листья. В цикле развития доминирует спорофит. Из ныне живущих растений к этому отделу относятся хвощи, образующие порядок Equisetales — хвощевые и входящие в класс Equisetopsida — хвощевые, или эквизетопсиды.

Порядок Equisetales — Хвощевые

Порядок Equisetales — хвощевых, включает одно семейство Equisetaceae с единственным родом *Equisetum* L. Воздушные стебли и корневища хвощей расчленены на правильно чередующиеся узлы и междоузлия. Междоузлия внутри полые, тогда как узлы построены из сплошной ткани. На узлах образуются мутовки листьев, срастающиеся в трубчатое влагалище, одевающее нижнюю часть междоузлия. На узлах возникают мутовки ветвей, которые, разделяясь, пробиваются влагалище. На вершине воздушных побегов образуются спороносные колоски, построенные из мутовчато-расположенных щитков — спорофиллов (спорангифоров).

В нашей флоре встречаются несколько видов хвощей, как например, полевой хвощ — *Equisetum arvense* L., луговой хвощ — *Eq. pratense* Ehrp., болотный хвощ — *Eq. palustre* L., лесной хвощ — *Eq. sylvaticum* L., зимующий хвощ — *Eq. hyemale* L., приречный (топянкой) хвощ — *Eq. fluviatile* L. (*Eq. limosum* L.). Любой из видов может служить для ознакомления с особенностями строения порядка. Однако наиболее подходящим для этой цели является *Equisetum fluviatile* L. (*Eq. limosum* L.) — приречный (топянкой) хвощ, так как в его стеблях содержится кремнезем гораздо меньше, чем у других видов хвощей, и что значительно облегчает приготовление препаратов.

Equisetum fluviatile L. (*Equisetum limosum* L.)

Equisetum fluviatile L. — приречный хвощ — болотное растение; часто встречается по берегам стоячих вод: прудов, заводей, озер и образует здесь нередко обширные, густые заросли, далеко идущие вглубь водоема. Он имеет высокий простой, иногда на узлах с мутовками из тонких ветвей, стебель около 5 мм в диаметре и до 80 см в высоту (рис. III—1). Воздушный стебель переходит в подземное горизонтальное ветвящееся корневище, имеющее в общем тот же вид, что и воздушный стебель, но отличающийся несколько большей толщиной. От корневища, а именно от его узлов, отходят густые мутовки придаточных черных корней. Корневище, а соответственно и корни, находятся довольно глубоко в земле, так что для выкапывания их требуется известное усилие. Выкапывание их затрудняется еще тем, что рыть приходится в вязкой илистой почве, а также и тем, что отдельные корневища сплетаются друг с другом в довольно плотные деревинины.

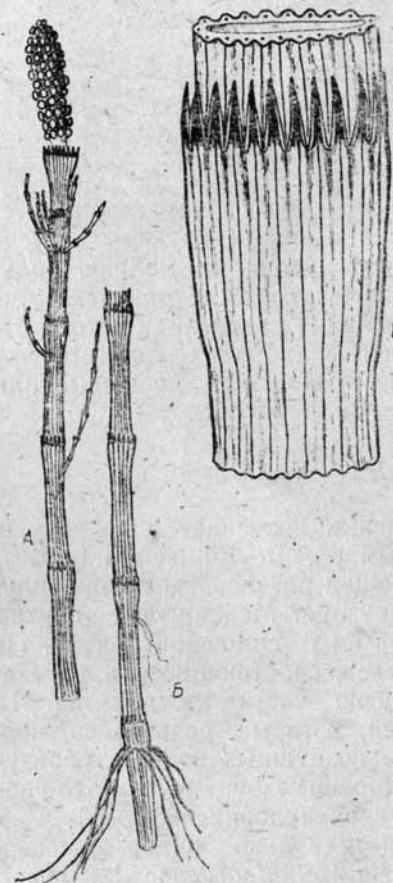


Рис. III—1. Внешний вид спорофита хвоща приречного (топяного) *Equisetum fluviatile* (*limosum*): А — участок стебля с колоском, Б — корневище, В — узел и лист

трубчатое влагалище, состоящее из сросшихся вместе листьев. Оно плотно прилегает к междуузлию и заканчивается 15—20 шиловидными зубчиками черно-бурового цвета, с узко-

белой каймой. Междуузлие внутри полое, широкая цилиндрическая полость проходит через все междуузлие, от узла до узла. На внешней поверхности стебля можно заметить узкие, светлые полоски, проходящие параллельными рядами вдоль междуузлия и слегка выступающие над его поверхностью — это ребрышки (*carina*). Между ними находятся несколько более широкие ложбинки (*valeculae*), более темного цвета, также идущие вдоль междуузлия. (У других видов хвощей ребрышки выражены гораздо резче, чем у приречного хвоща, и ложбинки имеют вид узких канавок, разделенных тонкими выдающимися гребнями).

Для ознакомления с анатомическим строением воздушного стебля приречного хвоща надо сделать поперечный срез через одно из междуузлий, расположенное ближе к вершине стебля; срез должен захватить, по возможности, несколько ребрышек и ложбинок.

Рассматривая такой срез при малом увеличении, мы видим, что внутренняя часть стебля занята обширной центральной воздушной полостью, так что весь срез будет представлять собой сравнительно узкую полоску, изогнутую дугообразно (рис. III—2, А, III—3). В ней прежде всего обращает на себя внимание ряд вытянутых в тангенциальном направлении воздушных полостей (каналов). Полости эти располагаются под ложбинками (валекулярные полости) и лежат в основной паренхиме, образующей главную массу стебля. Снаружи от них находятся темные участки ткани, буроватые на спиртовом материале и зеленые на свежем. Это ассимилирующая ткань. Она не резко ограничена от основной паренхимы и довольно нечувствительно переходит в нее. В ребрышках помещаются проводящие пучки, причем при рассмотрении их бросается в глаза округлая полость (кардиальный канал; или полость), лежащая на месте разрушенной ксилемы. Над пучками, под самым эпидермисом расположены участки механической ткани. По своим очертаниям они приближаются к треугольникам, направленным вершинами внутрь стебля, и среди основной и ассимилирующей ткани выделяются блеском и более светлым тоном. Снаружи стебель одет эпидермисом.

Ознакомившись с общим расположением тканей, перейдем к более детальному их изучению. Для этого выберем тонкую часть среза или приготовим новый небольшой, но тонкий срез, захватывающий 2—3 ребрышка (соответственно ложбинки). Кроме того, сделаем поверхностный, тонкий срез для изучения эпидермиса.

Рассматривая поверхностный срез, даже при слабом увеличении увидим, что эпидермис построен из клеток, сильно вытянутых вдоль междуузлий. Боковые стенки клеток эпидермиса пронизаны тонкими каналами-порами и сильно утол-

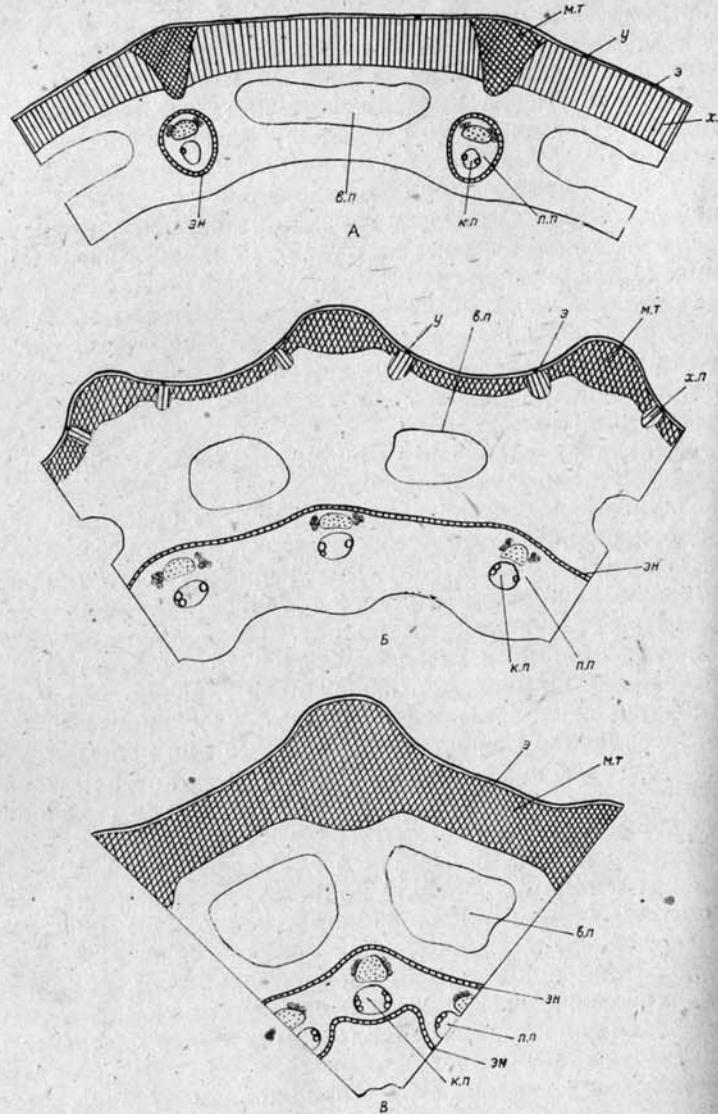


Рис. III—2. Схемы поперечного сечения стебля и корневища хвощей: А — стебель приречного хвоша, Б — стебель лесного хвоша *Equisetum sylvaticum*, В — корневище лесного хвоша; э — эпидермис, у — устьице, м.т — механическая ткань, х.п — хлорофиллоносная паренхима, в.п — вакуолярная полость, эн — эндодерма, к.п — каринальная полость, п.п — проводящий пучок

щены, отчего кажутся несколько неровными и волнистыми. При большом увеличении видно, что внутри клеток находится цитоплазма и довольно крупное, нередко овальное или веретеновидное ядро.

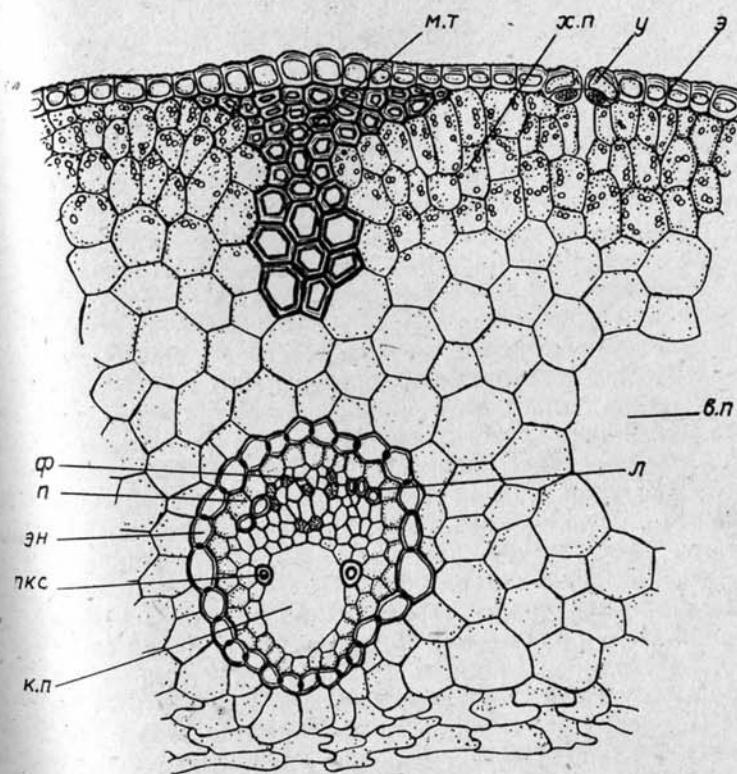


Рис. III—3. Участок поперечного сечения стебля приречного хвоша: э — эпидермис, м.т — механическая ткань, у — устьице, х.п — хлорофиллоносная паренхима, в.п — вакуолярная полость, эн — эндодерма, к.п — каринальная полость, пкс — протоксилема, ф — флоэма, л — латеральные волокна, п — перицикль

На поверхности клеток эпидермиса находятся бугорки и бородавочки. Они, как и стеки всех клеток эпидермиса, отличаются особым матовым блеском, обусловленным наличием кремнезема. Отложения кремнезема и образуемые ими скелетные образования могут служить признаками вида. Наличие кремнезема придает всем хвощам характерную жесткость, достигающую у некоторых видов, например у зимующего хвоща, очень значительной степени. Благодаря присутствию кремне-

зема эпидермис хвоща отличается большой стойкостью: срез можно прокалить или обработать крепкими кислотами, а клетки эпидермиса вполне сохранят свою форму; содержимое их при этом, понятно, разрушится. Над ложбинками хорошо заметны расположенные продольными рядами устьица. Изучая отдельное устьице при большом увеличении, мы увидим, что оно по своей форме весьма напоминает устьище цветковых растений и состоит из двух замыкающих почкообразных клеток со щелью между ними. Оболочки замыкающих клеток несут многочисленные поперечные, несколько радиально расходящиеся полоски или балочки, которые представляют собой отложения кремнезема. Опуская ниже объектив микроскопа, мы увидим, что устьица хвоща ограничено четырьмя клетками, расположенными друг над другом в два этажа, по две клетки в каждом. Собственно замыкающими являются клетки нижнего этажа, тогда как верхние пропитаны кремнеземом и не могут изменять свою форму. Строение устьиц особенно ясно выступает на поперечных разрезах. К рассмотрению этих срезов мы теперь и обратимся.

С внешней поверхности срез ограничен эпидермисом клетки этого последнего низки, имеют толстые оболочки; причем особенно утолщены наружные стенки (рис. III—3). В эпидермисе над ложбинками можно найти поперечные разрезы устьиц, на которых видно, что устьица ограничиваются двумя парами клеток. Верхняя пара состоит из более крупных, несколько дугообразно изогнутых замыкающих клеток. Верхняя и внешняя (т. е. обращенная к эпидермису) стенки этих клеток сильно утолщены, причем утолщения на верхней стороне нередко имеют вид бугорков. Стенки нижняя и отчасти внутренняя (т. е. обращенная к отверстию устьица) более тонкие. Нижняя пара клеток имеет в разрезе округлую или овальную форму и более тонкие неравномерно утолщенные стенки. Эта пара клеток (как уже было указано выше) и играет собственно роль замыкающих клеток, кремнезема в них нет, и они способны изменять свою форму и суживать или расширять отверстие устьица. В клетках устьица находится густая цитоплазма, ядро и хлорофилловые зерна.

Под устьицем помещается небольшая дыхательная полость. В ложбинках к эпидермису прилегает ассимилирующая ткань. Она состоит из нескольких вытянутых в радиальном направлении паренхимных клеток, очень богатых хлорофилловыми зернами. В ребрышках под эпидермисом лежит механическая ткань. Она состоит из многоугольных (в поперечном разрезе) клеток с сильно утолщенными стенками, пронизанными тонкими каналами (порами). Стенки эти недревесневшие, и как показывает реакция с хлор-цинк-иодом, построены из клетчатки. И ассимилирующая, и механическая

ткань довольно нечувствительно переходят в основную паренхиму, составляющую главную массу стебля. Она построена из обычных тонкостенных клеток. В нее погружены и проводящие пучки, располагающиеся против ребрышек. Проводящий пучок коллатеральный, закрытый, флоэма его обращена кнаружи, ксилема — внутрь стебля. В ксилемной части его прежде всего бросается в глаза обширная карниальная полость. Она занимает место бывших здесь трахеид, протоксилемы, которые очень рано разрушаются; вместо них образуется полость, и от всей ксилемы остается одна или две кольчатые или спиральные трахеиды, лежащие обычно по сторонам полости, ближе к ее внешней части. Вода поступает в стебли преимущественно по описанной выше полости. Полость окружена паренхимными клетками, постепенно переходящими в лубянную часть проводящего пучка. Флоэма состоит из широких ситовидных клеток и более мелких клеток лубянной паренхимы.

По сторонам флоэмы лежит по небольшой группе толстостенных клеток. Это перициклические волокна⁶. Ясно выраженных паренхимных клеток перицикла и эндодермы в пучке воздушного стебля приречного хвоща обычно без окраски не заметно. Однако, эндодерма может быть легко обнаружена при обработке срезов флюорглюцином с соляной кислотой. На таких срезах можно видеть, что пучок окружен характерной цепочкой эндодермы; стенки ее клеток окрашены в розоватый цвет и имеют пятна Каспари. Проводящие пучки проходят в междуузлиях параллельно друг другу вдоль него. Входя в узел, каждый из них разветвляется на два, и в узле левая ветвь одного пучка соединяется с правой ветвью соседнего, налево лежащего пучка, соответственно правая его ветвь соединяется с левой ветвью справа лежащего пучка, и обе они уже в виде одного пучка входят в вышележащее междуузлие. Таким образом, все проводящие пучки в узле соединены в сплошное кольцо, состоящее преимущественно из коротких сосудов. Членники сосудов (трахей) имеют узкие, почти щелевидные окаймленные поры.

Корневище. Изучив воздушный стебель хвоща, перейдем к рассмотрению его подземного стебля, или корневища. Для этого сделаем поперечный разрез через одно из его междуузлий. На таком срезе увидим картину, в общем весьма напоминающую воздушный стебель.

Снаружи корневище ограничено эпидермисом, под которым лежит основная паренхима. В ней в местах, соответст-

⁶ В некоторых руководствах эти волокна трактуются, как элементы метаксилемы. Однако, работа О. Н. Чистяковой показала, что в данном случае мы имеем дело с перициклическими волокнами, как их понимали старые авторы.

вующих ложбинкам, лежат крупные воздушные (валекулярные) полости; центральная полость занимает, как и в воздушном стебле, всю среднюю часть междуузлия. В местах, соответствующих ребрышкам, помещаются проводящие пучки: основная паренхима построена из крупных тонкостенных паренхимных клеток; один-два слоя ее, непосредственно прилегающие к эпидермису, имеют несколько утолщенные стенки, принимая, таким образом, характер механической ткани. Проводящий пучок построен так же, как и пучок воздушного стебля, отличаясь только мелкими деталями; например, эндодерма выражена значительно яснее, чем в воздушном стебле.

В отношении положения эндодермы стебли хвоцей представляют значительное разнообразие. Так, для приречного хвоща характерно присутствие специальной эндодермы вокруг каждого пучка, у болотного, лесного и полевого хвоща (рис. III—2, Б) имеется общая эндодерма, окружающая снаружи всю группу проводящих пучков (частных эндодерм вокруг отдельных пучков нет). В корневище лесного хвоща, кроме общей наружной эндодермы, есть еще общая внутренняя эндодерма, ограничивающая всю группу проводящих пучков от центральной полости (рис. III—2, В).

Корень. Корни у хвощей двух типов: тонкие и толстые. Тонкие волосовидные корни располагаются на каждом узле корневища густыми мутовками и достигают довольно значительной длины, они большую частью диархные: их ксилема расположена двумя лучами. Толстые корни очень длинные, черные, нередко достигают значительной толщины (3—4 мм в диаметре), большую частью пятилучевые — пентархные. На рис. III—4 представлена схема поперечного сечения одного из толстых корней. Для ознакомления со строением корней необходимо сделать поперечные срезы. Для этой цели можно оторвать пинцетом целый пучок корней и, зажав в бузину, сделать несколько срезов, полученные срезы положить в каплю воды. Среди них всегда найдется два—три среза достаточно тонких и правильно прошедших, чтобы можно было разобраться в их строении. Для просветления можно поместить их в глицерин.

На поперечном срезе через корень мы увидим, что в центре корня находится звездчатая стела. Лучи ксилемы развиваются экзархно: от периферии стелы к ее центру. Протоксилема находится в концах лучей, метаксилема — в центре. Ксилема состоит из трахеид, трахей⁷ и сильно вытянутых по длине корня клеток паренхимы с крупными ядрами. Между лучами ксилемы находится мелкоклеточная в поперечном

сечении флоэма, состоящая из ситовидных клеток и паренхимы. Вся стела ограничена хорошо выраженным перициклом и эндодермой.

Кора построена, как обычно, из паренхимных клеток; во внутренней ее части находятся воздушные полости, небольшие в тонких корнях и узкие разделенные однослойными стенками в толстых, более старых. Слой коры непосредственно примыкающий к эпидермису у более старых корней имеет несколько утолщенные стенки, так что здесь как будто намечается экзодерма. Стенки клеток эпидермиса и непосредственно к нему прилегающих клеток коры окрашены в черно-бурый цвет. Молодые корни имеют хорошо выраженные корневые волоски. Между описанными выше тонкими и толстыми корнями имеются переходы, не только по внешнему виду и размерам, но и по внутреннему строению; можно встретить тетархные, триархные и, наконец, диархные корни. Параллель-

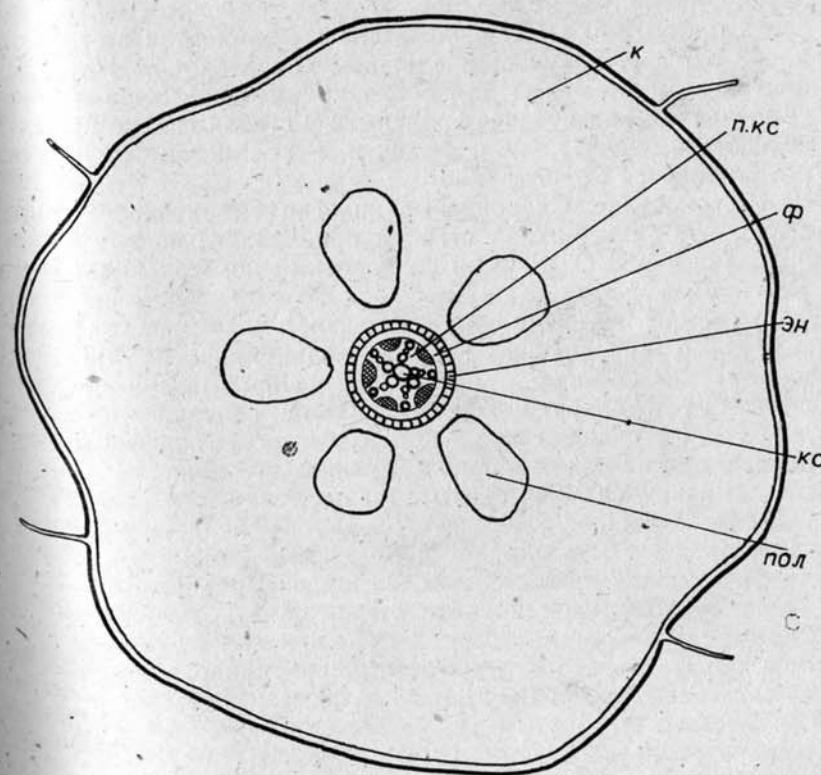


Рис. III—4. Схема поперечного сечения корня хвоща: *к* — кора, *кс* — ксилема, *ф* — флоэма, *эн* — эндодерма, *п.кс* — паренхима ксилемы, *пол* — полости

⁷ Трахен у полевого хвоща обнаружены В. Р. Филиным.

но с уменьшением диаметра корня редуцируется и проводящий пучок; соответственно уменьшается мощность коровой части и размеры и число заключающихся в ней воздушных полостей.

Лист. Листья — мелкие, пленчатые, в основании сросшиеся во влагалище; зубцы с белой каймой. Число зубцов равно числу ребер нижнего междуузлия, из которого в каждый лист входит проводящий пучок. На молодых, еще зеленых листьях можно видеть кроме обычных расположенных рядами устьиц и водяные устьица — гидатоды. Для изучения анатомического строения приречного хвоща можно употреблять как живой, так и спиртовой материал; однако, спиртовой режется лучше и из него легче получить хорошие срезы. Для изготовления постоянных препаратов можно рекомендовать глицерин-желатину или канадский бальзам с предварительной окраской сафранином (или соответственно хризодином) с водной синью. Заключение срезов в глицерин-желатину, пожалуй, нужно предпочесть, так как вследствие очень малого количества одревесневших элементов в стебле корне окраска получается слишком однотонной. Наиболее подходящим временем для сбора приречного хвоща является июнь, так как позднее эпидермис у стебля сильно грубеет вследствие значительного отложения кремнезема, и резать его становится очень трудно.

Размножение: Спороносные колоски у приречного хвоща возникают на вершинах стеблей приблизительно во второй половине июня. Отдельный спороносный колосок имеет веретеновидную форму. Каждый его спорофилл (спорангифор) состоит из щитка — шестиугольной пластинки, от центра которой по направлению к оси (перпендикулярно к ней) направляется тонкая ножка, при помощи которой щиток прикрепляется к оси. Вокруг ножки помещаются споранги, прикрепляющиеся наружным своим краем к щитку. Спорофиллы располагаются на оси тесными мутовками и в молодом возрасте плотно соприкасаются своими краями, так что у колоска образуется сплошная гладкая поверхность. Ко времени же созревания спор мутовки вследствие вытягивания оси расходятся, и между ними образуются щели, через которые споры получают возможность высеневаться. Для ознакомления со строением спороносного колоска приречного хвоща надо приготовить через него поперечный или продольный разрез, причем следует выбирать еще молодые колоски с плотно сомкнутыми щитками. Срез не должен быть тонким, но же возможности большим, захватывающим несколько щитков.

На нем можно видеть (рис. III—5), что на оси располагаются щитки (спорофиллы), имеющие в разрезе форму зонтика. Ножки щитков отходят от оси перпендикулярно к ней и

краями же своими смыкаются друг с другом. Из оси в каждый спорофилл входит сосудистый пучок, который проходит через ножку и, войдя в щиток, разветвляется в нем, посылая ветвь к каждому спорангию. Споранги, в числе 6—8, расположены вокруг ножки щитка, прикрепляясь к нему. Отдельный спорангий представляет собою прозрачный мешок, наполненный большим количеством спор. Стенка его однослойна и построена из вытянутых в длину прозрачных клеток, стенки которых снабжены спиральными утолщениями. Спорангий вскрывается продольной трещиной, образующейся на стороне спорангия, обращенной к ножке щитка.

Споры, развивающиеся в большом количестве в каждом спорангии и сплошь его наполняющие, все одинаковой величины. Отдельная спора представляет собою крупную темно-зеленую (на живом материале) клетку, одетую довольно толстой оболочкой и обвитую двумя спирально закрученными узкими лентами, так называемыми элатерами, расширенными на концах (рис. III—6).

Элатеры, образующиеся из самого внешнего слоя оболочки спор, придают ей характерный вид. Они способны к гигроскопическим движениям, раскручивааясь при высыхании и вновь закручиваясь при увеличении влажности воздуха. Движения элатер можно легко видеть под микроскопом, для этого надо выделенные из спорангия споры положить на предметное стекло без воды и наблюдать их при слабом увеличении. По мере высыхания спирали будут раскручиваться, вследствие чего вся масса спор придет в движение. Это удастся увидеть и на спиртовом материале. Роль элатер сводится к тому, что благодаря их присутствию споры хвоща всегда сцепляются вместе и образуют довольно крупные рыхлые комочки. Это обстоятельство способствует распространению спор ветром и тому, что при прорастании спор развивается вместе масса заростков.

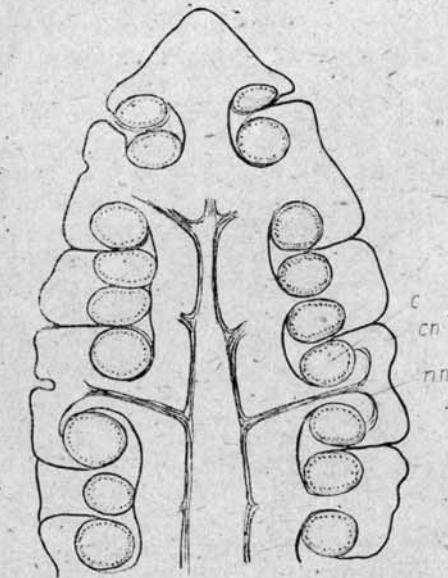


Рис. III—5. Участок продольного сечения спороносного колоска хвоща: сп — спорангий, сп — спорофилл, п.п. — проводящий пучок

Гаметофит. Споры хвоищ весома легко и быстро прорастают, но очень скоро (всего через несколько дней) теряют всхожесть; поэтому для получения гаметофитов необходимо брать всегда свежие споры. Для этой цели удобны, например, споры полевого хвоща, весьма часто встречающегося у нас.

Ранней весной он образует многочисленные характерные розовато-оранжевые побеги, увенчанные на вершине колоском. Споры из такого колоска высевать на агар-агар или на обыкновенную садовую землю. По возможности соблюдая стерильность и поддерживая субстрат все время во влажном состоянии, можно проследить прорастание спор в развитие гаметофита, броя через каждые 3—4 дня из культуры пробы и рассматривая их под микроскопом. Прорастание спор начинается (уже через 10—20 часов после посева) с того, что она сильно разбухает и сбрасывает как элатеры, так и наружную толстую оболочку. (рис. III—7). Далее на одной стороне ее образуется вырост в виде небольшого сосочка, который отделяется от остальной споры перегородкой, вогнутой внутрь споры.

Спора, таким образом, разбивается на две клетки: большую круглую и меньшую, имеющую вид сосочки. В дальнейшем из сосочки (меньшей клетки) развивается первый ризоид, из большей же образуется весь заросток. Ризоид очень быстро удлиняется и по мере своего роста теряет хлорофилловые зерна, первоначально в нем находившиеся, и становится бесцветным. Большая клетка, в свою очередь, удлиняется и делится на две поперечной перегородкой, проходящей перпендикулярно к ее большой оси. В верхней из двух образовавшихся клеток происходит еще одно деление, появляется новая стенка, параллельная первой; теперь молодой заросток состоит из трех клеток. Далее таким же путем он становится четырехклеточным и имеет вид короткой однорядной нити. Скоро в ней появляются перегородки, перпендикулярные к ранее образовавшимся или направленные к ним под углом. Далее деления следуют без особой правильности, и заросток превращается в узкую зеленую пластиинку. Первый ризоид к этому времени удлиняется очень сильно и по соседству с ним, на нижней стороне заростка образуются многочисленные новые ризоиды. Затем на краях заростка появляются лопастевидные выросты, заросток постепенно приобретает напоминающую кустик форму (рис. III—8). Становится заметно его радиальное строение.



Рис. III—6. Спора хвоща: эл — элатеры

Вполне развитой заросток полевого хвоща имеет небольшие размеры, только в отдельных случаях его диаметр достигает 1 см. От довольно компактного основания вверх отходят

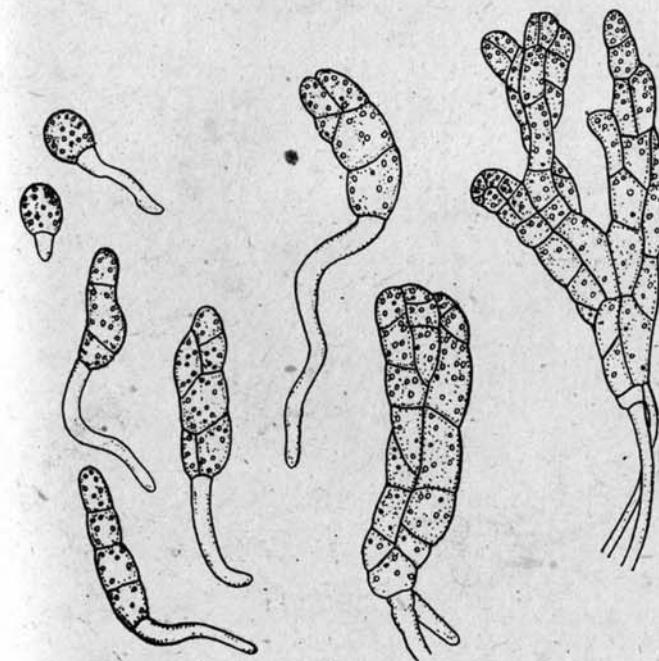


Рис. III—7. Прорастание спор полевого хвоща *Equisetum arvense*

иногда однослойные, а иногда многослойные выросты — лопасти. Меристема расположена по краю. Архегонии развиваются на очень коротких массивных выростах; они значительно короче вегетативных и поэтому кажется, что архегонии расположены между вегетативными лопастями. Антеридии обычно располагаются большими группами на других выростах, равных по высоте вегетативным, но более массивных.

Заростки потенциально обоеполые и при хороших условиях роста (редкий посев на хорошей почве) заростки бывают или женскими, — когда на них образуются только архегонии, или обоеполыми — с архегониями и антеридиями. При плохих условиях роста, например при густом посеве, образуются однополые, мужские заростки, несущие лишь антеридии. Обоеполые и женские заростки обычно крупнее мужских, кроме того мужские заростки имеют менее четко выраженную

радиальную симметрию, чем женские. Первоначально различия между мужскими и женскими заростками нет, выявляется она постепенно. В противоположность папоротникам, у хвощей на заростке архегонии возникают раньше антеридии.

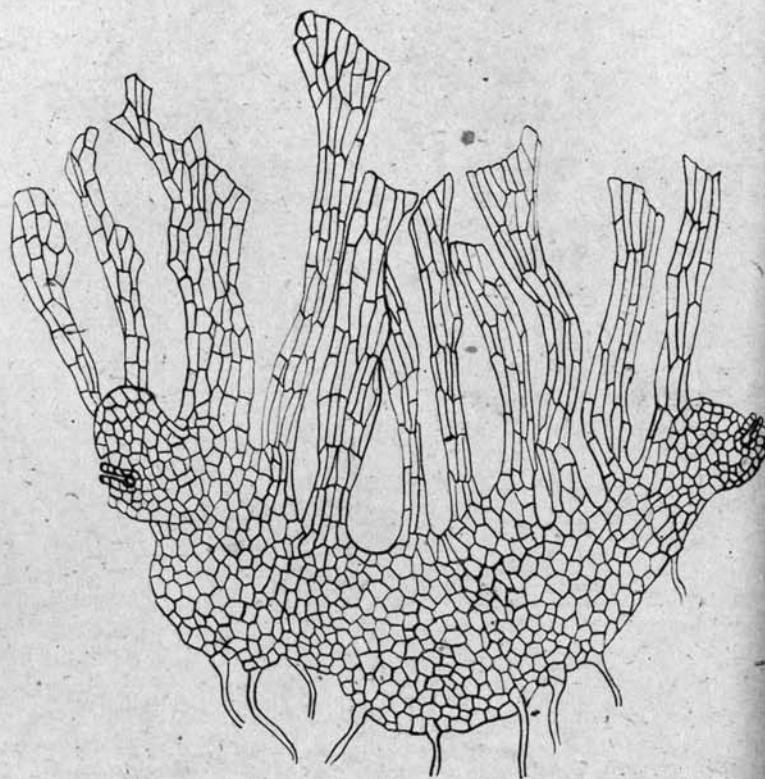


Рис. III—8. Вертикальный срез женского заростка полевого хвоща.

Архегонии имеют обычное строение; у них мы отличим погруженное в ткань заростка брюшко и короткую шейку, раскрывающуюся ко времени созревания на вершине. Четыре клетки, находящиеся на этой вершине, при этом сильно удлиняются, развертываются и характерным образом отгибаются вниз.

Антеридии шарообразные с однослоиной стенкой, внутренняя их часть наполнена прозрачными спермагенными клетками, т. е. клетками, дающими начало сперматозоидам.

Антеридии у хвощей, как и у папоротников, раскрываются во время дождей или сильных рос. Из антеридиев выхо-

дят спирально завитые сперматозоиды, снабженные на переднем конце пучком жгутиков. Проникая через шейку архегония в брюшко, они оплодотворяют лежащую там яйцеклетку. Зигота затем начинает делиться и дает начало новому спорофиту хвоща (рис. III—9).

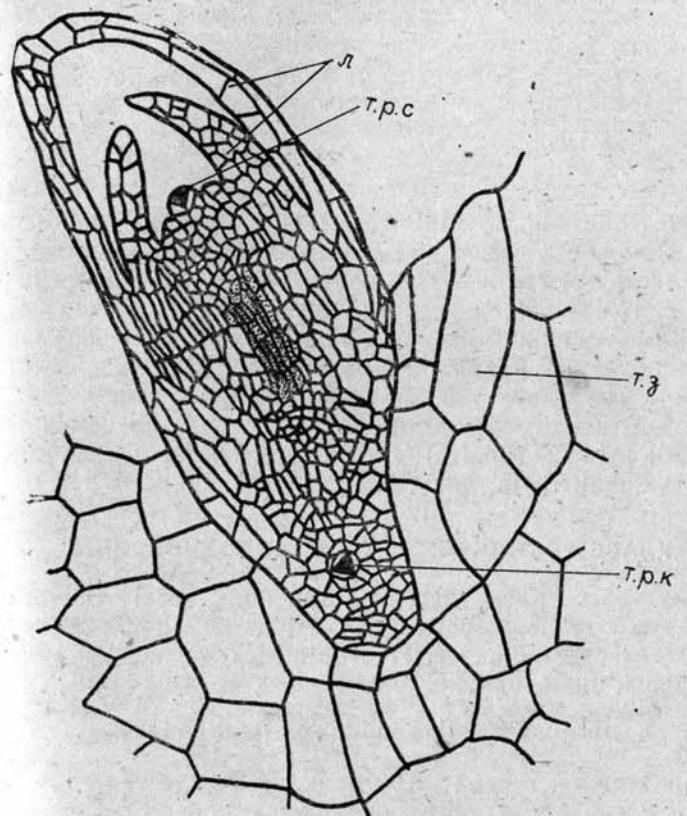


Рис. III—9. Продольный разрез молодого спорофита полевого хвоща: т.р.с — точка роста стебля, т.р.к — точка роста корня, т.з — ткань заростка, л — листья

ОТДЕЛ POLYPODIOPHYTA (PTERIDOPHYTA) — ПАПОРОТНИКОВИДНЫЕ

Представители отдела характеризуются так называемой макрофиллией, т. е. мощно развитыми, большею частью сложными листьями (вайями)⁸ и сравнительно короткими стеблями со слабо выраженным междуузлиями. В местах отхождения проводящих пучков в листья в проводящей системе стебля образуются как бы окна — лакуны, или листовые прорывы. Доминирует в цикле развития спорофит. Из трех классов, отнесшихся к этому отделу, мы коснемся двух: Polypodiopsida (Filicales) — полиподиопсидов и Ophioglossopsida — ужовниковых⁹, или офиоглоссопсидов.

КЛАСС POLYPODIOPSIDA — ПОЛИПОДИОПСИДЫ

Этот класс распадается на три подкласса: Polypodiidae (Filices) — полиподиевые, Marsileidae — марсилиевые и Salviniidae — сальвиниевые (Hydropterides) — водные, или разноспоровые папоротники.

Подкласс Polypodiidae — Полиподиевые

Характерной чертой этого подкласса является то, что спорангии у его представителей развиваются из одной поверхностной клетки спорофилла и снабжены обычно однослойной стенкой. Примерами для этого нам послужат несколько самых обычных в нашей флоре папоротников *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott. — мужской щитовник и *Pteridium aquilinum*

⁸ Считается, что своеобразная форма листа папоротникообразных, нарастание листа верхушкой, т. е. наличие долго функционирующей активной меристемы на конце листа свидетельствует о его осевой природе. Лист папоротникообразных часто рассматривают как систему уплощенных ветвей и дают ему особое название — вайя (плосковетвка).

⁹ С точки зрения истории развития растительного мира семейство ужовниковых, относящееся к классу Ophioglossopsida, должно рассматриваться раньше, чем семейства, относящиеся к Polypodiopsida, но, исходя из удобства рассмотрения представителей отдела на практических занятиях, сохранен принятый К. И. Мейером порядок.

(L.) Kuhn. — орляк. На них мы познакомимся со всеми типичными чертами этого подкласса.

Dryopteris filix-mas (L.) Schott.

Dryopteris filix-mas (L.) Schott. — щитовник мужской, очень часто встречается в лиственных лесах по темнитым местам и образует здесь высокие и густые кусты из широких и сложно-рассеченных листьев (рис. IV—1). Листья (вайи) выходят из вершины подземного стебля, или корневища, которое растет неглубоко от поверхности почвы, почти горизонтально и представляет собой довольно короткий, но толстый деревянистый стебель черно-бурого цвета. Он густо покрыт основаниями черешков листьев прошлых сезонов, что делает его еще более толстым. Каждый год осенью листья щитовника отмирают (от них остаются лишь подземные части черешков), и каждую весну из вершины корневища, где помещается точка роста его, выходит новый пучок листьев. Молодые листья, выходящие из земли, очень характерны: они свернуты в виде улитки и густо одеты коричневыми чешуйчатыми пленками. Эти же пленки покрывают впоследствии и черешок взрослого листа. Развитие листа совершается очень медленно: два года он проводит в почве и только на третий выходит на дневную поверхность. Взрослый лист сложный, двоякоперистый с закругленными долями второго порядка. Он достигает значительных размеров, до 130 см в длину. Вниз от корневища отходят многочисленные черные корни. Корневище щитовника ветвится слабо, и ветвление это совершается своеобразно. На верхушечной почке стебля ветвей не залагается, а несколько отступая от нее, на черешках некоторых листьев, на внешней стороне и несколько выше основания образуется почка, которая впоследствии развивается в ветвь; совершается это нередко уже значительно позже того, как отомрет лист, которому принадлежал черешок.

Анатомическое строение. Стебель. На поперечных разрезах через стебель щитовника мужского или телиптериса *Thelypteris* Schmidel уже простым глазом можно отличить многочисленные округлые или вытянутые более темные участки, вкрапленные в основную ткань стебля (рис. IV—2). Это перерезанные проводящие пучки. Несколько более крупных пучков расположены правильным кольцом вокруг центра стебля, остальные же, мелкие, рассеяны без особого порядка кнаружи от них. Первые — это стеблевые пучки (меристелы), вторые — пучки, отходящие от стеблевых в черешки листьев (листовые следы). Для изучения строения проводящих пучков надо сделать тонкие — поперечный и продольный срезы. Стебель щитовника очень жесткий, и режется с трудом; поэтому для размягчения его следует положить на суту 9—1158

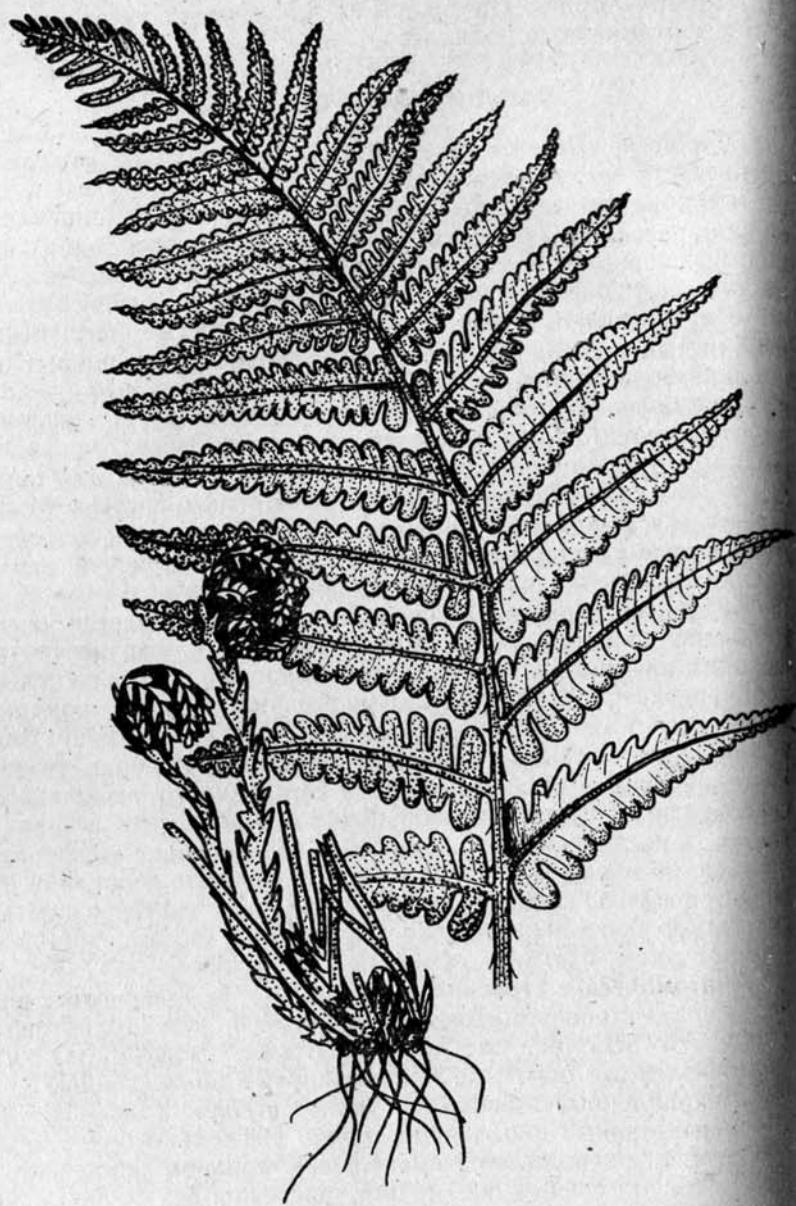


Рис. IV—1. Внешний вид щитовника мужского *Dryopteris filix-mas*

ки в смесь равных частей спирта и глицерина. Стебель может быть заменен черешком листа (в нижней его части), построенным так же, как и стебель. Проводящие пучки черешка отличаются от стеблевых лишь тем, что клетки, прилежащие непосредственно к слою основной паренхимы, имеют утолщения, окрашенные в черный цвет. Благодаря этому, на поперечных разрезах черешка пучки кажутся черными кружками.

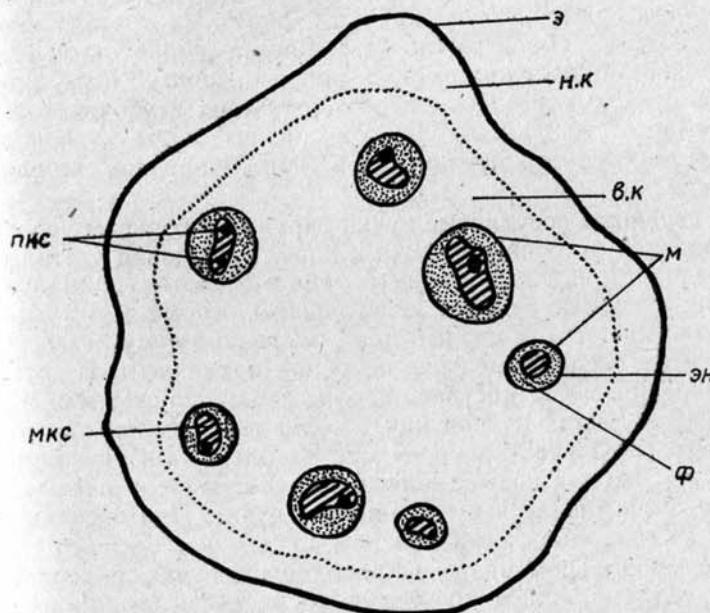


Рис. IV—2. Поперечное сечение корневища телиптериса *Thelypteris*: э—эпидермис; н.к, в.к—наружная и внутренняя кора; м—меристелы; эн—эндодерма; ф—флоэма; пкс—протоксилема; мкс—метаксилема

На тонком поперечном разрезе через проводящий пучок видно, что он построен концентрически, в центре помещается ксилема, со всех сторон окруженная флоэмой. Для того, чтобы резче выявить границу между ксилемой и флоэмой, можно действовать на срез хлор-цинк-иодом, от которого ксилема окрасится в золотисто-желтый цвет, флоэма же — в грязновато-лиловый. Ксилема построена из более или менее широких, лестничных трахеид, между которыми зажаты одиночные клетки или группы их, окрасившиеся от хлор-цинк-иода в синий цвет. Это клетки древесинной паренхимы, заполненные крахмальными зернами. Флоэма состоит из ситовидных клеток и лубянной паренхимы. Ситовидные клетки

видны на разрезах как довольно широкие и пустые; лубяная паренхима представлена мелкими, наполненными крахмалом клетками. За флоэмой находится не резко от нее ограниченный перицикл, образованный клетками, плотно набитыми крахмалом; за перициклом лежит эндодерма, выраженная достаточно ясно и построенная из одного ряда узких, несколько четковидных клеток с окрашенными в желтоватый цвет стенками. И эндодерма, и перицикл окружают проводящий пучок со всех сторон. За эндодермой находится основная паренхима, состоящая из крупных, округлых клеток, соединенных между собой рыхло (с большим количеством межклетников) и содержащих крахмальные зерна. Ближе к периферии стебля клетки основной паренхимы становятся более мелкими, и стенки их получают значительные утолщения, принимая характер механической ткани. Снаружи стебель ограничен эпидермисом.

В черешках сосудистые пучки окружены кольцом утолщенных клеток, относящихся уже к коре. Утолщения у этих клеток распространяются на внутренние и боковые (радиальные) стенки; стенки наружные не утолщены. Кроме того, утолщения эти окрашены в черный цвет, благодаря чему резко выделяются на бесцветном фоне основной паренхимы. В остальном черешок листа построен вполне сходно со стеблем. В ксилеме проводящих пучков как стебля, так и черешков можно отметить 1—3 участка более мелких элементов, лежащих по краю ее. Это так называемая протоксилема, т. е. первые трахеиды, залагающиеся в проводящем пучке. Протоксилема состоит из спиральных трахеид.

На продольном разрезе проводящего пучка в ксилемной части его мы увидим прежде всего лестничные трахеиды с вытянутыми поперек длинными окаймленными порами; между трахеидами лежат вытянутые же по длине стебля клетки древесинной паренхимы. По обе стороны ксилемы лежат участки флоэмы, образованные, как указано, ситовидными трубками и лубянной паренхимой, не представляющей ничего примечательного; что же касается ситовидных трубок, то они представляют собой клетки, сильно вытянутые в длину, постепенно суживающиеся к концам. Многочисленные ситовидные пластинки располагаются по продольным стенкам. Ситовидные пластинки прекрасно выявляются при действии хлорцинка-иода. При этом стенки ситовидных трубок окрашиваются в синий цвет, пластинки же или совсем не окрашиваются или принимают желтоватую окраску. Снаружи от флоэмы лежат перицикл и эндодерма, клетки которых несколько вытянуты в длину.

Прохождение проводящих пучков лучше всего можно себе уяснить на изолированной сосудистой системе, освобожденной от окружающей паренхимной ткани.

Изолировать ее можно следующим образом. Отрезок стебля мужского щитовника, очищенный от корней и оснований черешков, кипятят в слабом растворе едкого калия (0,5—3%). Едкий калий мацерирует ткани, причем прежде всего мацерируется основная паренхима, а затем уже проводящая система; поэтому нужно уловить тот момент, когда основная ткань уже размачирована, а пучки еще целы; таким образом можно получить полный скелет проводящей системы. Практически поступают так: кипятят стебель некоторое время в едком калии, затем вынимают его из раствора и, ополоснув в воде, жесткой кистью или зубной щеткой очищают внешние, разрушенные уже слои основной паренхимы. Затем снова кипятят в едком калии и повторяют всю операцию несколько раз до тех пор, пока вся паренхима не будет удалена и останется лишь скелет проводящей системы. На подготовленных таким образом препаратах видно, что проводящие пучки идут в стебле мужского щитовника не параллельно друг другу вдоль стебля, а время от времени сближаются, срастаясь между собой, и образуют в конце концов цилиндрическую сетку с вытянутыми по длине стебля ячейками. Каждая такая ячейка соответствует месту отхождения листа. От краев ее отходят мелкие пучки, направляющиеся в черешки листьев. Такое строение проводящей системы носит название диктиостели (рис. IV—3) и отдельный пучок представляется собою то, что называют «меристела».

Лист. По своему анатомическому строению лист щитовника мало чем отличается от листьев покрытосеменных растений. На поперечных разрезах листа видно (рис. IV—4), что с обеих сторон он ограничен эпидермисом, верхним и нижним. Между ними помещается мезофилл, состоящий почти исключительно из губчатой паренхимы, построенной из лопастных клеток, очень рыхло между собой соединенных, с большим количеством крупных межклетников. На верхней стороне листа неясно намечается палисадная ткань. Клетки мезофилла обильно снабжены хлорофилловыми зернами. В мезофилле нередко попадаются перерезанные проводящие пучки (жилки листа), имеющие в общем то же строение, что и в стебле или в черешке. Горизонтальный (поверхностный) разрез с верхней и нижней стороны листа покажет, что верхний эпидермис построен из плотно сросшихся между собой клеток с сильно извилистыми стенками, без устьиц. Нижний эпидермис состоит из таких же клеток, как и верхний, но заключает в себе многочисленные устьица обычного строения. Внутри клеток и того и другого эпидермиса видны довольно крупные ядра и многочисленные хлорофилловые зерна, — особенность, отличающая листья папоротников от листьев цветковых растений.

Корень. На поперечном разрезе, проведенном на неко-

тором расстоянии от вершины корня, видно, что в центре его помещается один проводящий пучок. В центре пучка находится ксилема, в которой прежде всего бросается в глаза группа из 4—5 очень крупных лестничных трахеид метаксилемы с толстыми, окрашенными в желтоватый цвет стенками.



Рис. IV—3. Диктиостела щитовника

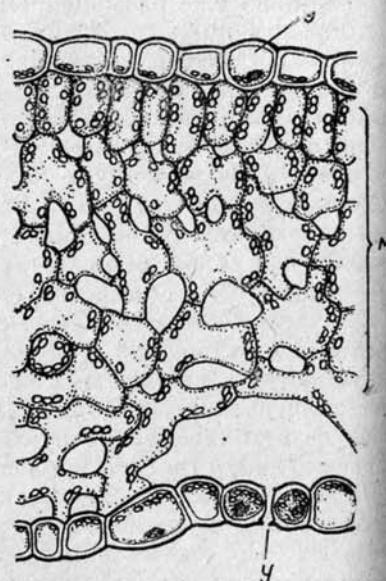


Рис. IV—4. Поперечный срез листа щитовника: *э* — эпидермис, *у* — устьице, *м* — мезофилл

На противоположных сторонах ее лежит по небольшой группе мелких трахеид. Это спиральные трахеиды протоксилемы, т. е. первые трахеиды, появляющиеся в молодом корне во время дифференциации в нем тканей. Это диархный корень. По обе стороны ксилемы лежат два участка флоэмы, состоящей, как и в стебле, из лубяной паренхимы и ситовидных клеток. Далее следует перицикл и эндодерма, окружающие весь проводящий пучок. За центральным пучком находится кора, резко разделяющаяся на внутреннюю и внешнюю. Внутренняя построена из мелких механических клеток. Стенки их очень сильно утолщены, слоисты, окрашены в желто-бурый цвет и пронизаны узкими канальцами — порами. Внешняя кора построена из крупных тонкостенных паренхимных клеток почти без межклетников. Снаружи корень одет эпидермисом. Молодые жизнедеятельные корни вблизи точки роста несут много-

численные корневые волоски. У старых корней, расположенных в дальних (от точки роста) частях корневища, разрушается вся внешняя кора и проводящий пучок, остается лишь внутренняя кора; имеющая теперь форму очень тонкой трубочки.

Изучать анатомическое строение щитовника можно как на живом, так и на спиртовом материале, т. е. фиксированном крепким спиртом (90—96°). Для приготовления постоянных препаратов можно пользоваться глицерин-желатиной, но предпочтительнее заключать срезы в канадский бальзам, предварительно окрасив их. Для окраски срезов можно рекомендовать двойную окраску сафранином и водной синью (с пикриновой кислотой) или хризоидином с водной синью (с пикриновой кислотой). Окраска производится таким образом: срез кладут на 5—10 мин в сафранин (соответственно в хризоидин), затем, быстро ополоснув его водой, переводят в водную синь, в которой держат 1/2—2 мин. Затем, смыв водную синь водой, промывают срез абсолютным спиртом. Абсолютный спирт дифференцирует и вместе с тем обезвоживает срез. Когда срез станет для невооруженного глаза синим, его переводят в гвоздичное масло и канадский бальзам. На правильно окрашенном срезе все одревесневшие части, т. е. главным образом ксилема, красные (от сафранина) или желтые (от хризоидина), все же неодревесневшие элементы окрасятся в синий цвет. Сафранин для окраски употребляется в виде крепкого, почти насыщенного, раствора в слабом (30—40°) спирте; в таком же растворе применяется и хризоидин. Водная синь с пикриновой кислотой приготовляется так: приготавливают насыщенный раствор водной сини в воде и такой же раствор пикриновой кислоты. Затем оба эти раствора смешивают в равных объемах. Избыток сафранина (хризоидина) легко удалить спиртом (можно слегка подкисленным). Избыток водной сини удалить нельзя, поэтому надо следить за тем, чтобы не перекрасить срезы.

Размножение. Размножение щитовника совершается при помощи спор, развивающихся внутри спорангииев. Спорангии возникают на нижней стороне листа целыми собраниями или кучками, носящими название сорусов (*sorus*). Они располагаются двумя рядами вдоль средней жилки, прорезывающей пластинку листа (рис. IV—5). Сверху каж-

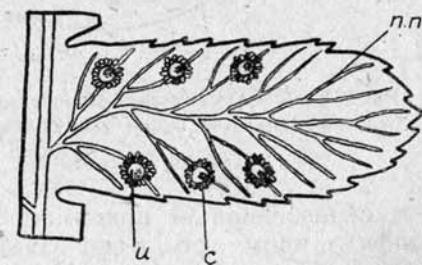


Рис. IV—5. Участок нижней поверхности листа щитовника с сорусами: *п.п* — проводящие пучки, *и* — индузиум (покрывало), *с* — спорангии

дый сорус прикрыт тонкой почковидной пластинкой — покрывалом (*indusium*), так что при рассматривании простым глазом сорус представляется в виде бугорка почкообразной формы. Листья, несущие сорусы (следовательно и спорангии), носят название спорофиллов, в отличие от обычных листьев, обозначаемых термином трофофи́ллы. Но у щитовника те и другие листья не различаются ни формой, ни величиной; обычно первые листья, появляющиеся весной, остаются вегетативными (трофофи́ллами), развивающие же позднее становятся спорофиллами. Для изучения строения сорусов надо брать молодые листья с незрелыми еще зелеными сорусами, так как покрывало у них держится крепко и через них легко получить полный срез, дающий цельную картину; у зрелых же сорусов (темных) покрывало легко отпадает. Но в зеленых сорусах спорангии еще недоразвиты, поэтому для ознакомления с ними надо брать уже зрелые, принявшие черно-фиолетовую окраску сорусы.

Для изучения строения соруса надо сделать через него вертикальный срез. Срез может быть не особенно тонким, но должен быть цельным. На таком срезе (рис. IV—6) видно, что на нижней стороне листа возникает невысокий и довольно толстый вырост — плацента.

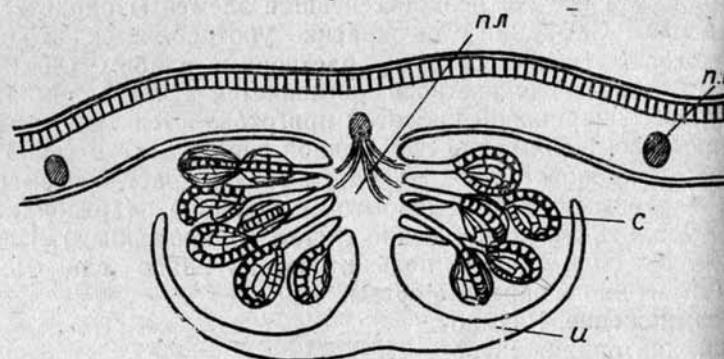


Рис. IV—6. Схема вертикального разреза соруса щитовника:
п.п. — проводящие пучки, пл — плацента, и — индуциум, с — спорангии

В образовании ее принимает участие, главным образом, мезофилл, кроме того, в нее заходит проводящий пучок — ответвление ближайшего листового пучка. Плацента довольно постепенно переходит в ножку покрывала. Само покрывало, имеющее в разрезе форму зонтика, представляет однослоиную пластинку, построенную из низких клеток, богатых

хлорофиллом. На плаценте сидят многочисленные спорангии, которые представляют собой округлую, сплющенную с боков коробочку (рис. IV—7). Спорангий помещается на длинной, тонкой ножке, состоящей обычно из двух рядов клеток. Кроме того, на ножке образуются нередко короткие булавовидные слизевые волоски. Стенка спорангия однослонна и построена почти на всем протяжении из тонкостенных клеток. По гребню ее проходит один ряд клеток, выделяющихся своими сильно утолщенными, окрашенными в золотисто-бурый цвет стенками. Это так называемое кольцо. Клетки, его составляющие, утолщены только на внутренней и радиальных стенках; внешние же стенки остаются тонкими. Кольцо у щитовника, как говорят, неполное, т. е. оно окружает спорангии приблизительно на 2/3 его окружности. Оно резко оканчивается и переходит в тонкостенные клетки, отличающиеся от остальных клеток стенки спорангия своей формой и величиной. Это устье (*stomium*) — место, по которому впоследствии проходит разрыв спорангия. Полость спорангия наполнена спорами. В каждом спорангии после ре-

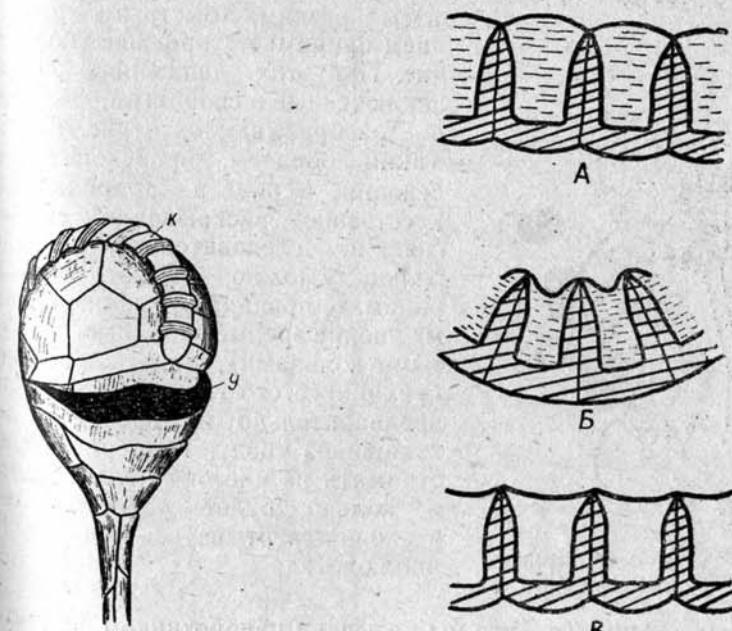


Рис. IV—7. Вскрывающийся спорангий:
у — устье, к — кольцо

Рис. IV—8. Положение клеток кольца при раскрывании спорангия щитовника:
А — до созревания спор,
Б — перед раскрыванием,
В — после раскрывания

дукционного деления образуются 64 споры. Спора представляет собой клетку несколько удлиненной и сплющенной формы, с толстой почти черной бугорчатой оболочкой. Под толстой внешней оболочкой находится тонкая внутренняя. Содержимое споры состоит из цитоплазмы с ядром, пластид, капель масла и других включений.

Кольцо является приспособлением, при помощи которого происходит раскрывание спорангия и рассеивание спор. Когда споры созреют и стенки спорангия начнут отмирать и ссыхаться, вода из клеток кольца начинает испаряться через внешние тонкие стенки. Эти последние, до сих пор бывшие выпуклыми, вдавливаются внутрь в полость и становятся вогнутыми (рис. IV—8, A, B). При дальнейшем испарении воды радиальные толстые стенки начинают сближаться; происходит это вследствие силы сцепления между частицами воды. Результатом этого является то, что кольцо стремится выпрямиться и развернуться, и чем дальше идет испарение, тем сильнее это стремление. В конце концов тонкие стеньки устья не выдерживают и лопаются поперечной трещиной, а за ними разрывается и остальная стенка спорангия. Кольцо выпрямляется, закручивается в обратную сторону (рис. IV—8, B), а

затем резким, быстрым движением принимает прежнее положение. При этих движениях споры, заключенные в спорангии, энергично разбрасываются (рис. IV—9). Таким образом, происходит рассеивание спор в природе. Искусственно раскрывание спорангия и, следовательно, действие кольца можно вызвать глицерином. К препарату, заключающему вполне зрелые спорангии (с жесткими кольцами), надо прибавить каплю густого глицерина, удалив предварительно из препарата всю излишнюю воду. Глицерин будет отнимать из клеток кольца воду, и кольцо будет раскручиваться и вновь свертываться на глазах наблюдателя.



Рис. IV—9. Вскрывающийся спорангий щитовника.

Гаметофит. То, что мы называем папоротником является собственно его бесполым поколением, или спорофитом, производящим элементы бесполого размножения, или споры. Из них, когда они попадают в благоприятные условия, образуется ужеовое поколение, или гаметофит, несущий половые органы. Его называют заростком. Для получения зарост-

ков споры надо высевать на агар-агар или в небольшие горшки на обычную садовую землю и все время поддерживать во влажном состоянии, прикрыв сверху стеклянной пластинкой. В таких условиях споры начинают прорастать и через несколько недель дают вполне развитые заростки. Беря время от времени из культуры пробы под микроскоп, можно следить за развитием заростков. Прорастание начинается с того, что спора сильно взбухает, толстая наружная стенка ее разрывается, и содержимое споры, одетое тонкой внутренней оболочкой, выходит наружу. В нем видны теперь многочисленные хлорофилловые зерна. Вскоре вниз от проросшей споры отходит бесцветный вырост, отделяющийся затем перегородкой. Это — первый ризоид; он быстро удлиняется и уходит в землю. Клетка, содержащая хлорофилл, в свою очередь, начинает вытягиваться и делиться поперечными перегородками, превращаясь в более или менее длинную нить. В конечной клетке этой нити скоро появляются две наклонные и пересекающие друг друга перегородки, вследствие чего в ней вырезается клинообразная верхушечная клетка. Она отделяет вправо

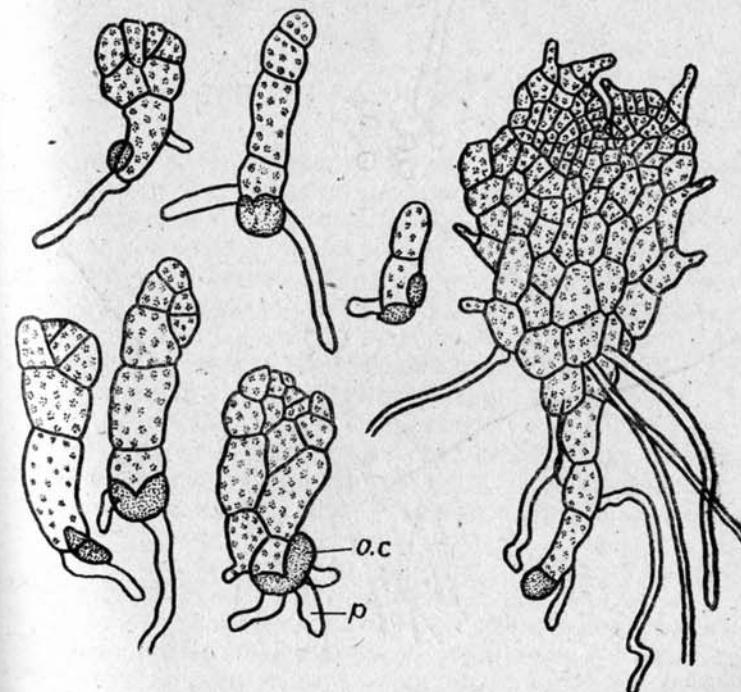


Рис. IV—10. Прорастание споры и образование заростка (ориг.):
o.c — оболочка споры, p — ризоид

и влево от себя сегменты, в результате чего нить превращается в пластинку клиновидной формы. Вскоре, однако, одна верхушечная клетка замещается несколькими одинаковыми клеточками, при помощи которых и происходит дальнейший рост заростка (рис. IV—10).

Вполне развитой гаметофит, или заросток представляет собой тонкую пластинку сердцевидной формы (рис. IV—11). В выемке, находящейся на ее вершине, помещаются клетки, за счет деления которых совершается рост заростков. Весь он построен из тонкостенных, плотно соединенных между собой паренхимных клеток, богатых хлорофилловыми зернами. Клетки расположены в один слой почти во всем заростке, лишь в средней части они лежат в несколько слоев, и от этой утолщенной части с нижней поверхности отходят многочисленные ризоиды, прикрепляющие его к земле. Некоторые краевые

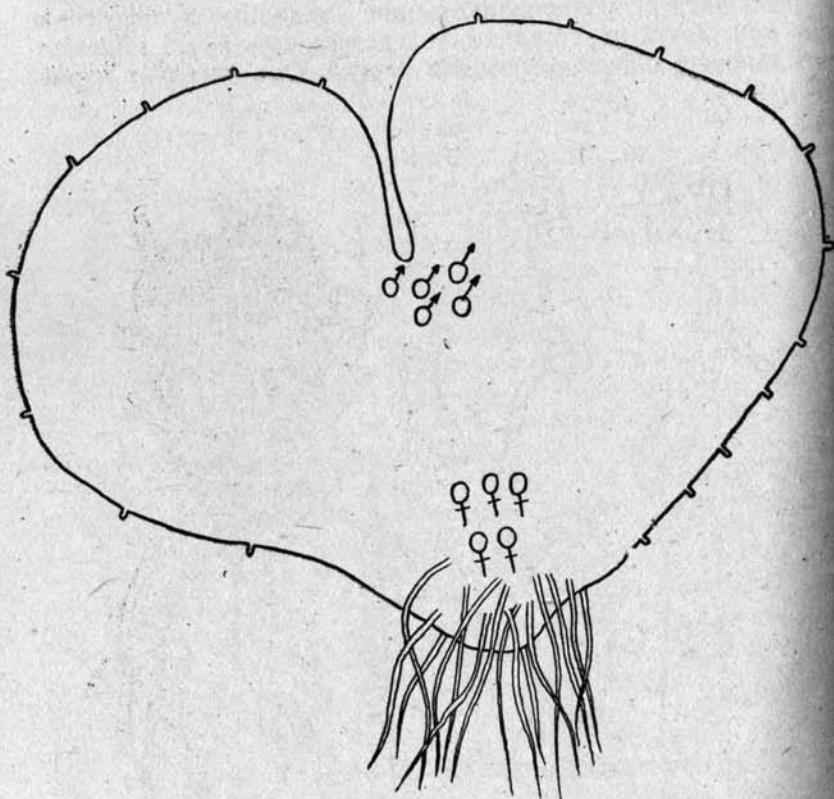


Рис. IV—11. Схема расположения антеридиев и архегониев на заростке

клетки заростка образуют особые железистые волоски булавовидной формы.

Половые органы — антеридии и архегонии — возникают на нижней стороне заростка. При этом антеридии развиваются преимущественно в нижней части его, архегонии же — в верхней, под верхушечной выемкой. Появляются антеридии раньше, чем архегонии. Антеридий представляет собой небольшое округлое тело, одетое однослойной стенкой, построенной из небольшого числа клеток (рис. IV—12, А). Внутренность его наполнена бесцветными шестигранными клетками. Это —

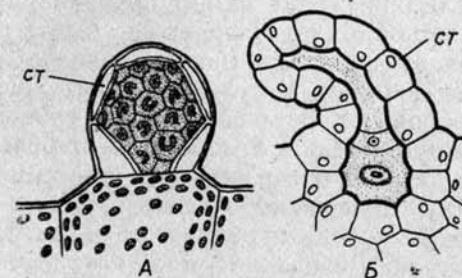


Рис. IV—12. Антеридий (А) и архегоний (Б) щитовника: ст — стена антеридия и архегония

спермагенные клетки; каждая из них дает начало одному сперматозоиду. Раскрывание антеридия происходит в воде, во время дождей или обильной росы. Верхняя клетка стенки антеридия при этом разрывается и через образовавшееся отверстие сперматозоиды выходят в воду. Выхождение и сами сперматозоиды довольно легко можно наблюдать под микроскопом. Для этого культуру заростков щитовника с образовавшимися уже антеридиями следует продержать 2—3 дня в относительной сухости, поливая ее лишь с поддонника. Если затем из нее взять несколько заростков в каплю воды на препарат, то удается видеть, как из спермагенных клеток образуются сперматозоиды и выходят в воду. Для изучения самих сперматозоидов, их следует убить, прибавив к препарату каплю раствора 1%-ной осмииевой кислоты или иода (в иодистом калии). Тогда можно видеть, что сперматозоид представляет собой штопорообразно завитое тельце, снабженное на переднем конце целым пучком жгутиков, с помощью которых и совершается передвижение его в воде; на заднем конце его находится прозрачный пузырь — остаток протоплазмы спермагенной клетки.

Архегонии построены в общем по типу архегониев мхов. Своей брюшной частью они погружены в ткань заростка, так

что наружу выдаются только шейки, загнутые по направлению к основанию заростка. В брюшке архегония помещается крупная яйцеклетка, над которой находится брюшная канальцевая клетка; шейка архегония наполнена шейковыми канальцевыми клетками (рис. IV—12, Б). Однако перегородок между канальцевыми клетками не образуется и цитоплазмы их сливаются вместе. Когда архегоний созреет, он вскрывается вследствие того, что клетки, образующие верхушку шейки архегония, разъединяются и разворачиваются. Часть слизи, образовавшейся из канальцевых клеток, выходит при этом наружу. Привлекаемые этой слизью сперматозоиды подплывают к архегонию, один из них проникает внутрь и, слившись с яйцеклеткой, оплодотворяет ее. Зигота одевается оболочкой и начинает делиться, причем деление ее протекает с большой правильностью. Результатом этих делений является образование зародыша. Зародыш имеет в себе все части, присущие взрослому растению, т. е. корень, стебель, первый лист и, кроме того, особый орган — ножку, прикрепляющую зародыш к заростку. Первоначально весь зародыш скрыт внутри стенки, но вскоре корень пробивает ее и, выйдя наружу, углубляется в землю. Вслед за этим выходят первый лист и верхушка стебля, направляясь кверху. Первые листья отличаются своей величиной и формой, но постепенно молодое растение, проросток, принимает облик взрослого. Заросток по мере развития проростка отмирает и разрушается; за счет его запасов протекает первое время развитие зародыша.

Pteridium aquilinum (L.) Kuhn.

Pteridium aquilinum (L.) Kuhn. — орляк, наравне с мужским щитовником является одним из самых обыкновенных папоротников в нашей флоре. Он очень часто встречается по хвойным и лиственным лесам, по кустарникам, вырубкам и т. д., образуя здесь нередко обширные, густые заросли. У него, как и у щитовника, на поверхность земли выходят лишь листья, стебель же (корневище) скрыто в почве, залегая в ней довольно глубоко. Листья орляка — крупные (у нас они достигают до 1,5 м в длину), сложные. Перисто-трехсложные пластинки их дугообразно отогнуты и расположены почти горизонтально. Они помещаются на длинном, крепком черешке, лишь у основания покрытом войлоком, на всем же остальном протяжении голом. Вдоль черешка идет желобок. Корневище орляка — черное, плотное и деревянистое — несколько сплющено дорзивентрально. Оно сильно ветвится и из окончания каждой ветви его отходит по одному листу. Концы ветвей покрыты густым буроватым войлоком, на некоторых из них можно найти молодые листья, свернутые улиткообразно.

Как и у щитовника, лист орляка развивается очень мед-

ленно и лишь на третий год после своего заложения выходит на поверхность земли. Здесь же на концах ветвей находятся и точки их роста.

От нижней стороны корневища отходят многочисленные черные придаточные корни. Ветвление корневища носит характер моноподиального, однако, в основе оно, как и у громадного большинства папоротников, дихотомическое, характер моноподиального оно получает вторично вследствие того, что одна из ветвей развивается более энергично и сдвигается в сторону соседнюю.

Анатомическое строение. Рассматривая вырытое из земли корневище орляка, можно заметить, не прибегая еще к микроскопу, что оно построено дорзивентрально, т. е. в одном направлении оно несколько сплющено. На поперечном разрезе через корневище дорзивентральность его становится вполне ясной (рис. IV—13). На таком разрезе (при рассмотрении

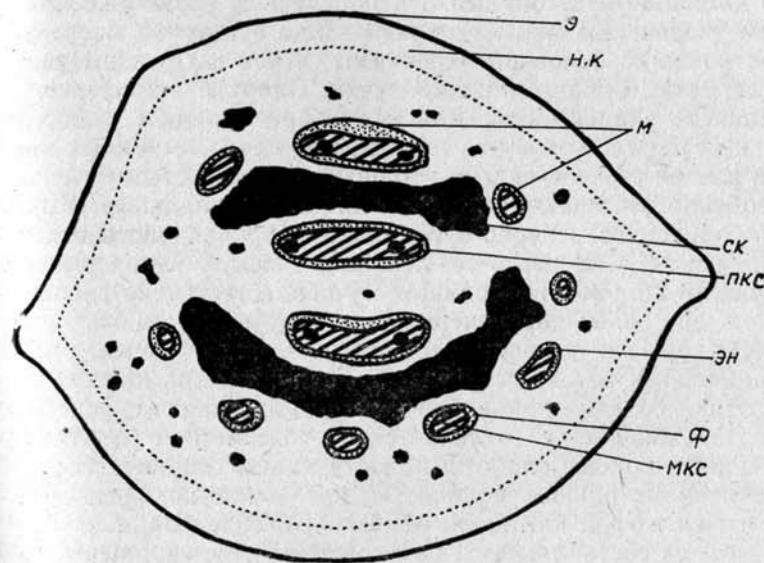


Рис. IV—13. Корневище папоротника орляка *Pteridium aquilinum*: Э — эпидермис, Н.К. — наружная кора, СК — склеренхима, М — меристема, ЭН — эндодерма, ПКС — протоксилема, МКС — метаксилема, Ф — флоэма

невооруженным глазом) резко выделяются на желтовато-сером фоне основной ткани, из которой построена главная масса корневища, две узкие, черные полоски — это участки механической ткани, или склеренхимы. Из них нижний — дугообразный согнутый, верхний — почти горизонтальный. На разрезах они являются то вполне обособленными, то соединенны-

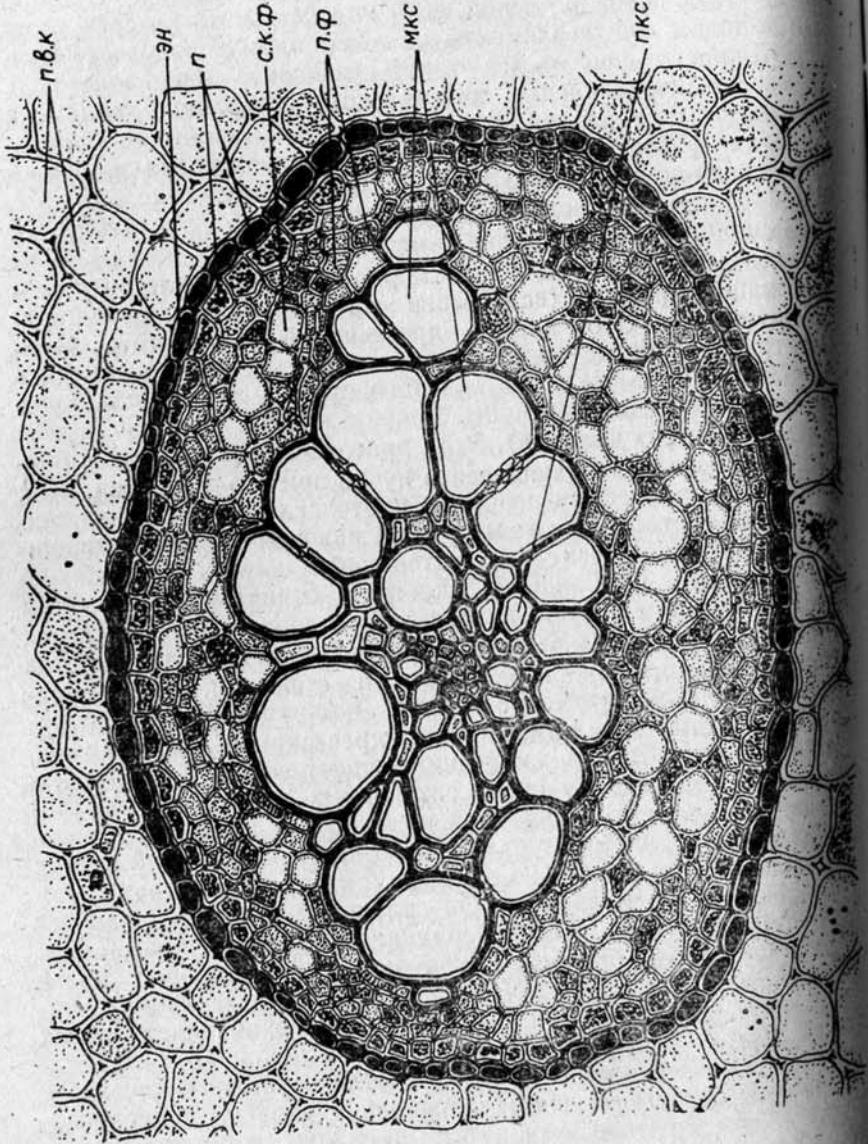
ми между собой с правой или с левой стороны. Между полосками склеренхимы лежат резко очерченные участки, имеющие форму сильно вытянутых эллипсов, — это центральные проводящие пучки. Такие же участки помещаются и снаружи от склеренхимы. Это — периферические пучки; они несколько меньших размеров, чем центральные, округлые или несколько вытянутые. Срединный верхний из них всегда отличается своей величиной от остальных. По периферии срез ограничен узкой черноватой каемкой. Это внешняя кора и эпидермис корневища.

Рассмотрев корневище невооруженным глазом, обратимся к микроскопическому исследованию его. Для этой цели необходимо через него приготовить поперечный и продольный срезы. Поперечный срез надо вести в центральной части корневища так, чтобы захватить проводящие пучки и склеренхиму. Продольный срез удобнее делать в плоскости, перпендикулярной к плоскости склеренхимных участков. Оба эти среза должны быть тонкими. На поперечном срезе уже при малом увеличении видно, что корневище в главной массе своей построено из основной паренхимы; в нее погружены участки склеренхимы и проводящие пучки. Снаружи корневище ограничено эпидермисом. Как видно при большом увеличении, эпидермис состоит из низких, несколько выпуклых кнаружи клеток с очень сильно утолщенными слоистыми стенками. Особенно утолщены стенки внешние и радиальные. Утолщения окрашены в черно-бурый цвет. Коровая часть основной паренхимы, т. е. часть ее, лежащая между эпидермисом в внешним кольцом проводящих пучков, естественно распадается на две зоны: кору внешнюю и кору внутреннюю.

Внешняя кора построена из многоугольных, плотно соединенных между собой (без межклетников) клеток. Стенки этих последних окрашены в чёрно-бурый цвет, вследствие чего внешняя кора отличается от бесцветной внутренней. Стенки утолщены слабо; в полости клетки заключается сравнительно небольшое количество крахмальных зерен. Внутренняя кора, как было отмечено, бесцветная, т. е. стенки клеток, ее составляющих, не окрашены и не утолщены. Клетки округлых очертаний, между ними остаются небольшие треугольные межклетники. В полости клеток лежат многочисленные крахмальные зерна. Содержанием крахмала, а также цветом своих оболочек зоны коры хорошо отличаются друг от друга. Основная ткань, заполняющая пространство между пучками и склеренхимой, сходна по строению с внутренней корой, в которой нередко можно видеть отдельные клетки или группы их с сильно утолщенными слоистыми черно-бурыми стенками. Это склеренхимные клетки, такие же, из каких построены и склеренхимные участки. Клетки, входящие в состав склеренхимных участков, отличаются очень тол-

стыми стенками, кроме того, они окрашены в черно-бурый цвет, слоисты и пронизаны поперек слоев узкими тонкими каналами — порами. Клетки склеренхимы мертвы и лишены содержимого; они играют роль механической ткани.

Проводящий пучок (меристела), как и у щитовника, построен по типу концентрического пучка (рис. IV—14). В центре его лежит ксилема, которая хорошо отличается от окружающей его флоэмы. Граница между флоэмой и ксилемой становится особенно ясной, если действовать на срез хлор-цинк-иодом, тогда элементы ксилемы примут золотисто-желтую окраску, флоэма же станет грязновато-сине-фиолетовой. У старых корневищ и в естественном состоянии ксилема и флоэма имеют различную окраску: ксилема обычно бледно-желтая, флоэма буроватая. Ксилема построена из широких неправильно-многоугольных элементов (рис. IV—14, IV—15). Это лестничные сосуды. (Орляк, в отличие от большинства папоротников, имеет настоящие сосуды, а не трахеиды). Между сосудами зажаты мелкие клеточки, содержащие крахмал (вследствие этого от действия хлор-цинк-иода синие). Это клетки древесинной паренхимы. При рассматриваясь более внимательно к ксилеме, можно заметить в ней среди широких сосудов обыкновенно две группы более мелких элементов, лежащих ближе к концам пучка (так сказать, в фокусах эллипса). Это — протоксилема, т. е. самые ранние элементы, залагающиеся в пучке при его развитии. Как видно на продольных разрезах, протоксилема состоит из спиральных сосудов. Флоэма, окружающая ксилему сплошным кольцом, состоит из ситовидных клеток и лубяной паренхимы. Ситовидные клетки отличаются своими крупными размерами и бедным содержимым. На срезах они представляются в виде многоугольных пустых клеток с буроватыми, довольно толстыми стенками. Они образуют одно- или двурядное кольцо. Лубянная паренхима образована такими же клетками, как и древесинная, т. е. мелкими, богатыми крахмалом, синеющими при действии хлор-цинк-иода. Они или лежат среди ситовидных клеток, или по сторонам их кольца. За флоэмой помещаются перицикл и эндодерма. Перицикл образует большую частью один слой клеток кубической или несколько вытянутой в радиальном направлении формы (на разрезах). Он сплошным кольцом окружает сосудистый пучок. Клетки перицикла заполнены крахмалом; благодаря этому они резко отличаются от остальной части сосудистого пучка. Эндодерма, ясно представленная заметной четковидной цепочкой клеток, ограничивает пучок снаружи от основной паренхимы. Как и перицикл, она построена из одного ряда клеток, но в отличие от него клетки ее вытянуты в тангенциальном направлении, лишены содержимого и одеты желтоватыми кутинизированными оболочками.



На продольных разрезах мы увидим все элементы, входящие в состав сосудистого пучка (рис. IV—15). В середине сильно вытянутыми в поперечном направлении окаймленными порами. При удаче можно увидеть и спиральные сосуды проводящие элементы. Между сосудами зажаты вытянутые клетки древесинной паренхимы. Во флоэме хорошо выделяются ситовидные трубы, имеющие вид длинных бесцветных полос и устроенные так же, как и у щитовника, т. е. они представляют собою очень длинные в разрезе многоугольные клетки с постепенно заостряющимися концами. Ситовидные пластинки расположены на боковых стенах, и нередко посажены настолько близко друг к другу, что вся стенка принимает сетчатый вид. Сита всегда хорошо заметны на фоне стенки из-за наличия в них блестящих пятнышек. Очень хорошо сита обнаруживаются и при действии хлор-цинк-иодом; стенка ситовидной клетки, состоящая из клетчатки, окрашивается при этом в синий цвет, ситовидные же пластинки принимают желтоватую окраску и резко выделяются на синем фоне. Клетки лубяной паренхимы имеют тот же характер, что и клетки древесинной паренхимы. Кнаружи от флоэмы мы найдем клетки перицикла, богатые крахмалом, и бесцветные клетки эндодермы. На тех же продольных срезах через стебель всегда найдется и участок склеренхимы. Там можно видеть, что клетки склеренхимы — это длинные, постепенно заостряющиеся к концам волокна с узким просветом. Толстые слоистые стенки их пронизаны узкими каналами (порами). Клетки коры более крупные и короткие.

Из описания, проведенного выше, видно, что в стебле орляка имеется двойная система проводящих пучков: центральные (внутренние) и периферические (внешние). И те и другие так же, как и у щитовника, идут не параллельно друг другу вдоль стебля, а местами сближаются и соединяются, образуя цилиндрическую сетку (диктиостелу). Таким образом у орляка получаются две вставленные одна в другую диктиостелы (так называемая полицклия), разделенные склеренхимной тканью.

Лист орляка помещается на длинном, крепком черешке, вдоль которого проходит узкий и довольно глубокий желобок. По своему внутреннему строению черешок значительно отличается от стебля. На его поперечных разрезах уже невооруженным глазом видно, что в черешке проходят три крупных и типично расположенных проводящих пучка. Из них верхний, характерным образом изогнутый, лежит поперек черешка (рис. IV—16, B), два других, более мелких, находятся под ним, располагаясь под углом друг к другу и к верхней пучку. При наблюдении в микроскоп можно видеть, что эти пучки имеют то же строение, что и пучки стеблевые. В се-

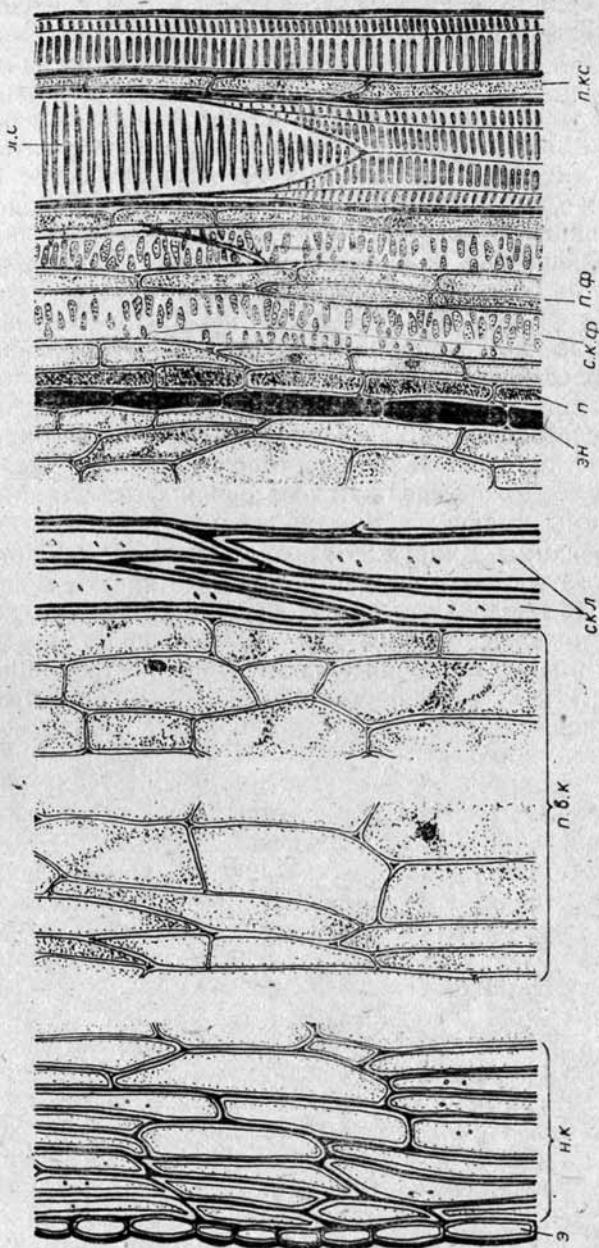


Рис. IV—15. Продольный срез меристелии корневища орляка: э — эпидермис, н.к — наружная кора, п.в.к — паренхима внутренней коры, скл — склеренхима, п — перидерма, эн — эндодерма, скл ф — ситовидные клетки флоэмы, п.ф — паренхима флоэмы, л.с — лестничный сосуд, п.с — паренхима ксилемы

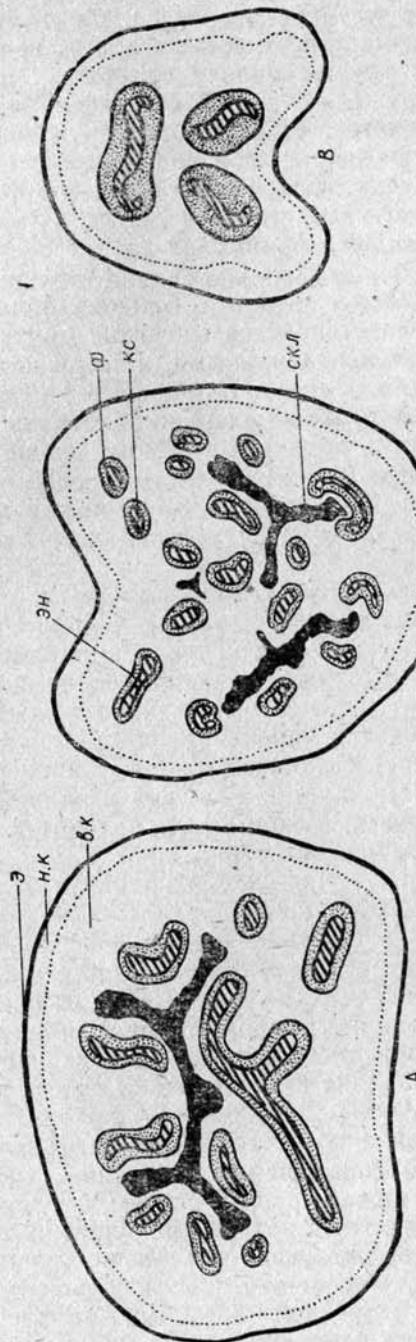


Рис. IV—16. Схема поперечных срезов черешка орляка: А — у основания, Б — в середине. В — вблизи листовой пластиинки; э — эпидермис, н.к — наружная кора, в.к — внутренняя кора, эн — эндодерма, скл — склеренхима

редине каждого из них находится ксилема, состоящая из крупных и мелких лестничных сосудов. На внутренней стороне их, в нижних пучках и в местах сгиба в верхних можно видеть небольшие группы мелких сосудов. Это — протоксилема. Ксилема окружена флоэмой, состоящей из многочисленных ситовидных клеток, чередующихся с лубяной паренхимой. Далее следуют перицикл и эндодерма.

Проводящие пучки погружены в основную паренхиму, образующую главную массу ткани черешка. Около периферии его основная паренхима принимает характер механической ткани: стенки клеток ее довольно сильно утолщаются, а сами клетки становятся более мелкими. Ближе к области желобка основная паренхима становится губчатой: контуры клеток ее делаются несколько неправильными, и среди них появляются многочисленные межклетники. Приблизительно против концов нижних сосудистых пучков механическая ткань прерывается и губчатая паренхима подходит к самому эпидермису. В нем помещаются устьица. В нижнюю часть черешка из стебля заходит склеренхима. Она располагается между проводящими пучками и образует своеобразную и характерную фигуру на поверхности среза.

По своему анатомическому строению лист орляка весьма напоминает лист щитовника. На тонких поперечных разрезах через него видно, что под верхним эпидермисом, состоящим из невысоких, несколько выпуклых и немного утолщенных клеток, лежит нерезко выраженная палисадная ткань, под нею лежит губчатая паренхима, обычного характера. С нижней стороны лист ограничен нижним эпидермисом, состоящим из вытянутых клеток с сильно извилистыми стенками. В нижнем эпидермисе, кроме того, находится большое количество устьиц обычного строения.

Корень. Тонкие, черные корни орляка в большом количестве отходят от его корневища. Для ознакомления с их строением надо приготовить разрезы через них. Для этого удобнее всего взять пучок корней и, зажав его в бузину, делать через него срезы. Все полученные срезы следует класть в воду (или в глицерин для просветления), и среди массы их всегда найдутся достаточно тонкие. На таких срезах можно видеть, что корень орляка имеет то же строение, что и корень щитовника (рис. IV—17). В центре его проходит один проводящий пучок, середина которого занята четырехлучевой (тетрапархной) ксилемой, состоящей из небольшого числа сосудов. Обычно в середине лежат крупные сосуды, в лучах более мелкие, на самых концах лучей находятся группы из 2—3 еще более мелких элементов протоксилемы. Между лучами располагается флоэма, заключающая в себе небольшое количество ситовидных трубок и лубяной паренхимы. За флоэмой следует довольно широкий перицикл и узкая эндодерма. Коровая

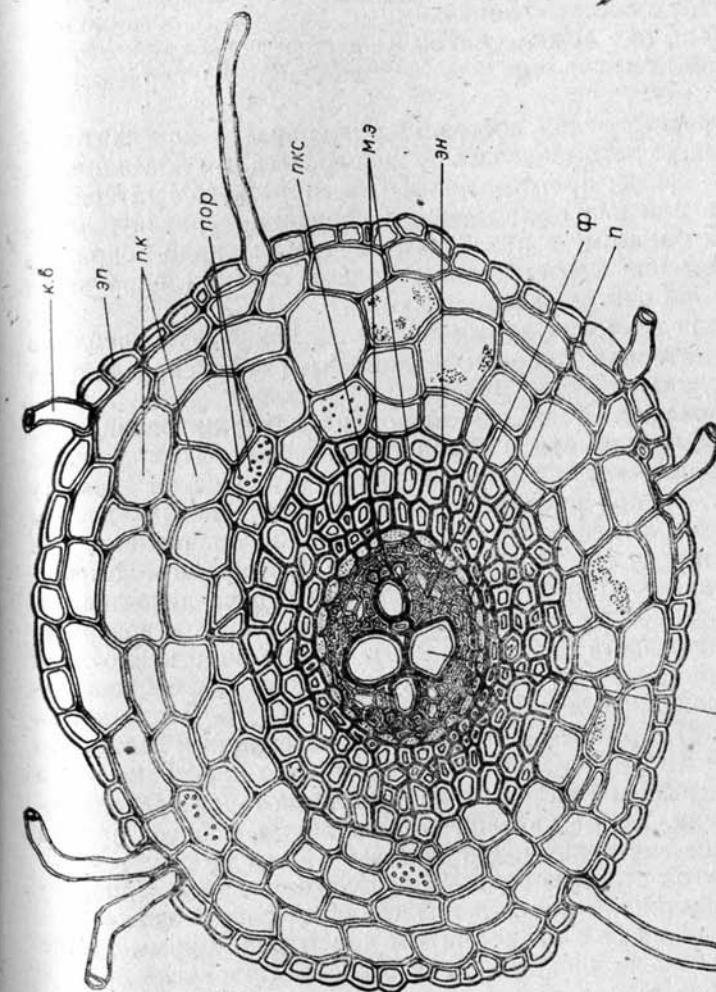


Рис. IV—17. Поперечный срез корня орляка: к.б — корневой волосок, эп — эпидерма, л.к — паренхима коры, эн — эндодерма, ф — флоэма, м.з — метаксилема, л.к.с — протоксилема, п — механические элементы, п — перицикл, пор — поры

часть корня, лежащая кнаружи от проводящего пучка, резко разделяется на кору внутреннюю и внешнюю. Внутренняя кора построена из механических склеренхимных элементов того же характера, что и в стебле, но с еще более сильно утолщенными стенками. Как и в стебле, стенки ее пронизаны тонкими каналами и окрашены в черно-бурый цвет. Внешняя кора состоит из тонкостенных паренхимных клеток, соединенных между собой без межклетников. С периферии корень ограничен эпидермисом, несущим (у молодых корней) корневые волоски.

Для приготовления постоянных препаратов по анатомии орляка можно рекомендовать те же способы, что и для щитовника, т. е. срезы, приготовленные из спиртового материала, заключать или непосредственно в глицерин-желатину, или в канадский бальзам; в последнем случае их надо окрасить сафранином или хризоидином с водной синью (подробности см. выше при описании щитовника).

Если для изучения анатомического строения употребляется живой материал, то срезы должны быть зафиксированы крепким спиртом (96°) в течение 15—20 мин.

Размножение. Размножается орляк, как и щитовник, спорами, развивающимися в спорангиях, собранных в сорусы. Сорусы образуются в июле. Они располагаются по самому краю листа, и при рассмотрении их невооруженным глазом создается впечатление будто край листа заворачивается на нижнюю сторону его, и под этим завернутым краем помещаются спорангии. Для изучения строения соруса делается поперечный разрез: срез ведется перпендикулярно к поверхности и к краю листа. На таком срезе можно видеть, что край листа загибается, и от этого загнутого края, как бы составляя его продолжение лежит неширокая баҳромчатая кайма (рис. IV—18), прилегающая к нижней поверхности листа. Это внешний индузий. В углу, под ним по пластинке листа проходит невысокий валик — плацента, на которой расположены спорангии. Кроме внешнего индузиума, сорус орляка прикрыт еще внутренним. Внутренний индузий находится с другой стороны соруса, располагается между спорангиями и пластинкой листа и представляет собою также тонкую узкую полоску с баҳромчатым краем. Индузиумы лучше всего видны на не вполне зрелых сорусах. Спорангий орляка построен совершенно так же, как и спорангий щитовника — кольцо у него неполное. В сорусах спорангии находятся на различных стадиях развития, и наряду с вполне развитыми можно найти еще только что заложившиеся. Эта особенность орляка (общая с другими папоротниками) позволяет пользоваться им и в качестве материала для изучения развития спорангия. Для приготовления постоянных препаратов сорусов следует применять глицерин-желатину.

Заростки орляка имеют совершенно такое же строение, как и заростки щитовника, антеридии и архегонии также построены одинаково у обоих папоротников.

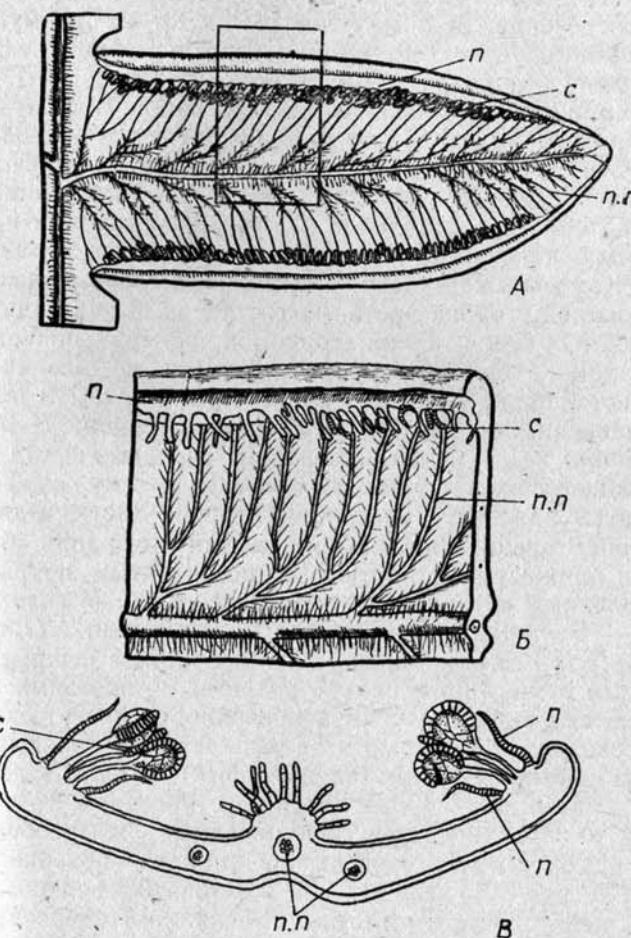


Рис. IV—18. Лист орляка со спорангиями: А, Б — участки нижней поверхности листа, В — схема поперечного сечения участка листа; п.п. — проводящие пучки, с — спорангии, н — покрывало (индузиум)

Способ получения их одинаков и описан нами выше. Кроме того, можно рекомендовать получение заростков в водной культуре. Для этого посев спор производится в колбу Эрленмейера объемом 250 см³, содержащую около 100 см³

питательного раствора Кнопа или Успенского и заткнутую ватной пробкой. Раствор перед посевом необходимо прокипятить и дать ему охладиться. Споры очень хорошо прорастают в водной среде, образуют заростки, антеридии и архегонии, а после оплодотворения на заростках развиваются и молодые растенчица. Водные культуры имеют то преимущество, что здесь наблюдению не мешают частицы почвы, неизбежно попадающие в препарат из культур на почве.

Форма и расположение сорусов у папоротников весьма разнообразны; вместе с тем они являются весьма важными признаками для различия отдельных родов и имеют большое значение при их характеристике. Для того, чтобы получить некоторое представление о сорусах у типичных папоротников, мы ознакомимся с ними на примерах, взятых из нашей флоры. Как мы уже видели, у щитовника сорусы расположены на нижней стороне листа, на его долях, в два ряда по обе стороны от средней жилки; сорусы прикрыты почковидным покрывалом. У орляка сорусы — краевые; они возникают по краю листа, прикрыты его завороченным краем и покрывалом, являющимся как бы его продолжением. У *Athyrium filix-femina* (L.) Roth. — женского кочедыжника, часто встречающегося у нас в тех же местах, что и мужской щитовник, сорусы находятся на нижней стороне листа, в два ряда по сторонам средней жилки; они вытянуты вдоль боковых жилок и прикрыты вытянутым же реснитчатым покрывалом, прикрепленным к жилке одним своим краем. У голокучника Линнея — *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm. (*Phegopteris dryopteris* Fee.) небольшого папоротника с нежными треугольными в очертании, сильно разрезными листьями, сорусы помещаются также на нижней поверхности листа; они сдвинуты несколько к его краю и лишены всякого покрывала. У листвовика обыкновенного (олений язык) *Phyllitis scolopendrium* L., часто встречающегося на юге России, в Крыму и на Кавказе и характеризующегося простыми языкообразными листьями, сорусы расположены на нижней поверхности их и имеют вид бледно-зеленых или желтоватых полосок, лежащих под некоторым углом к средней жилке. Поперечный разрез через такой сорус показывает, что он представляет собою углубление в пластинке листа, не вполне разделенное на две части возвышенной средней частью. В каждой полости в глубине ее расположены споранги, сидящие, таким образом, двумя продольными рядами в каждом сорусе. От краев углубления отходят тонкие прозрачные оборки (покрыва), заходящие друг на друга своими краями. Наконец, у струса обыкновенного — *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. — мощного папоротника, изредка встречающегося у нас в лесах по берегам ручьев и речек, спороносные листья резко отличаются от вегетативных. Они темно-бурые, перистые,

толстыми долями, свернутыми к средней жилке. На внутренней стороне их, стало быть в полости, образованной согнутой долей листа, помещаются сорусы, содержащие большое количество спорангии, прикрытых зубчатым покрывающим.

Не меньшее, чем сорусы, значение имеет для характеристики целых групп папоротников строение самих спорангии, главным образом форма и расположение у них кольца. У представителей порядка Polypodiales, к которому относятся упомянутые выше папоротники, имеется неполное кольцо, поставленное вертикально, т. е. помещающееся в одной плоскости с ножкой спорангия (рис. IV—19). Сем. Cyatheaceae,

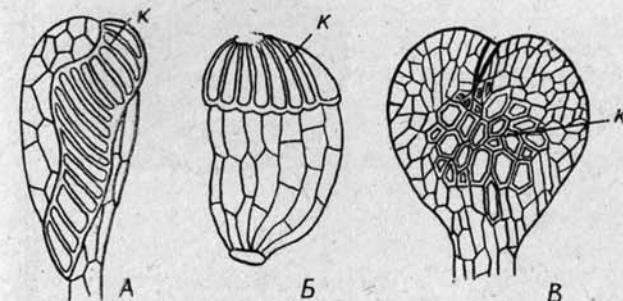


Рис. IV—19. Спорангины папоротников: А — *Balantium*; Б — *Aneimia*; В — *Osmunda*; к — кольцо

представителем которого служит балантиум — *Balantium Kaulfus*, встречающийся у нас в оранжерейной культуре, характеризуется полным кольцом, посаженным наискось (по отношению к направлению ножки) (рис. IV—19, А). Представители сем. Schizaeaceae, примером которых может быть изображена *Aneimia Sw.* — анеймия, также оранжерейная форма, обладает кольцом полным, поперечным и сдвинутым почти к самой вершине спорангия (рис. IV—19, Б). У представителей сем. Osmundaceae, например у *Osmunda regalis L.* — чистоустата величавого, встречающегося в некоторых местах на Кавказе, типично полное отсутствие кольца. Очень крупные сердцевидные споранги несут на одной своей стороне группу клеток с утолщенными стенками (рис. IV—19, В). Они являются как бы заменой кольца, наблюдавшегося у других папоротников.

Развитие спорангииев (рис. IV—20). Спорангий у типичных папоротников образуется из одной поверхностной клетки плаценты. При этом клетка эпидермиса, из которой в дальнейшем разовьется спорангий, образует выпуклицу, отделяющуюся от остальной ткани поперечной перегородкой. В воз-

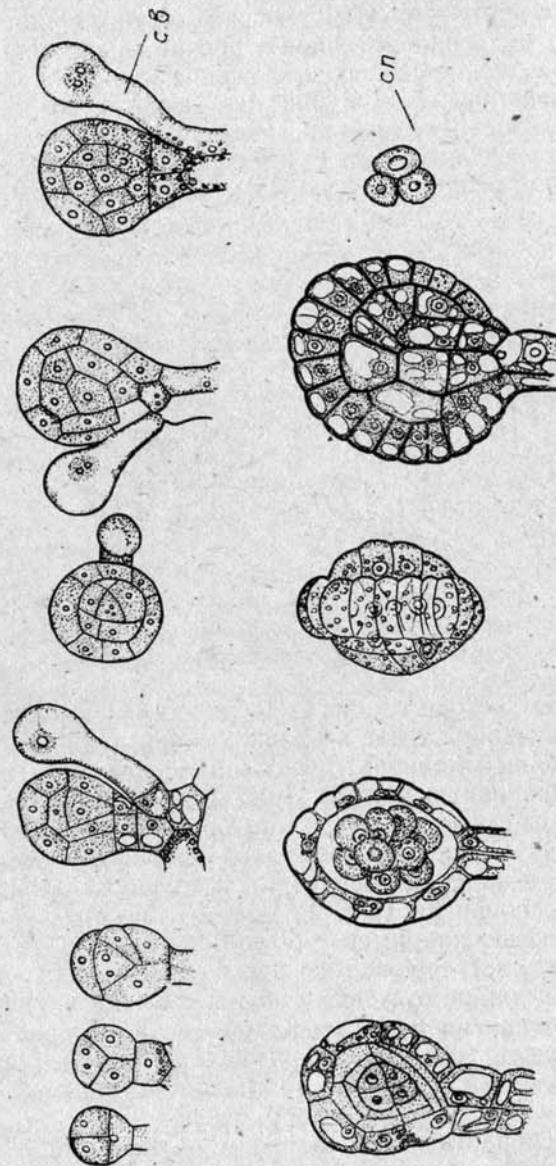


Рис. IV-20. Развитие спорангия щитовника: *c.v* — слизевой волосок, *споры*

никшей таким образом клетке появляется горизонтальная перегородка, делящая ее на 2 клетки, — меньшую нижнюю и большую верхнюю, имеющую полушаровидную форму. Нижняя в дальнейшем развитии спорангия участия не принимает, и весь он образуется из верхней полушаровидной клетки. В ней возникает последовательно три перегородки. Из них первая проходит наискось, пересекая под некоторым углом нижнюю горизонтальную стенку. Вторая перегородка проходит тоже наискось, пересекая первую косую стенку почти под прямым углом. Наконец, третья располагается под углом к первым двум (почти в плоскости рисунка). В результате получаются три периферические клетки и одна центральная, имеющая форму трехгранной пирамиды с выпуклым основанием и вершиной, обращенной вниз. Затем в этой клетке появляется стенка горизонтальная, параллельная основанию пирамиды. Теперь уже мы имеем четыре периферические клетки и одну центральную, окруженную ими. В дальнейшем периферические клетки дают начало стенке спорангия и делятся исключительно радиальными перегородками, вследствие чего она все время остается однослойной. В центральной же клетке появляются стенки, идущие параллельно ее стенкам (граням пирамиды); таким образом от нее отделяются четыре таблитчатые клетки, лежащие между стенкой спорангия и центральной клеткой. Центральная клетка образует так называемый археспорий, т. е. впоследствии она дает начало материнским клеткам спор путем деления последовательно на 16 клеток. Промежуточные клетки составляют тапетум, или выстилающий слой. Клетки его делятся при этом тангенциальными перегородками, так что тапетум становится двуслойным. В дальнейшем он расплывается, материнские же клетки спор округляются, обособляются друг от друга и лежат свободно в полости спорангия. Далее они делятся каждая на четыре дочерние клетки (тетрады). Эти деления сопровождаются редукцией числа хромосом. Каждая из клеток тетрады превращается затем в спору. Содержимое расплывшихся клеток тапетума потребляется при делении материнских клеток и развитии спор.

Описанный выше в общих чертах ход развития спорангия ясен из прилагаемых рисунков, сделанных с развивающегося спорангия щитовника (рис. IV-20). Для изучения истории развития спорангия в качестве материала пригоден любой из упомянутых выше папоротников. Наиболее, однако, удобными из них будут страусник — *Matteuccia struthiopteris* и листовик — *Phyllitis scolopendrium*. Первый из них имеет то преимущество, что в сорусах его заключено очень большое количество довольно крупных спорангии. Листовик же, благодаря своим толстым, мясистым листьям, очень хорошо режется и удобен вследствие этого для изго-

тования тонких срезов. Заметим кстати, что лист листовика — прекрасный объект для изучения анатомического строения листьев папоротников. Для истории развития спорангия надо брать молодые, еще зеленые сорусы и делать через них попечные разрезы. Материал может быть употребляем в свежем, живом виде или фиксированном крепким (96°) спиртом. В первом случае срезы следует рассматривать в воде, во втором их необходимо класть для просветления в глицерин, так как молодые спорангии теряют от действия спирта свою прозрачность. Для приготовления постоянных препаратов по развитию спорангия срезы можно заключать или в глицерин-желатину, или в канадский бальзам, предварительно окрасив их сафранином или гематоксилином. В сафранине срез держат 5—10 мин, затем быстро переводят через крепкий (96°) или абсолютный спирт в гвоздичное масло и канадский бальзам. Гематоксилин для окраски приготавляется по рецептам Делафильда или Равитца¹⁰.

В гематоксилин срез кладут на 3—5 мин, затем отмывают водой, после чего уже обычным путем переводят через абсолютный спирт или гвоздичное масло в канадский бальзам. Если после отмывания водой срез окажется окрашенным слишком темно, то окраску можно ослабить осторожной промывкой его слабым (около 2%) раствором квасцов.

Подклассы Marsileidae и Salviniidae — Марсилиды и Сальвинииды

Эти водные или разноспоровые папоротники (*Hydropterides*) характеризуются тем, что относящиеся сюда формы образуют споры и спорангии двух родов: во-первых, мелкие спорангии (микроспорангии), заключающие в себе большое число мелких спор (микроспоры) и, во-вторых, крупные (мегаспорангии), в которых развивается по одной большой споре (мегаспоре). В дальнейшем, при прорастании из спор развиваются сильно редуцированные заростки: из микроспор — мужские, образующие исключительно антеридии, из мегаспор — женские, на которых возникают только архегонии. В состав подкласса сальвиниид входят два семейства: *Salviniaceae* — сальвиниевые с родом *Salvinia* Michelii и *Azollaceae* — азольловые с родом *Azolla* Lam.

К подклассу марсилий относится одно семейство *Marsileaceae* — марсилиевых, в которое входят роды *Marsilea* L. —

¹⁰ Гематоксилин Delafid'a. 1. Насыщенный раствор гематоксилина в абсолютном или 95—96° спирте 2. Насыщенный раствор амиачных квасцов в воде. Смешивают 1 см³ 1-го раствора с 15 см³ 2-го и оставляют стоять на свету не менее недели, после чего фильтруют и прибавляют 22 см³ глицерина и 25 см³ метилового спирта.

Гематоксилин Ravitz'a. 1 г гематоксилина, 1 г обыкновенных квасцов, глицерина — 35 см³, дистиллированной воды — 65 см³.

марсилия и *Pilularia* L. — пилюлярия, или пильольница. Мы начнем наше ознакомление с водными папоротниками с первого семейства, с рода *Salvinia*, один из видов которого, *Salvinia natans* (L.) All., встречается в СССР.

Salvinia natans (L.) All.

Salvinia natans (L.) All. — сальвиния плавающая в средней полосе Советского Союза встречается редко, в южной части ее, начиная с Курской области, она попадается довольно часто по старицам и тихим заводям рек, где образует обширные заросли. Сальвиния — растение водное, плавающее на поверхности воды. Она имеет тонкий горизонтальный стебель, достигающий в длину 5—15 см (рис. IV—21, A). На стебле сидят три ряда листьев: два ряда плавающих на поверхности и один ряд листьев подводных. Плавающие листья

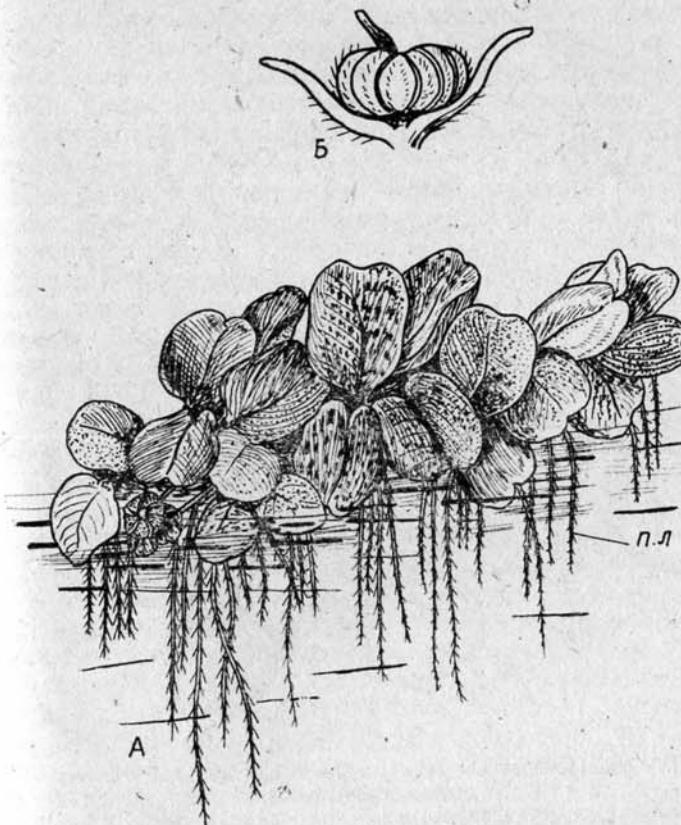


Рис. IV—21. Сальвиния *Salvinia*: A — внешний вид, B — сорус; п.л — подводные листья

имеют довольно широкую, удлиненную, яйцевидную пластинку, прикрепляющуюся к стеблю коротеньким черешком; они зеленые, на верхней поверхности покрыты сосочками, на нижней — бурыми волосками. Подводные листья буроватые, рассечены на длинные, нитевидные доли, покрытые густыми короткими волосками. По своему внешнему виду они весьма напоминают корни; однако, настоящих корней не образуется. У основания подводных листьев возникают кучками шаровидные сорусы, или спорокарпий (рис. IV—21, Б).

Анатомическое строение. В своем анатомическом строении сальвиния проявляет признаки, свойственные всем водным растениям, т. е. в ее тканях присутствуют обширные воздушные полости, и у нее отмечается редукция проводящей системы в части, проводящей воду.

Вместе с тем сохраняются черты, характерные для папоротников. Для ознакомления со строением стебля надо сде-

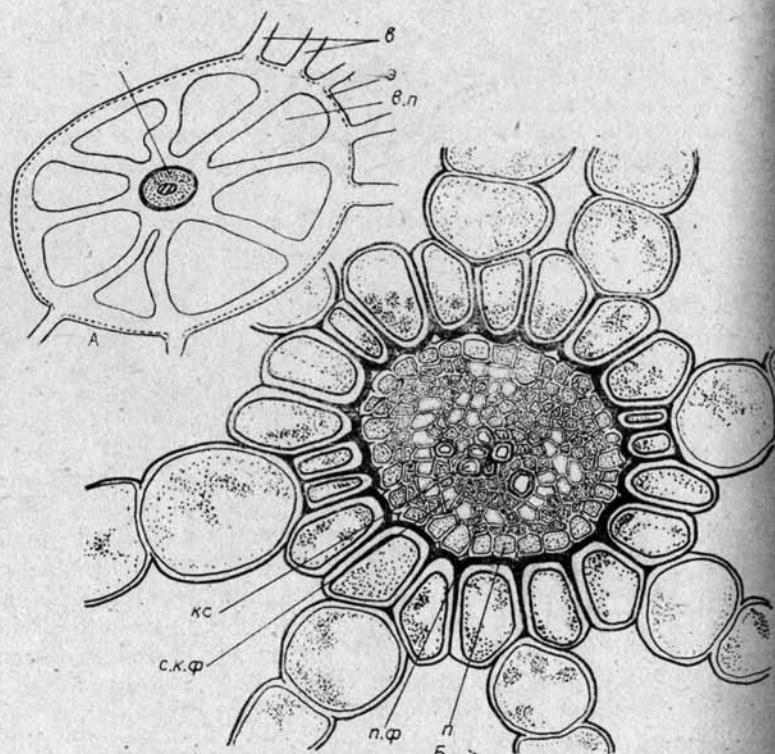


Рис. IV—22. Поперечный срез стебля сальвинии: А — схема, Б — проводящий пучок;
в — волоски, э — эпидермис, в.л — воздушная полость, п.л — проводящий пучок, п — перицикл, кс — ксилема, с.к.ф — ситовидные клетки флоэмы, п.ф — паренхима флоэмы

лать через него тонкий поперечный срез. На таком срезе мы увидим, что в центре находится один проводящий пучок (рис. IV—22), вся же остальная часть занята корой. Сколько-нибудь ясно выраженного эпидермиса не обособляется. В коре находится ряд очень крупных, треугольных в разрезе воздушных полостей, разделенных между собой однослойными перегородками. Снаружи их ограничивает один слой клеток; от этого наружного слоя отходят довольно длинные буроватые волоски, образованные небольшим числом клеток. Слой клеток коры, непосредственно прилегающий к пучку имеет утолщенные стенки. Проводящий пучок, или, вернее, стела имеет концентрическое строение (гаплостела). Вся ее ксилемная часть весьма сильно редуцирована, она сведена к 1—3 небольшим трахеидам (лестничным и спиральным). Флоэма состоит из мелких ситовидных клеток и лубяной паренхимы. Перицикл резко не выделяется. Эндодерма тоже выражена не очень резко (рис. IV—22, Б).

Лист. Для ознакомления с анатомическим строением листа сальвинии надо приготовить вертикальные срезы через него (безразлично — продольные или поперечные). На таких разрезах, рассматриваемых при малом увеличении, прежде всего бросаются в глаза крупные воздушные полости, расположенные друг над другом в два этажа. Полости нижнего этажа крупные, в очертании четырехугольные, верхние — меньших размеров, тоже четырехугольные или вытянутые, неправильно трапециевидные, так как заходят в сосочки, поднимающиеся на верхней стороне листа. От вершины их отходят пучки четко видных однорядных волосков. Воздушные камеры разделены друг от друга однослойными стенками. Клетки, образующие их, имеют извилистые контуры, напоминающие контуры клеток эпидермиса. В них заключается большое число хлорофилловых зерен. С нижней поверхности листа свешиваются короткие бурые волоски, заостренные на концах. Иногда срез проходит через среднюю жилку листа и тогда можно видеть, что в ней проходит проводящий пучок такого же строения, как и в стебле. Перегородки прилежащих к пучку камер отходят от него, как радиусы от центра.

Подводные листья, как было указано, рассечены на длинные нитевидные доли, густо покрытые буроватыми волосками, такими же, какие находятся на стебле и на нижней поверхности плавающих листьев. Доли листа по своему строению весьма напоминают стебель. На поперечных разрезах через них можно видеть, что в центре каждой доли проходит совершенно редуцированный проводящий пучок; в лежащей кнаружи от него части, как и в стебле, находится ряд треугольных в очертании, крупных воздушных камер, расположенных так же, как и там, и ограниченных снаружи одним

слоем клеток. Перегородки между ними однослойны. Вся эта часть построена из тонкостенных паренхимных клеток, содержащих небольшое число хлорофилловых зерен.

Размножение. Микро- и мегаспоранги у сальвинии образуются на сильно укороченных долях подводных листьев; они помещаются внутри шарообразных сорусов или, как их иногда здесь называют, спорокарпинев, развивающихся большей частью по нескольку на каждом из подводных листьев и сидящих у основания листьев небольшими тесными кучками. Строение сорусов выясняется на продольных срезах через

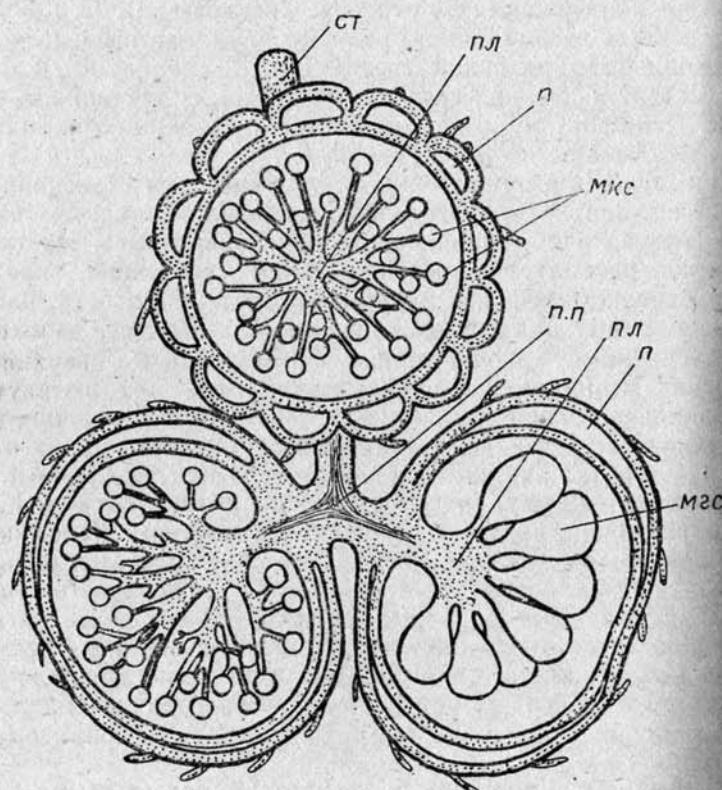


Рис. IV-23. Разрез соруса спорангииев (спорокарпинев) сальвинии: *п* — покрывало, *пл* — плацента, *мс* — мегаспорангий, *мкс* — микроспорангий, *ст* — стебель, *п.п* — проводящий пучок

них, т. е. на срезах, проведенных через место прикрепления и вершину соруса. На правильно прошедшем в указанном направлении разрезе (рис. IV-23) оболочка соруса кажется

двойной. Она является гомологом покрываля (*indusium*) сорусов типичных папоротников. Каждая стенка образована одним слоем мелких клеток. На вершине соруса оба слоя соединяются, на всем остальном пространстве отстоят друг от друга, между ними находится широкая полость, заполненная воздухом. Продольными, так же однослойными перегородками, идущими, так сказать, в меридиальном направлении, вся полость разделяется на узкие продольные полости. Перегородки ее также однослойны, хорошо видны на поперечных (или косых) срезах через сорус. Наружная стенка покрыта короткими бурьми волосками. Весь сорус (спорокарпий) помещается на короткой ножке, которая входит в его полость и вздувается в виде булавы, образуя плаценту. На последней уже возникают или микро- или мегаспоранги. И те и другие развиваются всегда отдельно друг от друга, в особых сорусах; но как мега-, так и микросорусы помещаются на одном и том же растении, таким образом сальвиния — растение однодомное.

Микроспорангий шарообразной формы; он одет однослойной стенкой, построенной из многоугольных таблитчатых клеток, и сидит на длинной однорядной ножке. Внутри микроспорангия находятся в большом количестве микроспоры. Микроспоры — небольшие, шаровидные клеточки, одетые довольно толстыми, гладкими оболочками. Внутри их просвечиваются ядро и цитоплазма. Микроспоры погружены в особое так называемое пенистое вещество; оно образуется из содержимого расплывшихся клеток тапетума. Первоначально оно жидкое, но затем затвердевает, так что весь микроспорангий представляет компактную массу этого пенистого вещества, заключающего в себе микроспоры (лежащие на периферии) и одетого снаружи стенкой микроспорангия. С течением времени пенистое вещество и самая стенка спорангия буреют и становятся непрозрачными. Поэтому наблюдать микроспоры внутри микроспорангия удается лишь на молодых, незрелых еще спорангиях. Микроспорангии образуются внутри каждого соруса в большом числе.

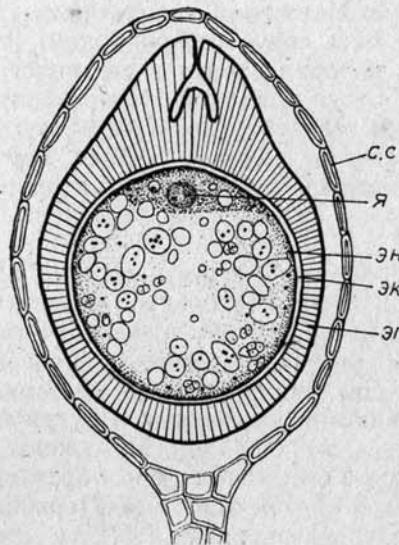
Мегаспорангии развиваются меньше, и сами они гораздо крупнее, чем микроспорангии (рис. IV-23, А, Б). Они удлиненно-овальной формы и сидят на сравнительно короткой ножке; стенки их, как и у микроспорангии, однослойные. Внутри каждого мегаспорангия находится одна крупная мегаспора, заполняющая почти всю его полость. Рассматриваемая целиком, она представляется в виде темного лименообразного тела, на разрезах же через нее можно ознакомиться и с ее строением. Сделать разрез через отдельную мегаспору трудно из-за весьма малых ее размеров, но на разрезах через сорус с мегаспорангиями часть мегаспор всегда оказывается разрезанной, что и позволяет видеть их строение.

Мегаспора (рис. IV—24) представляет собою крупную клетку, одетую тремя оболочками. Из них первая (считая изнутри) — эндоспорий — очень тонкая, плотно прилегает ко второй оболочке и потому незаметна. Вторая оболочка — экзоспорий — толстая, плотная, окрашенная в бурый цвет, на разрезах резко выделяется в виде кружка. Наконец, третья, самая внешняя оболочка, или эписпорий отличается большой мощностью. Она построена из очень мелкопенистого вещества, ячейки которого наполнены воздухом. Вследствие этого эписпорий совершенно непрозрачен и кажется черным. Толщина эписпория неравномерна: в нижней части мегаспоры она меньше, в верхней же увеличивается, а на верхушке эписпорий вытягивается в виде трехраздельного сосочка. Внутреннее содержимое мегаспоры состоит из цитоплазмы и ядра. Ядро лежит в верхней части мегаспоры (под сосочком) и около него скапливается цитоплазма. Кроме того, в полости мегаспоры находится большое число больших округлых протопионовых телец и мелких крахмальных зерен.

Рис. IV—24. Разрез мегаспорангия и мегаспоры сальвинии: с.с — стена спорангия, эк — экзоспорий, эн — эндоспорий, эп — эписпорий, я — ядро

Сорусов следует делать разрезы, по возможности цельные и правильно проходящие через ножку. Толщина среза особого значения не имеет. Для приготовления постоянных препаратов удобнее всего применять глицерин-желатину.

Прорастание спор. Сорусы сальвинии созревают к осени. Собранные споры ее следует сохранять в воде, так как они не выдерживают высыхания. К весне, уже в феврале в культурах они начинают прорастать. При прорастании из микроспор развиваются сильно редуцированные мужские заростки, несущие только антеридии; из мегаспор возникают тоже редуцированные, хотя и не в такой степени как мужские, женские заростки, образующие только архегонии. Микроспоры прорастают внутри микроспорангия; при этом мужские заростки прорывают как окружающее микроспоры пенистое вещество, так и оболочку микроспорангия. Вполне развитой



ячейки которого наполнены воздухом. Вследствие этого эписпорий совершенно непрозрачен и кажется черным. Толщина эписпория неравномерна: в нижней части мегаспоры она меньше, в верхней же увеличивается, а на верхушке эписпорий вытягивается в виде трехраздельного сосочка. Внутреннее содержимое мегаспоры состоит из цитоплазмы и ядра. Ядро лежит в верхней части мегаспоры (под сосочком) и около него скапливается цитоплазма. Кроме того, в полости мегаспоры находится большое число больших округлых протопионовых телец и мелких крахмальных зерен.

мужской заросток имеет форму вытянутой и слегка изогнутой трубочки. В самой нижней части его находится маленькая линзобразная клетка (гомолог ризоида заростков других папоротников); над нею помещается крупная вегетативная клетка, вся же верхняя часть занята двумя антеридиями, в каждом из которых развивается по четыре сперматозоида. Антеридии ограничены двумя крупными и двумя мелкими клетками. Первые, вместе с большой нижней клеткой, составляют вегетативную часть заростка, вторые представляют собой клетки стенки антеридия. Однако описываемую картину можно наблюдать только на заростках, вычлененных из микроспорангия; вычленение же это является делом в высшей степени трудным. Обычно же при наблюдении над прорастанием микроспор можно видеть, что сквозь темную, непрозрачную оболочку микроспорангия прорвались многочисленные мужские заростки. При малом увеличении они имеют вид маленьких прозрачных сосочков; при большом — в них можно отличить антеридии как уже опорожненные, так и еще не вскрывшиеся. Из оболочки микроспорангия выдается лишь конец заростка, содержащий антеридии, нижняя же часть его скрыта внутри микроспорангия.

Из мегаспор, при прорастании их, развиваются женские заростки. Подобно мужскому, женский заросток не покидает оболочки мегаспоры и мегаспорангия, а все время связан с ними. Он редуцирован меньше мужского и вполне ясно видим простым глазом. При этом он представляется в виде очень маленькой (величиной с булавочную головку) треугольной зеленой пластинки, плавающей по поверхности воды; с нижней стороны пластинки свешивается шарообразный пришток, это — оболочки мегаспоры. Вследствие сравнительно крупных размеров женских заростков, через них без особого труда можно делать разрезы; для этого необходимо защемить их в бузину, ориентировав соответствующим образом. Разрезы следует делать продольные, т. е. такие, которые проходили бы перпендикулярно к поверхности заростка и захватывали бы мегаспору. На серии приготовленных таким образом срезов можно получить прорастающие мегаспоры на различных стадиях развития: молодые заростки без архегониев, заростки с архегониями, наконец, с более или менее развитыми зародышами.

На срезах видно, что заросток построен из тонкостенных паренхимных клеток, плотно соединенных между собой и содержащих большое число хлорофилловых зерен. Каждый заросток содержит по нескольку архегониев, погруженных в ткань заростка. На удачно прошедших разрезах можно видеть, что они имеют то же строение, что и архегонии типичных папоротников, отличаясь лишь сильно редуцированной шейкой.

Azolla Lam.

Azolla Lam. — азолла, распространена в тропических и субтропических зонах Индии, Японии, Индонезии, Индокитая, Азии и Америки. В Европу она занесена около ста лет назад и встречается в ботанических садах, иногда дичает.

Азолла обладает способностью к фиксации атмосферного азота, благодаря симбиозу с сине-зеленой водорослью *Anabaena azollae* Strasb. Эта особенность позволяет применять ее как зеленое удобрение на рисовых полях Вьетнама, Индии, Индонезии, Явы, Японии и многих других регионах. В Северном Вьетнаме имеется более тысячи специальных станций по разведению азоллы, которая очень быстро разрастается и обладает большой продуктивностью. На рисовых полях Вьетнама азолла производит до 50 т на гектар зеленой массы, что в пересчете на азот дает 120—140 кг.

Азолла — мелкое нежное растеньице, плавающее на поверхности воды, стебли ее тонкие, сильно разветвленные, с тесно посаженными двулопастными очередными листьями. Верхняя лопасть — ярко-зеленая, поднимается над водой, нижняя — бесцветная, погружена в воду. Корни придаточные, простые, погружены в воду.

Анатомическое строение. Для изучения анатомического строения надо взять несколько растений, сложить их вместе в пучок и через него делать срезы, в данном случае поперечные, и всю полученную массу срезов класть в воду. Среди них всегда можно найти срезы, как по толщине, так и по направлению пригодные для ознакомления с анатомическим строением. Здесь окажутся срезы через стебель и через листья. Как и у сальвинии, в строении азоллы обнаруживаются признаки, характерные для водных растений, т. е. редукция проводящей системы и наличие многочисленных воздушных полостей.

На поперечном разрезе через стебель азоллы видно, что в центре его помещается один центральный сосудистый пучок (стела), кнаружи от которого лежит кора, состоящая из не большого числа слоев широких тонкостенных клеток. Эпидермис не отличается сколько-нибудь заметно от прилежащих к нему слоев коры. В центре проводящего пучка лежит ксилема, состоящая из 2—3 крупных сосудов и нескольких мелких. Все сосуды — спиральные. Ксилема окружена несколькими рядами тонкостенных, вытянутых в тангенциальном направлении паренхимных клеток. На продольных разрезах можно видеть, что клетки эти вытянуты вдоль проводящего пучка. Анатомическое строение листа ясно из рис. IV—25. На нем изображен продольный разрез через верхнюю лопасть листа. Здесь видно, что эпидермис состоит из неоднородных клеток. В эпидермисе находятся устьица. Под эпидермисом лежит

мезофилл; его клетки у внешней поверхности листа вытянуты, что напоминает палисадную ткань. Клетки его содержат большое количество хлорофилловых зерен. В нижней части верхней лопасти, у ее основания, помещается обширная овальная полость, открывающаяся отверстием на внутреннюю поверхность. Это отверстие окружено сосочковидными клеточками. Через него внутрь полости врастают нити сине-зеленой водоросли *Anabaena*, поселяющейся здесь и вступающей таким образом в симбиоз с азоллой. (Явление, аналогичное наблюдающимся у антоцероса и блязии.)

Нижняя лопасть листа построена проще: средняя часть ее построена из многослойной ткани, края однослойны; ткань средней части содержит обширные воздушные камеры. В обе лопасти заходят ответвления проводящего пучка.

Сорусы образуются на нижней стороне растения; они развиваются из нижней лопасти первого листа бокового побега. Как и у сальвинии, они содержат или только микроспорангии, или только мегаспорангии. Микросорусы имеют шарообразную форму, достигая размеров приблизительно булавочной головки. Внутри двуслойной стенки соруса находится большое число мелких микроспорангии; они шаровидной формы и сидят на длинных тонких ножках, отходящих от вдающейся внутрь соруса плаенты. Как и у сальвинии, внутренность микроспорангия наполнена пенистым веществом, но в то время как, у сальвинии, оно образует одну цельную массу, у азоллы оно разбито на несколько отдельных кусков, в которые вкраплены микроспоры. Эти куски пенистого вещества со спорами носят название массул (*massulae*). Если, осторожно надавливая на покровное стекло, раздавить микроспорангий так, чтобы оболочка его лопнула и из него вышли массулы, то можно видеть, что от поверхности их отходят особые прозрачные и довольно длинные крючки, имеющие

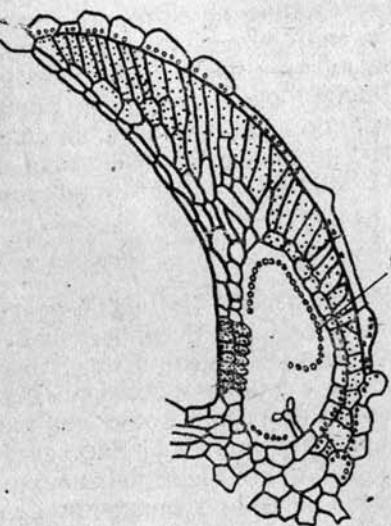


Рис. IV—25. Вертикальный разрез листа азоллы *Azolla*: в — нити водоросли

форму якорей. Они носят название глохидий и служат для прикрепления массул к оболочке мегаспоры во время прорастания спор. Мегасорус азоллы гораздо меньших размеров, чем микросорус. Он содержит всего один мегаспорангий, заключающий в себе только одну крупную мегаспору, одетую толстыми оболочками с зубчатым эписпорием. На вершине мегаспоры находятся три массы, построенные из пенистого вещества, ячейки которого наполнены воздухом. Мегасpora окружена оболочкой мегаспорангия, заметной лишь на вершине, в нижней части она резорбируется. Самый внешний слой составляет оболочка спорокарпия, соответствующая индузии соруса. При прорастании спор, как и у сальвинии, из микроспор развиваются очень сильно редуцированные мужские заростки, из мегаспор — заростки женские.

Marsilea quadrifolia L.

Marsilea quadrifolia L. — марсилия четырехлистная, встречается в СССР в юго-восточной части его, в низовьях Волги, на северном Кавказе и др. Это болотное или иногда водное растение с длинным ползучим стеблем-корневищем, от нижней стороны которого отходят два ряда корней, сидящих пучками, от верхней — два ряда листьев (рис. IV—26). Листья имеют длинный тонкий черешок, на котором помещается пластинка листа из четырех клиновидных листочек. Недалеко от места прикрепления черешков к стеблю на них помещаются «плоды», или спорокарпии; они бобовидной формы, сплющены несколько с боков и сидят на более или менее длинной ножке. Возникают они во второй половине лета.

Анатомическое строение. Строение стебля марсилии выясняется на поперечных разрезах. Уже при рассмотрении поперечных срезов простым глазом на них виден черный центральный участок, резко отличающийся от окружающей его светлой зоны. Черный участок — это внутренняя кора и заключенный в ней проводящий пучок (стела), светлая зона — кора внешняя и одевающий ее эпидермис. При рассматривании среза при малом увеличении на нем видно следующее расположение тканей (рис. IV—27, IV—28): за эпидермисом, окружающим срез с периферии, следует широкая зона тонкостенной внешней коры, состоящая из крупных паренхиматозных клеток с крахмальными зернами. В коре находится ряд воздухоносных довольно крупных и вытянутых в радиальном направлении полостей. В части, находящейся кнаружи от полостей, клетки коры соединены без межклетников, в части, находящейся ко внутри от полостей между клетками коры, можно видеть мелкие межклетники. Внешняя кора резко отделяется от черно-буровой толстостенной внутренней коры, построенной из механических элементов. На поперечных сре-

зах они выглядят многоугольными клетками с очень узкими просветами и слоистыми стенками, которые пронизаны тонкими каналами — порами. На продольных разрезах элементы внутренней коры имеют вид длинных волокон с заостренными концами. Из таких же клеток построен и центральный участок механической ткани.

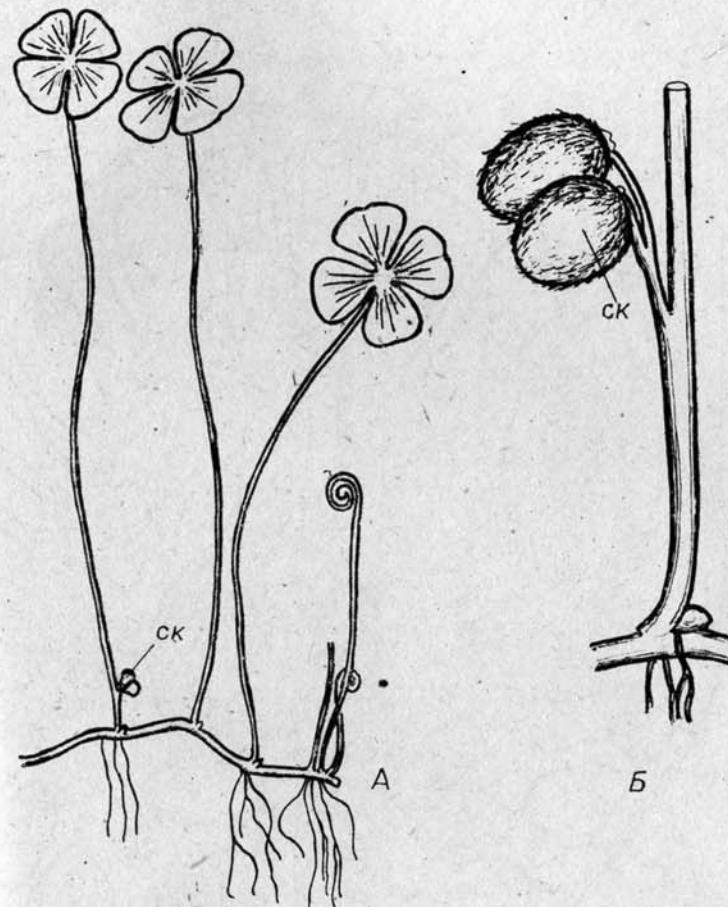


Рис. IV — 26. Марсилия *Marsilea quadrifolia*: А — внешний вид растения, Б — спорокарпий; ск — спорокарпий

Внутренняя кора образует широкое кольцо, в котором помещается проводящий пучок (стела), на разрезе также кольцеобразный; наконец, в центре среза лежит участок черных механических элементов, сходных с клетками внутренней ко-

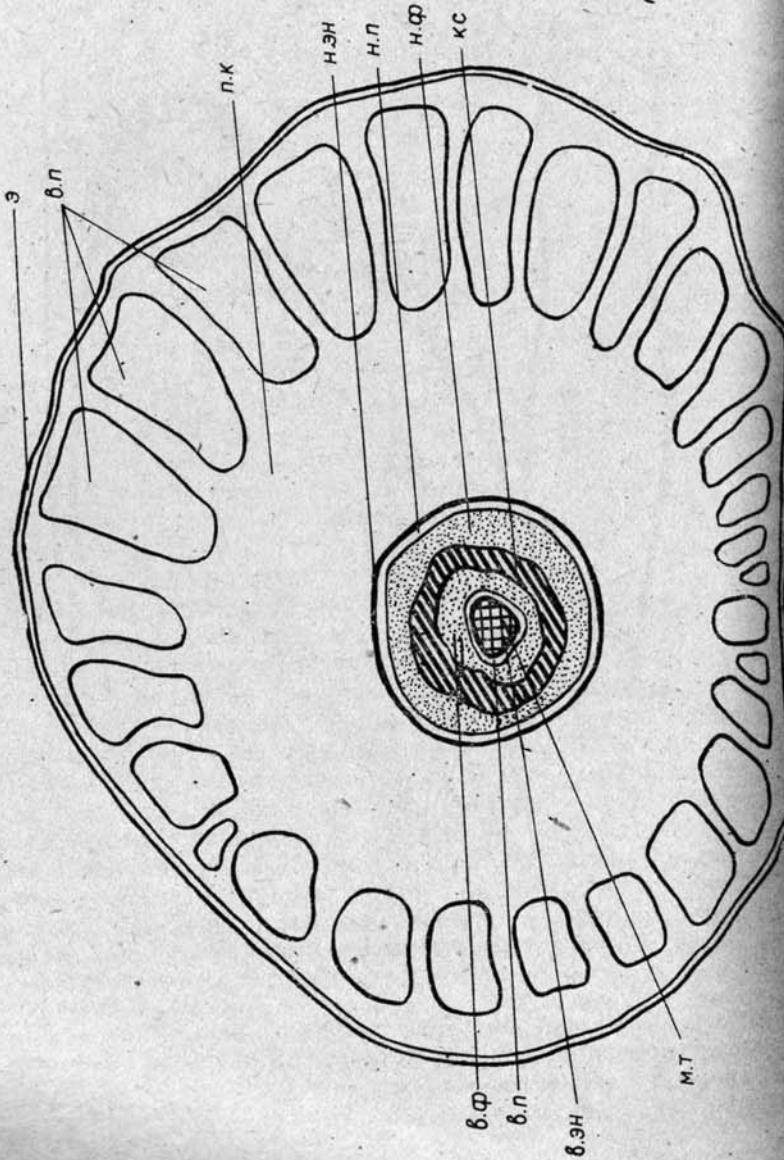


Рис. IV—27. Схема поперечного среза стебля марсилии: э—эпидермис; б.п—воздушные полости; п.к—паренхима коры; н.эн, б.эн—наружная и внутренняя эндодерма; н.л, б.л—наружный и внутренний перицикл; н.ф, б.ф—наружная и внутренняя флоэма; к.с—килема; м.т—механическая ткань

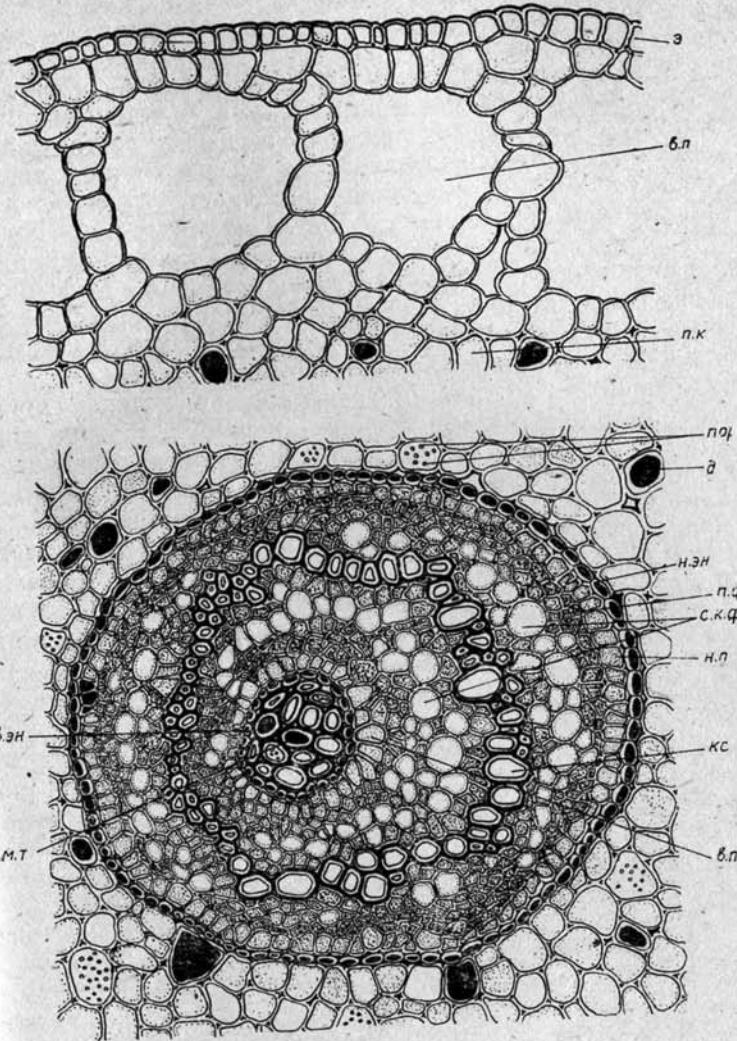


Рис. IV—28. Участок коры и стебля марсилии: э—эпидермис; б.п—воздушные полости; п.к—паренхима коры; н.эн, б.эн—наружная и внутренняя эндодерма; н.л, б.л—наружный и внутренний перицикл; н.ф—паренхима флоэмы; с.к.ф—ситовидные клетки флоэмы; к.с—килема; м.т—механическая ткань; д—дубильные вещества; пор—поры

ры. Стебла стебля построена своеобразно. Она представляет собою полый цилиндр, идущий вдоль стебля. Соответственно с этим на поперечном разрезе она представится в виде широ-

кого кольца. Как покажут тонкие срезы через нее, рассматриваемые при большом увеличении, она ограничена снаружи хорошо выраженной эндодермой (наружная эндодерма). Между нею и толстостенной частью внутренней коры лежат два-три слоя клеток более или менее тонкостенных. Внутри за наружной эндодермой лежит перицикл, состоящий, как и у орляка, из приблизительно кубических клеток, заполненных крахмалом; за перициклом помещается флоэма, образующая довольно широкую зону. Она состоит из крупных ситовидных клеток и мелких содержащих крахмал клеток лубяной паренхимы. За флоэмой находится ксилема; она построена из одного ряда (местами двух рядов) очень широких, толстостенных элементов — лестничных трахеид. За ксилемой расположено вновь кольцо флоэмы (внутренняя флоэма), построенной так же, как и флоэма наружная, далее снова перицикл и эндодерма (внутренние перицикл и эндодерма). Центр стебля, как было указано, занят тяжем механических элементов, отделенным от проводящего пучка одним — двумя рядами клеток с неутолщенными оболочками.

Описанное выше расположение проводящих элементов носят название соленостелии (соленостела), и стеблям с таким строением дают название соленостелических. Соленостелия — явление, распространенное среди более древних, прим-

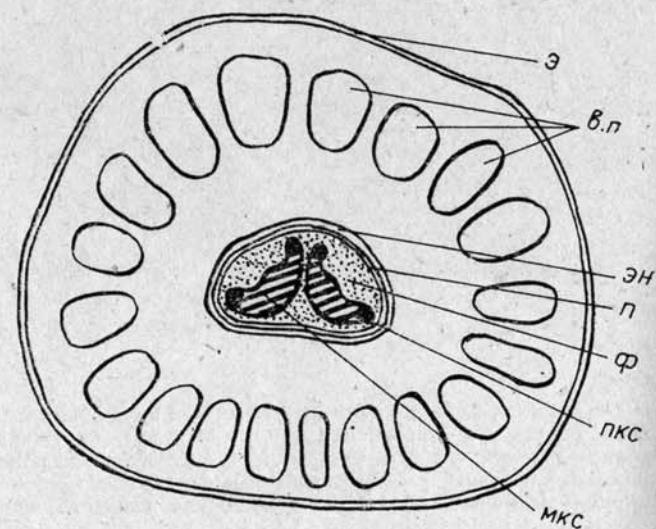


Рис. IV-29. Поперечный разрез черешка марсилеи:
э — эпидермис, в.п — воздушные полости, эн — эндодерма,
п — перицикл, ф — флоэма, пкс — протоксилема,
мкс — метаксилема

тивных папоротников и встречается в сем. Schizaeaceae и Gleicheniaceae.

Лист. В черешке листа, как это обнаруживается на тонких поперечных срезах, мы найдем также проводящий пучок, расположенный в центре среза. Пучок этот по своему строению значительно отличается от стеблевого. Ксилема в нем образует два дугообразных участка (рис. IV-29), построенных из довольно крупных лестничных трахеид; на концах каждого из них помещаются группы более мелких элементов, это — элементы протоксилемы. Ксилема окружена со всех сторон флоэмой, которая лежит как между участками ксилемы, так и снаружи от них, по направлению к периферии. Построена она, как и флоэма стебля, из ситовидных клеток, окружающих на срезах пустыми и многоугольными, и клеток лубяной паренхимы, обильно заполненных крахмалом. Весь пучок окружен перициклом, клетки которого также заполнены крахмалом, и резко выраженной эндодермой, ограничивающей пучок от коровой части черешка. Внутренняя часть коры носит характер механической ткани: клетки ее снабжены утолщенными стенками; при этом чем ближе к периферии, тем утолщения эти значительнее. Диаметр клеток меньше, и самые наружные элементы внутренней коры имеют вид уже настоящих механических клеток. Внешняя кора построена из ассимилирующей паренхимы; клетки ее содержат хлорофилловые зерна и группы их чередуются с очень крупными воздушными полостями. Наконец, с периферии черешок ограничен эпидермисом, построенным из низких клеток с довольно сильно утолщенными стенками. В эпидермисе находятся устьица обычного строения.

Корень. Корень марсилеи построен в общем по типу корней щитовника или орляка, отличаясь от них отсутствием внутренней механической коры.

Размножение. Спорокарпии марсилеи образуются внизу на черешках листьев, недалеко от их основания. Они возникают группами по 2—3 и сидят на более или менее длинных ножках. Отдельный спорокарпий имеет двояковыпуклую, сплюснутую с боков, несколько бобовидную форму. Он одет черно-буровой, очень жесткой и крепкой оболочкой, внутри которой уже помещаются сорусы. Общее строение спорокарпия выясняется на грубых поперечных разрезах (рис. IV-30). На них видно, что концы эллипса, форму которого имеет срез, заняты участками прозрачной студенистой ткани. Это так называемая хрящевидная ткань. Она образует собственно кольцо, идущее кругом всего спорокарпия по узкому краю его; на поперечных срезах она естественно представится в виде двух участков, занимающих указанное выше положение. Внутри кольца помещаются сорусы, прикрепляющиеся к нему своими концами. Расположены они в два ряда. Каждый

корус одет прозрачной тканью: это — индузийм. Внутри него (в поперечном направлении по отношению к спорокарпию) идет невысокий валик — плацента, на которой помещаются мега- и микроспоранги.

Микроспоранги имеют прозрачную стенку и содержат большое количество круглых, сравнительно мелких микроспор, одетых довольно толстой светлой оболочкой.

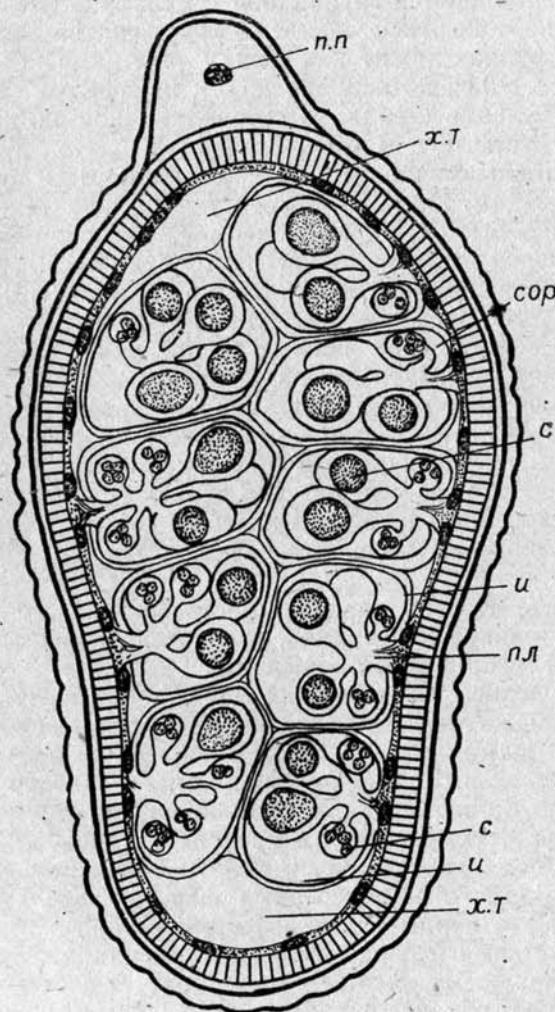


Рис. IV—30. Поперечный разрез спорокарпия марсилии: п.п. — проводящий пучок, х.т. — хрящевидная ткань, пл. — плацента, и. — индузийм, сор. — корусы; с — споранги.

В мегаспорангии находится только одна очень крупная непрозрачная мегаспора. Она яйцевидной формы; на ее узком конце помещается более светлый сосочек. Здесь находится ядро и здесь же выходит из ее оболочки женский заросток, образующийся при прорастании мегаспоры. Оболочка спорокарпия, как это видно на тонких поперечных срезах через нее, построена сложно: за эпидермисом, состоящим из низких клеток, лежат два слоя призматических клеток; они вытянуты в поперечном направлении и снабжены весьма сильно утолщенными стенками настолько, что просвет их принимает вид узкой щели. Клетки внутреннего слоя несколько крупнее клеток наружного. Далее идет два-три слоя клеток с крупными межклетниками, похожими на тубчатую паренхиму, рыхло соединенных между собой и также одетых толстыми оболочками. Наконец, за этой тканью лежат три-четыре слоя тонкостенных паренхимных клеток.

Описанное выше кольцо из хрящевидной ткани представляет собой приспособление для разрыва спорокарпьев марсилии. Вода, проникая внутрь спорокарпия через повреждение в стенке или через особые тонкие места ее, вызывает разбухание хрящевидной ткани, вследствие чего она давит на оболочку спорокарпия. Эта последняя, не выдерживая давления, лопается и раскрывается на две створки; хрящевидное кольцо выходит из спорокарпия (рис. IV—30) и под влиянием все продолжающегося разбухания постепенно растягивается, становится все шире, растягивая вместе с тем и корусы. Наконец, в одном месте оно разрывается и выпрямляется, отрывается при этом на одном конце и корусы. Теперь уже кольцо принимает форму тяжа, на котором сидят два ряда корусов. Далее следует разрушение ткани покровов и оболочек мега- и микроспорангии и освобождение спор.

Оболочки спорокарпьев отличаются большой твердостью и жесткостью, вследствие чего делать срезы через них весьма затруднительно. Ввиду этого спорокарпии следует предварительно размочить, положив их на три-четыре часа в горячую воду. Раскрывание спорокарпьев можно вызвать искусственно: для этого надо сделать несколько уколов или надрезов на их оболочке и положить в воду, лучше теплую. Вода, проникая через повреждения в стенке спорокарпия, вызовет набухание хрящевидного кольца; под его давлением оболочка разорвется на две створки, и через разрыв кольцо выйдет наружу вместе с расположенными внутри него корусами. Далее можно постепенно наблюдать увеличение кольца в диаметре, разрыв его в одном каком-либо месте и превращение его в тяж с двумя рядами сидящих на нем корусов. Отрезая от шнурка отдельные корусы и рассматривая их при малом увеличении, можно увидеть как наполненные микроспорами микрочастицы.

спорангии, так и мегаспорангии, содержащие одну темную крупную мегаспору.

При прорастании микро- и мегаспор в первых развиваются совершенно редуцированные не покидающие микроспоры заростки с двумя антеридиями, каждый несущий по 6—8 спирально завитых многоядерных сперматозоидов, из вторых — также сильно редуцированные женские заростки с одним архегонием.

Для приготовления постоянных препаратов из марсилии можно рекомендовать глицерин-желатину. Глицерин-желатина особенно удобна для препаратов мега- и микроспор и спорангииев, препаратов стенки спорокарпия, а также и для поперечных разрезов через старые стебли, у которых естественная окраска тканей настолько заметна, что не нуждается в какой-либо еще искусственной окраске. Срезы через старые стебли можно даже заключать и в канадский бальзам, не применяя окраски. Для препаратов же из более молодых стеблей, а также листьев, можно указать на окраску сафранином с водной синью или хризоидином с водной синью с последующим заключением в канадский бальзам.

Споры у многих видов марсилии прорастают очень легко. Если спорокарпии разрезать пополам и положить в воду, то очень скоро из половинок спорокарпииев выйдет разбухшая хрящевидная ткань вместе со спорангиями. Вскоре затем микроспоры и мегаспоры освобождаются вследствие расплываания хрящевидной ткани, индуциума, сорусов, а также стенок спорангия. Через 1—2 дня споры прорастают; на верхушке мегаспор можно видеть заростки, а еще через 2—3 дня на них появляются тонкие, шиловидные семядоли и нитевидные корни.

Pilularia globulifera L.

Pilularia globulifera L. — пилюльница шариконосная, пилюлярия, указана для СССР в низовьях реки Урала, около города Гурьева. Кроме того, она встречается в Польше и во всей Западной Европе. Как и марсилия, пилюлярия болотное растение; у нее длинный стелющийся по земле стебель (корневище), от верхней стороны которого отходят два ряда узких шиловидных листьев, заканчивающихся тонким острием (рис. IV—31); на вершине стебля, где помещается его точка роста, листья свернуты характерным для папоротников образом в виде улитки. От нижней стороны корневища отходят корни, при помощи которых растение укрепляется в почве. Спорокарпии пилюлярии шарообразной формы и сидят на основаниях листьев на коротких ножках.

Анатомическое строение. Для изучения анатомического строения стебля необходимо приготовить тонкий поперечный

срез, проводя его через междоузлие. Так как стебли пилюлярии очень тонки, то для получения достаточно тонких срезов удобнее всего применить способ, уже не раз рекомендованный нами для мелких объектов, т. е. зажать целый пучок стеблей в бузину и делать через него срезы, затем всю массу полученных срезов положить в воду. Для большей прозрачности их можно перевести в глицерин, прибавив каплю его к краю покровного стекла и осторожно вытягивая с другого края воду фильтровальной бумагой. На полученных таким путем препаратах можно видеть следующее расположение тканей (рис. IV—32): в центре стебля проходит один центральный проводящий пучок (стела), кнаружи от него, вплоть до самой периферии, помещается кора, заключающая в себе, как и внешняя кора марсилии, кольцеобразный ряд воздушных полостей, вытянутых в радиальном направлении и отделенных друг от друга однослойными стенками. Но в отличие от марсилии, у пилюлярии вся кора построена из тонкостенных паренхимных клеток, дифференциации на внешнюю и внутреннюю зоны здесь нет. Лишь на старых стеблях клетки слоев коры, непосредственно граничащие с проводящим пучком, имеют несколько утолщенные стенки.

Клетки коры соединены между собой довольно рыхло с небольшими межклетниками и содержат значительное количество крахмальных зерен. Снаружи стебель одет эпидермисом,

Рис. IV—31. Внешний вид пилюлярии *Pilularia*: ск — спорокарпий



построенным из одного слоя низких клеток с несколько утолщеными внешними стенками. В эпидермисе находятся многочисленные устьица обычного строения.

Обратимся теперь к изучению стелы (рис. IV—32, Б). От коры она отграничена резко выраженной эндодермой, со-

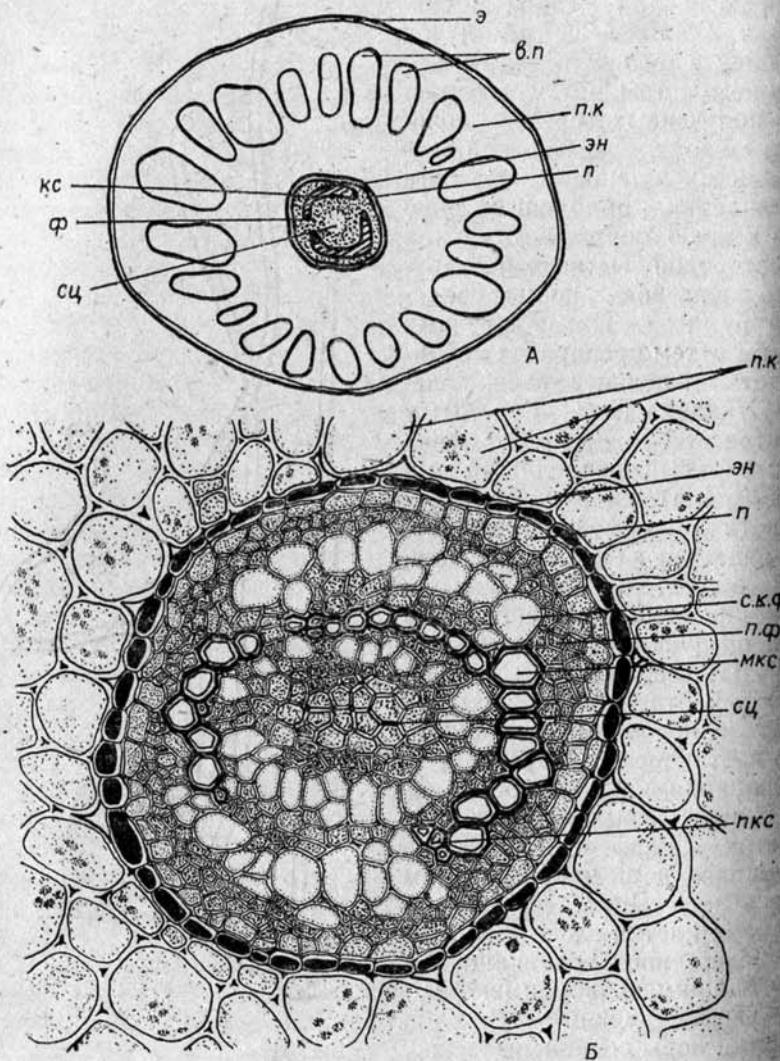


Рис. IV—32. Поперечный разрез стебля пиллюярии: А — схема, Б — проводящий пучок; э — эпидермис, в.п. — воздушные полости, п.к. — паренхима коры; эн — эндодерма, п — перицикл, кс — ксилема, ф — флоэма, сц — сердцевина, с.к.ф — ситовидные клетки флоэмы, п.ф — паренхима флоэмы, пкс — протоксилема, мкс — метаксилема

стоящей из четкообразного ряда клеток с окрашенными в желто-бурый цвет стенками. Непосредственно под эндодермой лежит также весьма хорошо выраженный перицикл. Во внутренней части стелы мы отличим прежде всего ксилему, образующую обычно два дугообразных участка, из которых каждый построен из одного ряда клеток. Иногда участки эти соединяются друг с другом только на одном конце, образуя неполное кольцо; в редких случаях они соединяются обоими концами, так что получается полное кольцо. Ксилема состоит из довольно широких трахеид с несильно утолщенными стенками. К концам трахеиды делаются более мелкими, и они, как показывают продольные разрезы, представляют собой спиральные трахеиды протоксилемы: более же крупные элементы являются лестничными трахеидами — элементами метаксилемы.

Кнаружи и ковнутри от ксилемы лежит флоэма, заполняющая и всю центральную часть пучка. Она построена из широких многоугольных, на поперечных разрезах ситовидных клеток, которые на разрезах кажутся пустыми. Вторым элементом, входящим в состав флоэмы, являются мелкие клетки лубяной паренхимы, наполненные крахмальными зернами. Однако и ситовидные клетки, и лубяная паренхима у пиллюярии не образуют таких правильных зон, какие мы видели у марсилии, а перемешаны между собой без особой правильности. Тонкие продольные разрезы через стелу покажут, что ситовидные трубки по своей форме довольно сильно отличаются от ситовидных трубок типичных папоротников, примером которых нам служили ситовидные трубки щитовника и орляка, и приближаются по своему строению к ситовидным трубкам покрытосеменных растений: это — длинные трубы, решетчатые пластинки, в которых иногда посажены почти поперек, иногда более или менее косо. На тех же продольных срезах мы найдем лестничные и спиральные трахеиды, а также удлиненные узкие клетки лубяной паренхимы. Для приготовления продольных разрезов через стебель, часть междуузлия следует зажать в бузину и резать возможно тоньше. Срезы лучше всего рассматривать в глицерине, переводя их в него с указанными выше предосторожностями. Сравнив теперь строение стебля пиллюярии со строением стебля марсилии, мы видим, что стебель пиллюярии построен по тому же типу, но сильно редуцирован, причем редукция эта коснулась как коры, так и стелы. В коре исчезла механическая ткань (склеренхима). Исчез и центральный тяж склеренхимы. Проводящая система, как и у марсилии, построена по типу соленоствелии; но ксилема весьма сильно редуцировалась, бесследно исчезли внутренний перицикл и внутренняя эндодерма.

Лист по своему строению весьма напоминает стебель. Поперечные разрезы через него покажут, что в центре листа

проходит мелкий, сильно редуцированный проводящий пучок; в мезофилле, построенном из тонкостенных паренхимных клеток, мы найдем крупные воздухоносные полости, вытянутые в радиальном направлении. С периферии лист одет эпидермисом.

Корень построен совершенно так же, как и корень марсилии.

Размножение. Спорокарпии имеют форму небольших, в 2–3 мм диаметром шариков и образуются на основаниях листьев, недалеко от места их прикрепления; помещаются они на коротеньких ножках. Строение спорокарпия выясняется на поперечных и продольных разрезах. Поперечный разрез, проведенный приблизительно по середине спорокарпия, покажет, что внутри его заключаются четыре полости (гнезда), соответствующих четырем сорусам (рис. IV—33). Полости эти

ограничены друг от друга светлой прозрачной тканью, соответствующей индузиуму. Границы между покрывающими, принадлежащими каждому сорусу, обычно хорошо заметны. Внутри соруса виден невысокий бугорок, помещающийся на его наружной стенке; это — плацента, на которой образуются уже микро- и мегаспорангии. Продольный разрез через сорус покажет, что плацента представляет собою невысокий валик, внутри которого проходит проводящий пучок; в верхней части ее развиваются микроспорангии, в нижней — мегаспорангии. Микроспорангии — удлиненные мешки, снабженные прозрачной стенкой и наполненные

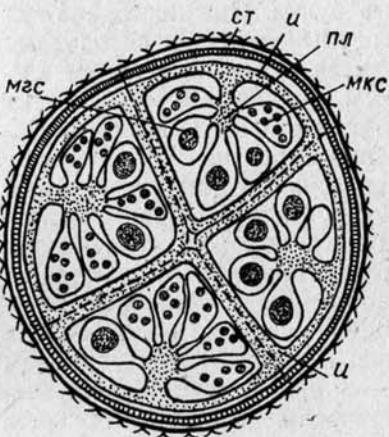


Рис. IV—33. Поперечный срез спорокарпия пильолярии: *ст* — стекла спорокарпия, *и* — индузиумы, *пл* — плацента, *мкс* — микроспорангии, *мес* — мегаспорангии

ные многочисленными довольно крупными и круглыми спорами. Мегаспорангий содержит в себе лишь одну очень крупную, непрозрачную мегаспору. Форма мегаспоры весьма характерна. Разрезы мегаспор обычно встречаются на срезах через спорокарпии и из них можно видеть, что мегасpora одета многослойными сложно устроенным оболочками. Непосредственно к содержимому мегаспоры прилегают оболочки мегаспоры — экзоспорий, довольно толстый и хорошо заметный, и эндоспорий, плотно прилегающий к экзоспорию, тонкий и обычно не видимый. Эписпорий

образован тремя слоями; из них первый — внутренний — тонкий, переходящий на вершине мегаспоры в высокий пламевидный отросток. Два следующих — толстые, прозрачные, расширяющиеся к вершине мегаспоры, но не одевающие эту последнюю, так что упомянутый выше пламевидный отросток остается свободным. При прорастании мегаспоры оболочка ее лопается, и из полости ее выходит женский заросток. Полость мегаспоры забита крупными зернами крахмала, среди которых видны мелкие белковые зернышки.

Рассмотрев внутренность спорокарпия, перейдем к изучению его оболочки. Спорокарпий снабжен очень твердой и толстой стенкой с многочисленными волосками снаружи. Самый наружный слой стенки представляется в виде отдельных выпуклых участков, построенных из высоких посередине и понижающихся к краям клеток. Далее следуют два слоя, состоящие из призматических, вытянутых в радиальном направлении клеток; они одеты очень толстыми, блестящими оболочками. За ними лежит ткань, по характеру своему напоминающая губчатую паренхиму, за которой уже находится ткань, непосредственно окружающая сорусы и соответствующая покрывающей. На поперечных разрезах в стенке спорокарпия видны перерезанные проводящие пучки, входящие в спорокарпий из его ножки. Когда спорокарпий созревает, оболочка его разрывается на несколько зубцов и из образовавшегося отверстия выступает разбухшая и принялшая характер слизи внутренняя ткань спорокарпия. Вместе с нею выходят и высеваются микро- и мегаспоры. При прорастании микроспор из них развиваются сильно редуцированные мужские заростки, из мегаспор — также редуцированные — женские заростки.

Срезы через спорокарпии пильолярии лучше всего рассматривать в глицерине. Для приготовления постоянных препаратов можно рекомендовать глицерин-желатину. Анатомические срезы можно окрашивать сафранином или хризоидином с водной синью, с последующим заключением в канадский бальзам.

КЛАСС ОРНИОГЛОССОПСИДЫ, ИЛИ УЖОВНИКОВЫЕ

К этому классу принадлежат небольшие растения с прямыми или косыми корневищами, от которых отходят простые или разветвленные корни. От вершины корневища на дневную поверхность выходит большую частью один лист, разделенный на две части — бесплодную и плодущую. Бесплодная — зеленая, простая или перисто-разрезная; плодущая, лишенная мезофилла, имеет вид простого или разветвленного колоса, на котором помещаются круглые спорангии. Спорангии заключают в себе одинаковые споры, лишены кольца и снабжены

многослойной стенкой; развиваются они из целого участка ткани. Заросток многолетний, подземный, ведет сапрофитный образ жизни, снабжен микоризой. В нашей флоре из представителей этого класса встречаются виды *Botrychium* Sw. и *Ophioglossum* L., и каждый из них может служить в качестве примера рассматриваемого класса.

Botrychium multifidum (Gmel.) Rupr.
(*Botrychium matricariae* Spr.)

Botrychium multifidum (Gmel.) Rupr. — грозовник многораздельный, изредка встречается в средней части СССР, преимущественно в северной лесной части по сыротатым луговинам и кустарникам. Это небольшой, около 8—12 см в высоту папоротничек, имеющий короткое вертикальное корневище, от которого отходит довольно много прямых, не ветвящихся корней, идущих в почве горизонтально или несколько наклонно. От вершины корневища на поверхность земли отходит один лист, уже невысоко над уровнем почвы разделяющийся на бесплодную и плодущую части.

Бесплодная часть имеет вид трехраздельной пластинки с общим треугольным очертанием. Каждая из частей ее разделена на треугольные долики. Плодущая часть имеет форму разветвленного колоса, на ответвлениях которого сидят крупные шаровидные споранги. В основании общего черешка листа, в месте отхождения его от вершины стебля находится точка роста с двумя молодыми зачатками листьев. Зачатки эти согнуты, но не свернуты улиткообразно, как у типичных папоротников, и скрыты внутри общего черешка, одевающего их в виде влагалища. Зачатки листьев дифференцированы уже на плодущую и бесплодную части.

Анатомическое строение. Для изучения анатомического строения стебля необходимо приготовить поперечные срезы. На поперечном разрезе, захватывающем, по возможности, все сечение стебля при малом увеличении, можно видеть следующее расположение тканей. Центр занят окружным участком сердцевины, состоящей из крупных округлых клеток, содержащих большое количество крахмальных зерен. За сердцевиной следует довольно широкая зона ксилемы, разделенная на участки однорядными сердцевинными лучами. Далее к периферии идет узкая зона флоэмы, отделенная от ксилемы ясно выраженным камбием и постепенно переходящая в кору. Коровая часть, занимающая большую часть среза и лежащая кнаружи от флоэмы, во внутренних частях построена из крупных, округлых клеток, соединенных между собою рыхло, с многочисленными межклетниками. Внешние слои коры состоят из плотно соединенных толстостенных клеток, сходных с колленхимой. Клетки коры имеют густую цитоплазму и боль-

шое количество крахмальных зерен. Наружные слои коры принимают характер пробковой ткани.

Рассмотрев общее расположение тканей в стебле, обратимся к более детальному изучению проводящей системы, для чего выберем или тонкое место среза или, что еще лучше, приготовим новый небольшой, но возможно тонкий срез. Рассматривать его можно в глицерине. На таком срезе видно, что древесина построена из одинаковых толстостенных элементов, разбитых сердцевинными лучами на отдельные участки (рис. IV—34). Элементы,

образующие ксилему, на поперечном разрезе четырехугольной формы с округлым просветом и с очень толстыми стенками. При большом увеличении в этих стенках можно заметить узкие окаймленные поры. На тонких продольных срезах через древесину можно видеть, что рассматриваемые элементы представляют собой лестничные трахеиды с округлыми или несколько вытянутыми в поперечном направлении окаймленными порами. Древесинной паренхимы нет. Сердцевинные лучи — однорядные, состоят из вытянутых в радиальном направлении тонкостенных клеток. За ксилемой идет узкий поясок камбия, переходящего в тоже неширокий слой флоэмы, в которой крупные элементы — это ситовидные клетки. Проводящие ткани иногда образуют сплошное кольцо или, чаще, прерваны в одном месте; здесь находится так называемый листовой прорыв, т. е. в этом месте часть стебля отделяется от общей массы ее и направляется в лист, свободное же пространство заполняется паренхимой.

Лист. Бесплодная часть листа грозовника по своему строению мало чем отличается от листьев других папоротников. Как обнаруживают тонкие поперечные срезы через нее, с поверхности она одета эпидермисом с довольно сильно утолщенными внешними стенками. В эпидермисе лежат устьица, сосредоточенные, главным образом, на нижней стороне листа; где они присутствуют в большом количестве. Мезофилл состоит из губчатой паренхимы с крупными межклетниками. На верхней стороне листа губчатая паренхима принимает характер палисадной ткани. Среди мезофилла на сре-

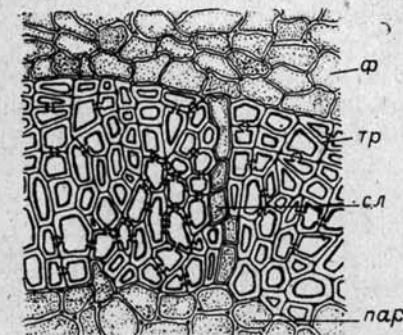


Рис. IV—34. Участок проводящих тканей грозовника *Botrychium*: *ф* — флоэма, *тр* — трахеиды, *с.л* — сердцевинный луч, *пар* — паренхима

зах попадаются перерезанные сосудистые пучки (жилки). Клетки губчатой паренхимы содержат многочисленные хлорофилловые зерна.

Черешок листа по своему строению несколько напоминает стебель. На поперечных разрезах, проведенных ниже места отхождения плодущей части листа, мы увидим, что в центре черешка лежат два полулунноизогнутых проводящих пучка; вогнутыми сторонами они обращены друг к другу. Промежутки между пучками, а также вся остальная часть среза внутри вплоть до эпидермиса заполнены основной паренхимой. Эпидермис построен из невысоких клеток с утолщенными стенками, устьица обычного строения. Основная паренхима состоит из округлых клеток, рыхло соединенных между собою и содержащих крахмал. Что же касается проводящих пучков, они так же, как и стебель, построены по коллатеральному типу:

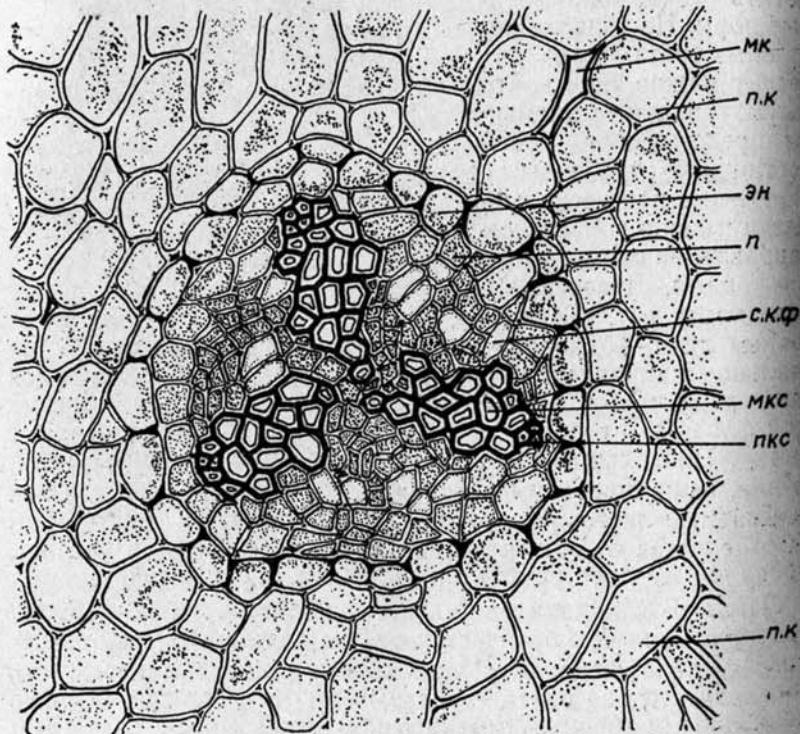


Рис. IV—35. Центральная часть корня грозовника: мк — межклетник, п.к — паренхима коры, эн — эндодерма, п — перицикл, с.к.ф — ситовидные клетки флоэмы, пкс — протоксилема, мкс — метаксилема

пушесина в них лежит на внутренней стороне, луб — на внешней.

Дугообразно изогнутая ксилема отдельного пучка образована узкими толстостенными трахеидами, соединенными в компактную массу. Флоэма состоит из широких и узких клеток с утолщенными стенками. От коры пучки отграничены неясно. На тонких продольных срезах, проведенных через проводящий пучок, видно, что ксилема состоит из спиральных и лестничных трахеид, а флоэма — из узких и длинных клеток, содержащих густую цитоплазму и крупное ядро. Эти клетки проводят пластические вещества и являются элементами, заменяющими собой ситовидные трубки.

Корень. Тонкие поперечные срезы через корень грозовника покажут, что в центре его проходит проводящий пучок (стела) (рис. IV—35). В пучке этом мы отметим три группы ксилемы, расположенные в виде трехлучевой звезды (триархный корень); иногда они разделены друг от друга узкими полосками паренхимных клеток. В промежутках между участками ксилемы лежат три участка флоэмы. Перицикл и эндоцерма дифференцированы слабо. Далее, за проводящими пучками следует широкая зона коры, построенной из паренхимных клеток обычного типа, заключающих в себе значительные количества крахмала. С периферии корень ограничен эпидермисом. Корневых волосков у грозовника не образуется. В состав древесины корня входят те же лестничные трахеиды, какие мы видим в стебле. Вторичного утолщения корней не наблюдается.



Рис. IV—36. Собрание спорангииев грозовника

Размножение. Плодущая часть листа грозовника, как было указано выше, отходит немного выше уровня почвы от общего черешка с бесплодной. Она имеет форму ветвистого колоска с короткими ответвлениями; на этих веточках располагаются в два ряда спорангии (рис. IV—36). Они шарообразной формы, величиной приблизительно с булавочную головку, и сидят отдельно, не слияясь друг с другом. На разрезе, проведенном в направлении, перпендикулярном к несущей спорангии веточке, видно, что стенка спорангия построена из нескольких слоев клеток — признак, резко отличающий спорангии представителей этого класса от представителей класса Polypodiopsida.

Самый внешний слой стенки спорангия — эпидермис — состоит из кубических в разрезе клеток с утолщенными и окрашенными в бурый цвет стенками. Следующие слои образованы тонкостенными клетками, более или менее вытянутыми в тангенциальном направлении. В оси, несущей спорангий, проходит небольшой проводящий пучок, заходящий сюда из общего черешка. Внутренность спорангия наполнена спорами. Споры грозовника, как и всех ужовниковых, все одинаковой величины. Они округло-тетраэдрической формы, одеты толстой бугорчатой оболочкой и наполнены густым содержимым, состоящим из цитоплазмы, капель масла и зерен крахмала. По созревании спорангии лопаются поперечной трещиной, что дает возможность спорам высеваться.

Ophioglossum vulgatum L.

Грозовник, ботрихум может быть вполне заменен обычным ужовником *Ophioglossum vulgatum L.* (рис. IV—37), который встречается изредка в средней части СССР по мшистым луговинам, кустарникам, холмам. Он представляет собой небольшое растеньице, у которого на поверхность земли выходит один лист, разделенный как и у грозовника на бесплодную и плодущую части. Бесплодная часть имеет вид овальной, несколько мясистой пластинки; она лишена средней жилки и пронизана большим количеством мелких жилок, соединяющихся между собою в мелко-ячеистую сеточку. Плодущая часть — стеблевидная, высоко выдающаяся над бесплодной, несет на вершине короткий, линейный колосок, построенный из сидящих в два ряда и слившихся между собой спорангии. Лист отходит от вершины короткого подземного стебля-корневища. Здесь же, на вершине корневища, находится точка роста и помещаются молодые зачатки листьев, заключенные в особое конусовидное влагалище, сидящее у основания развернувшегося листа. От корневища отходят во все стороны корни, лишенные корневых волосков.

Анатомическое строение. Стебель. На поперечных разрезах через стебель видно, что весь он в главной своей массе построен из паренхимной ткани, состоящей из тонкостенных клеток, наполненных крахмалом и каплями масла. В основную паренхиму вкраплены проводящие пучки (меристели), расположенные вокруг центра стебля кружком. Такое расположение пучков получается только на поперечных срезах. На самом же деле проводящая система ужовника представляет собою сетчатый цилиндр с удлиненными ромбическими петлями, напоминая таким образом собою проводящую систему щитовника (диктиостела). В таком расположении проводящей системы можно убедиться, вычленяя отдельно ее из основной паренхимы путем мацерации по способу, описанному

для щитовника, или приготовляя последовательную серию продольных срезов через стебель и комбинируя их между собою.

Отдельный проводящий пучок (меристела) ужовника построен по типу закрытого коллатерального пучка, т. е. ксилема у него помещается на внутренней стороне, флоэма — на наружной; камбия между ними нет, и утолщение стебля осуществляется за счет прилежащей к пучку паренхимной ткани, клетки которой обладают способностью делиться. Ксилема построена из довольно коротких трахеид. Ситовидные трубки — длинные клетки с ситами, расположенными, как и у других папоротников, на продольных стенках.

Лист. Поперечные разрезы через бесплодную часть листа покажут, что она сверху и снизу ограничена эпидермисом, имеющим обычное строение и заключающим в себе устьица. Мезофилл построен из рыхлой губчатой паренхимы, между клетками которой находятся крупные воздушные полости. Клетки ее содержат хлорофилловые зерна. На этих же срезах попадаются и перерезанные проводящие пучки, построенные, как и в стебле, по коллатеральному типу. Черешок листа по своему строению напоминает стебель. Он также состоит из паренхимной ткани, в которую погружены расположенные кольцом коллатеральные проводящие пучки, а с периферии ограничен эпидермисом.



Рис. IV—37. Ужовник *Ophioglossum*: А — внешний вид растения, Б — собрание спорангии

Корень. В центре лежит диархный, иногда триархный, проводящий пучок. В диархном проводящем пучке ксилема представляет собой вытянутый участок, флоэма помещается по обе стороны ксилемы. Весь пучок окружен неясно выраженным перициклом и хорошо развитой эндодермой. Кора построена из тонкостенных паренхимных клеток, в ней можно выделить внутреннюю и внешнюю зоны, не резко ограниченные друг от друга. В клетках внешней коры корня почти всегда можно наблюдать присутствие гиф грибов (микориза).

Размножение. Спорангии ужовника сосредоточены на вершине плодущей части листа, где они образуют короткий линейный колосок. Спорангии очень тесно прилегают друг к другу и часто сливаются вместе. Как показывают поперечные разрезы через колосок, спорангий имеет многослойную стенку и лишен всякого кольца. Стенка спорангия имеет то же строение, что и у спорангииев грозовника: наружный слой ее дифференцируется в утолщенный эпидермис, под которым лежит несколько слоев тонкостенных паренхимных клеток. Округлая полость спорангия наполнена многочисленными спорами. Споры тетраэдрические с толстыми бугорчатыми оболочками и, как и споры грозовника, все одинаковой величины.

Для ужовника характерно и вегетативное размножение при помощи придоточных почек, развивающихся на корнях.

V

ОТДЕЛ PINOPHYTA, ИЛИ GYMNOispermae (GYMNOSPERMOPHYTA)— ГОЛОСЕМЕННЫЕ

По своим некоторым особенностям голосеменные приближаются к цветковым растениям, сохраняя, однако, и немало черт, характерных для других отделов архегониальных растений. Они размножаются семенами; оплодотворение у представителей классов Pinopsida и Gnetopsida — хвойных и хвойниковых — совершается неподвижными генеративными элементами, подводимыми к яйцеклетке при помощи пыльцевой трубки, в то время как в классах Cycadopsida — саговниковых и Ginkgoopsida — гинкговых сохранился еще характерный для описанных выше отделов способ оплодотворения при помощи подвижного сперматозоида. Гаметофит голосеменных в высшей степени редуцирован: мужской сведен до 1—2 клеток, быстро исчезающих, женский — всю свою жизнь проводит на спорофите, никогда не отделяясь от него, и представляется в виде небольшого участка ткани — эндосперма, — заключенного в мегаспорангии (семяпочке) и несущего небольшое число погруженных в нее архегониев. Характерным признаком голосеменных является открытое положение семяпочек, которые, представляя собою модифицированные мегаспорангии, лежат или на верхней стороне особых плодущих чешуек, собранных в женские шишки, или на концах ветвей. Микроспорангии собраны в мужские шишки и помещаются обычно отдельно от женских. Опыление совершается при помощи ветра. В нашем практическом курсе мы ограничимся рассмотрением класса Pinopsida — хвойных, так как только его представители из всего отдела голосеменных встречаются в нашей флоре. При этом мы оставим совершенно в стороне их анатомическое строение, так как рассмотрение его всецело входит в курс анатомии растений, и сосредоточим наше внимание лишь на явлениях размножения и индивидуального развития. Примером хвойного растения, именно сем. Pinaceae — сосновых, могут с одинаковым удобством служить *Pinus L.* — сосна или *Picea A. Dietr.* — ель, весьма обычные в нашей флоре.

Pinus sylvestris L.

У *Pinus sylvestris* L. — сосны обыкновенной микроспорангии соединены вместе в особые шишки (мужские шишки); эти последние, в свою очередь, собраны вместе в колосовидные соцветия, помещающиеся на концах ветвей. Появляются мужские шишки у сосны (и у ели) ранней весной, в конце апреля или начале мая; своей серо-желтой окраской они резко выделяются на фоне темно-зеленой хвои. Для изучения их строения следует брать еще не вполне зрелые шишки, т. е. такие, из которых еще не высывается пыльца. Они отличаются зеленовато-желтой окраской, благодаря большей компактности они режутся гораздо лучше, так что из них легче получить хорошие срезы. Изучать мужские шишки можно на живом материале, но удобнее предварительно зафиксировать их спиртом, продержав в нем не менее 10—12 часов. Для ознакомления со строением мужской шишки необходимо сделать через нее два среза: радиальный и тангенциальный. Радиальный срез делается вдоль шишки так, чтобы он прошел через ее ось, находящуюся в середине шишки. При этом надо стараться, чтобы срез был, по возможности, цельным и захватывал бы несколько спорофиллов. Толщина среза в данном препарате большой роли не играет. Тангенциальный срез проводится также вдоль шишки, но не через ось, а вне ее, параллельно.

На радиальном срезе микроспорофиллы видны разрезанными вдоль, на тангенциальном — поперек. На радиальном разрезе (рис. V—1) видно, что в середине мужской шишки находится ось, на которой справа и слева (на срезе) помещаются микроспорофиллы с микроспорангиями, которые после созревания пыльцевых зерен часто называют пыльниками. В действительности микроспорофиллы сидят на оси тесной спиралью. Каждый микроспорофилл представляет собой чешуйку с загнутым кверху наружным концом. На нижней поверхности помещаются два крупных микроспорангия, вытянутых вдоль спорофилла.

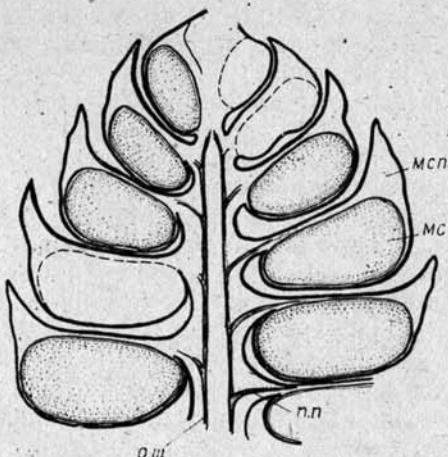


Рис. V-1. Радиальный разрез верхней части мужской шишки сосны *Pinus sylvestris*: *m.s.p.* — микроспорофилл, *m.s.* — микроспорангий, *p.p.* — проводящий пучок, *o.s.* — ось шишки

ла (на радиальном срезе виден только один из них). Полость их заполнена сначала археспорием, затем материнскими клетками микроспор, микроспорами, и, наконец, пыльцевыми зернами. В каждый микроспорофилл из оси входит ответвление сосудистого пучка. На тангенциальных срезах, на которых микроспорофиллы получаются в поперечном разрезе, можно увидеть оба микроспорангия, разделенные тонкой продольной перегородкой.

Прорастание микроспоры начинается еще внутри микроспорангия до его раскрывания. Оно состоит в том, что ядро микроспоры делится два раза, в результате чего образуются четыре клетки: две проталлические (часть мужского заростка, которая быстро отмирает), антеридиальная и вегетативная клетки. Образовавшееся пыльцевое зерно представляет собой мужской заросток (гаметофор) (рис. V—2).

Пыльцевое зерно одето двумя оболочками: внешней, толстой — экзиной и внутренней, тонкой — интиной. Эта последняя плотно прилегает к экзине, вследствие чего плохо заметна. Пыльцевое зерно сосны имеет весьма характерный вид, благодаря двум наполненным воздухом пузырям — воздушным мешкам, которые образованы выростами наружной оболочки (экзины) и имеют сетчатое строение. Содержимое пыльцевого зерна состоит из густой мелкозернистой цитоплазмы и довольно крупного ядра. Кроме того, на верхней выпуклой стороне его можно видеть небольшую клетку, вдающуюся в полость пыльцевого зерна. Это так называемая антеридиальная клетка; делясь, она образует две клетки, располагающиеся одна над другой — внутреннюю, клетку у ножки и наружную, сидящую на ней — генеративную.

Из генеративной клетки, благодаря ее делению перед оплодотворением развиваются обе мужские генеративные клетки — спермии. Большая клетка, внутри которой помещаются

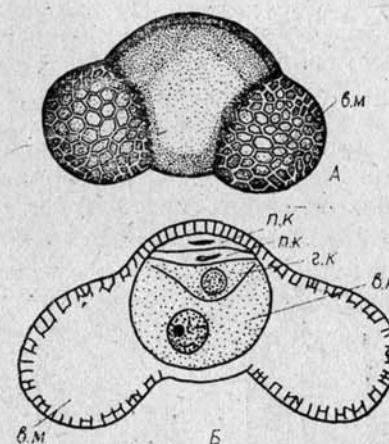


Рис. V-2. Пыльцевое зерно сосны:
А — снаружи, Б — внутреннее строение;
в.м. — воздушные мешки, п.к. —
проталлические клетки, в.к. — вегетативная
клетка, г.к. — генеративная
клетка

клетка-ножка и генеративная клетка, носит название вегетативной клетки. Из нее образуется пыльцевая трубка.

Содержимое пыльцевого зерна становится видным несколько более резко, если к препарату прибавить какой-либо краситель, например метиленовую зелень.

Для приготовления постоянных препаратов из мужской шишечки можно рекомендовать заключение срезов прямо в глицерин-желатину или канадский бальзам; в последнем случае необходимо, конечно, срезы предварительно покрасить гематоксилином или каким-либо иным красителем, например, сафранином, генцианой-виолетт и др.

Мужские шишки ели и ее микроспоры имеют сходное строение с мужскими шишками сосны.

Для изучения строения женской шишечки сосны наиболее удобны мелкие шишки нынешнего года, сидящие на концах ветвей; собирать их следует в конце лета. На такой шишке видно, что в середине ее проходит ось, на которой тесной спиралью расположены довольно толстые чешуйки. Это — плодоносящие чешуйки; на внутренней (верхней) стороне их обрастаются мелкие беловатые семяпочки, сидящие попарно у основания каждой чешуйки (рис. V—3). Приглядываясь внимательно к плодоносящим чешуйкам, можно видеть, что каждая из

них помещается в пазухе более мелкой, тонкой чешуйки, носящей название кроющей чешуи. Описанное выше строение женской шишечки можно выяснить простым препаратированием ее, постепенно отделяя чешуйки. Для ознакомления со строением самих семяпочек и получения отдельных стадий индивидуального развития, надо брать крупные зеленые шишки, образовавшиеся еще в прошлом году; собирать их следует около половины июня, так как приблизительно к этому времени семяпочки достигают полной зрелости, и совершается оплодотворение. Семяпочки необходимо предварительно зафиксировать. Для этого зеленые шишки

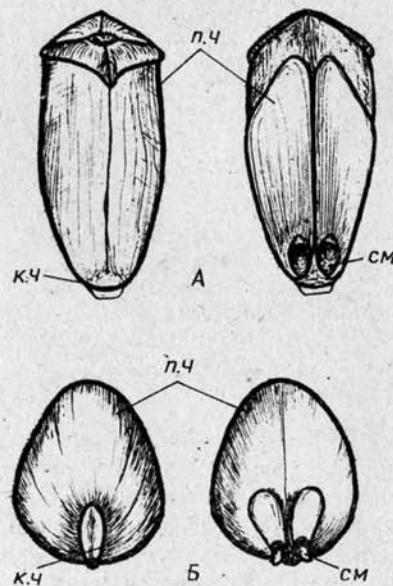


Рис. V—3. Чешуи женской шишечки (мегаспорофиллы): А — сосны, Б — ели; к.ч — кроющие чешуи, п.ч — плодоносящие чешуи, см — молодые семена

надо разобрать на отдельные чешуйки, на верхней стороне которых простым глазом можно заметить по две семяпочки. Отдельные чешуйки целиком или только их части, несущие семяпочки, кладутся на 12—24 часа в абсолютный или 95—96° спирт. Зафиксированные таким образом семяпочки режутся гораздо легче. Срезы через них приготавляются продольные и, по возможности, правильно проходящие через продольную ось семяпочки; при этом они должны быть возможно более тонкими. Удобнее всего всю семяпочку разрезать на серию срезов. В полученной серии можно найти срезы, прошедшие в нужном направлении и содержащие все составные части семяпочки.

На таком срезе можно видеть строение семяпочки (рис. V—4, V—5). Общее очертание ее овальное. Середина занята большим вытянутым участком прозрачной ткани, по-

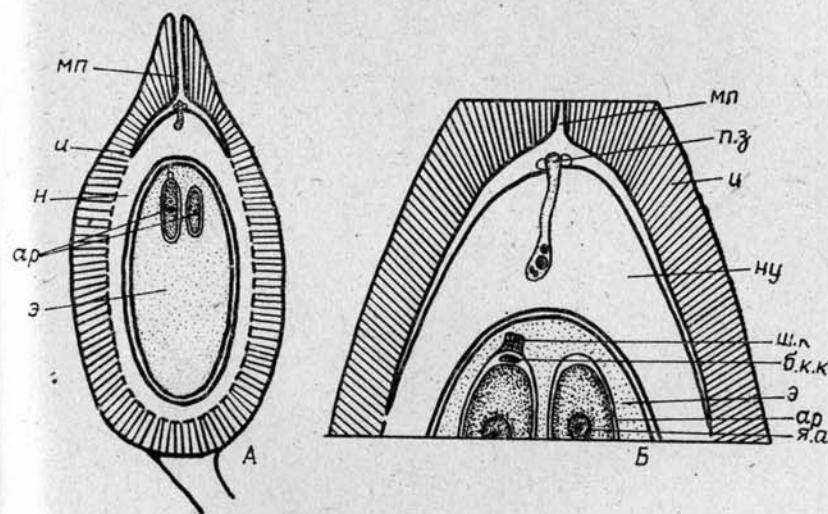


Рис. V—4. Строение семяпочки сосны вскоре после опыления: А — схема, Б — деталь; и — интегумент, мл — микропиле, п.з — пыльцевое зерно и пыльцевая трубка, ну — нуцеллус, э — эндосперм, а — архегоний, я.а — ядро архегония, ш.к — щековые клетки, б.к.к — брюшная канальцевая клетка

строенной из крупных клеток с тонкими стенками и хорошо заметными ядрами. Это — эндосперм, который морфологически является женским заростком. В верхней части его помещается один, два или несколько архегониев. Архегоний имеет вид более темного овального тела (яйцеклетки), погруженного в ткань заростка. Далее, книзу от эндосперма находятся нуцеллус и покровы, или интегумент. В ниж-

ней и средней части семяпочки они срастаются вместе и только в верхней трети отделены друг от друга. Здесь нуцеллус имеет форму темного конуса, вершина которого состоит из

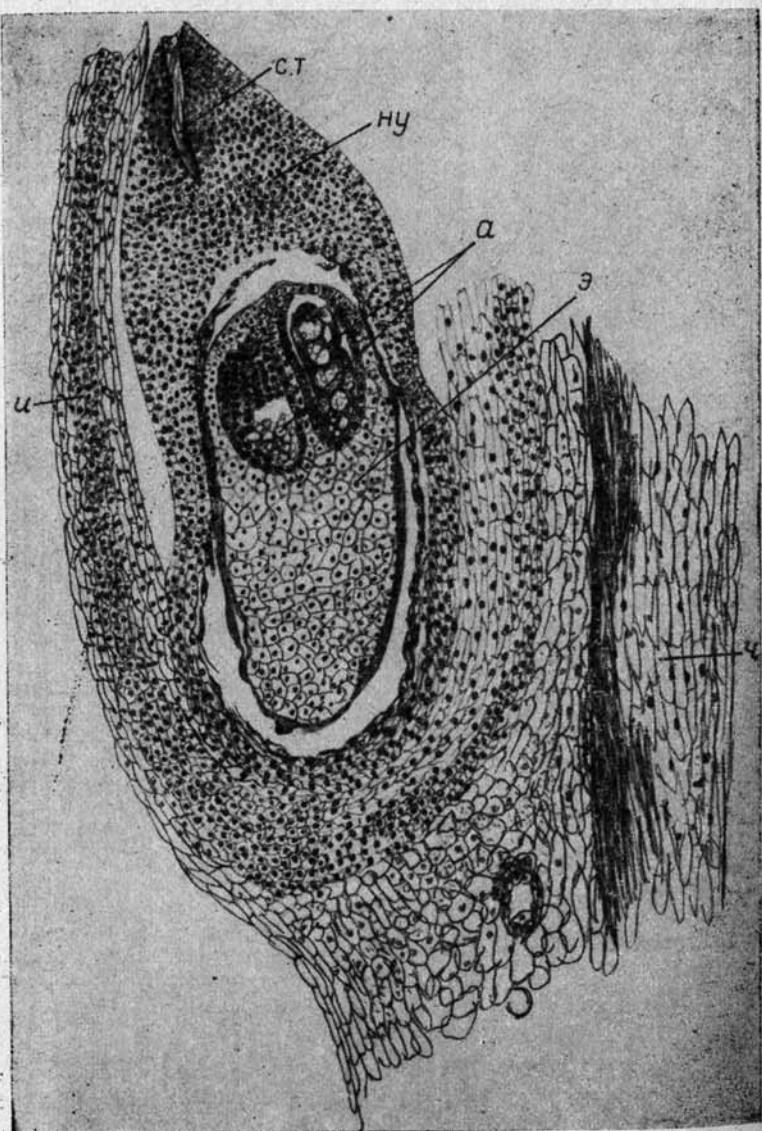


Рис. V—5. Продольный разрез семяпочки ели: *и* — интегумент, *э* — эндосперм, *с.т* — след пыльцевой трубки, *ну* — нуцеллус, *а* — архегоний, *ч* — чешуя

частично расплывшейся ткани; сюда при опылении попадает, пыльцевое зерно, и здесь оно начинает прорастать в пыльцевую трубку. Покров, или интегумент, присутствующий у хвойных в единственном числе, состоит из нескольких слоев клеток и обрастают нуцеллус со всех сторон, но края его на вершине не срастаются, а оставляют узкий проход. Это так называемое микропиле, или пыльцевход. Через него пыльца попадает на вершину нуцеллуса. С морфологической точки зрения нуцеллус гомологичен стенке мегаспорангия; внутри него таким образом развились одна только мегаспора, давшая начало женскому заростку, или эндосперму. Покров (интегумент) — образование филогенетически новое. Приглядываясь более внимательно при большем увеличении к архегонию, можно видеть, что яйцеклетка архегония имеет густую цитоплазму и крупное ядро. В зависимости от возраста цитоплазма выглядит различно. У молодого архегония она пенистая, с крупными и мелкими вакуолями, разделенными тонкими слоями мелкозернистой цитоплазмы. Ядро в таком архегонии помещается на самой вершине яйцеклетки. На более поздней стадии, ближе к оплодотворению, яйцеклетка наполнена сплошь густой зернистой цитоплазмой, в которую погружены особые округлые тела (рис. V—5). Это так называемые «гофмейстеровы тельца», представляющие собою вакуоли с белковыми веществами. Ядро, сильно увеличившееся в размерах, лежит теперь уже около середины яйцеклетки. Иногда на вершине яйцеклетки можно увидеть маленькую клеточку; это — брюшная канальцевая клетка, которая отделяется от яйцеклетки и быстро разрушается, существуя таким образом лишь кратковременно.

На удачно прошедшем разрезе можно видеть шейку архегония, состоящую из двух ярусов клеток и идущую от вершины яйцеклетки к краю эндосперма по направлению к верхушке нуцеллуса. Ее клетки также отличаются своей формой и величиной от клеток эндосперма. Шейковых канальцевых клеток в шейке нет.

Яйцеклетка, как уже сказано, погружена в ткань заростка (эндосперма). Клетки заростка, непосредственно прилегающие к яйцеклетке, отличаются от остальных клеток эндосперма меньшими размерами, таблитчатой формой, более густой цитоплазмой и относительно крупными ядрами. Они образуют так называемый кроющий слой и соответствуют стенке архегония.

Выше мы описали строение зрелой семяпочки, готовой к оплодотворению. Дальнейшие процессы, протекающие в семяпочке сосны и приводящие к образованию в ней семени, в самых общих чертах сводятся к следующему. Пыльцевое зерно, попавшее на нуцеллус еще минувшим летом, когда в семяпочке не было ни заростка, ни архегониев, начинает про-

растать и дает начало пыльцевой трубке, растущей через ткань нутеллуса и заростка к архегониям.

В пыльцевой трубке во время ее роста, как уже говорилось выше, в результате деления генеративной клетки образуются два генеративных ядра, или спермия, которые по пыльцевой трубке направляются к яйцеклетке. Кроме спермииев, в ней находятся еще два ядра: вегетативное и ядро клетки-ножки (рис. V—4). Подойдя к архегонию, пыльцевая трубка лопается, а спермии и оба ядра выходят из нее. Один из спермииев подходит к ядру яйцеклетки и сливается с ним.

На рис. V—6 изображена яйцеклетка сосны в момент оплодотворения — слияния мужского и женского ядер; в верхней части яйцеклетки виден еще след пыльцевой трубки, вегетативное ядро и ядро клетки ножки, проникшее сюда из пыль-

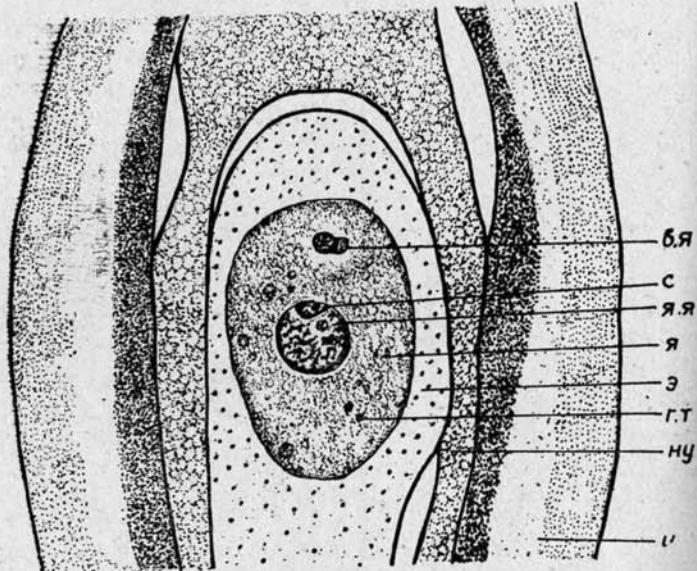


Рис. V—6. Продольный разрез части семяпочки сосны. Яйцеклетка в момент оплодотворения: *и* — трехслойный интегумент, *ну* — нутеллус, *э* — эндосперм, *я* — яйцеклетка (архегоний), *я.я* — ядро яйцеклетки, *с* — спермий, *вг* — вегетативные ядра, *г.т* — гофмейстеровы тела

цевой трубки (в дальнейшем они разрушаются). Таким образом совершается оплодотворение. Ядро зиготы начинает опускаться вниз ко дну архегония и уже во время этого опускания делится последовательно дважды. Образовавшиеся четыре яд-

196

ра располагаются в одной плоскости и тотчас же начинают снова делиться; в результате этого деления возникают восемь ядер, расположенных в два яруса друг над другом, по четырем ядрам в каждом. Между нижними ядрами образуются перегородки так, что получается розетка из четырех клеток, между верхними образуются лишь неполные перегородки.

Розетка нижних клеток делится два раза, образуя двенадцать клеток, расположенных в три этажа друг над другом, по четыре клетки в каждом этаже.

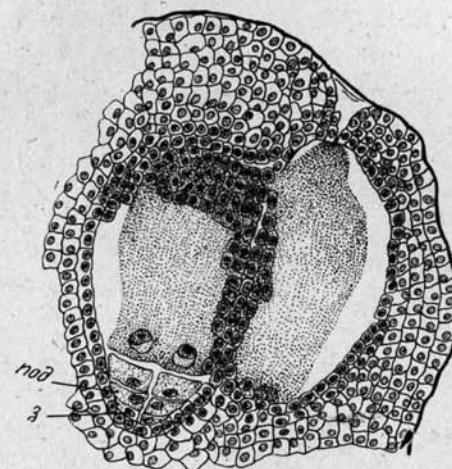


Рис. V—7. Продольный разрез архегония ели с развивающимся зародышем: под — подвесок, з — зародыш

Рис. V—7 представляет стадию развития зародыша ели. Справа видна часть яйцеклетки соседнего архегония.

В дальнейшем клетки верхнего этажа остаются без изменения, образуя так называемую розетку; из клеток самого нижнего этажа развивается зародыш, клетки же среднего этажа сильно вытягиваются в длину, в так называемый подвесок (рис. V—8). Подвесок выдвигает зародыш в середину эндосперма, где и совершается его дальнейшее развитие.

На рис. V—8 изображен зародыш *Pinus laricio* Poig. — сосны черной калабрийской на более поздней стадии развития с сильно уже развитым подвеском, зародыш помещается среди эндосперма. Делая срезы через семяпочки разного возраста, можно проследить описанный выше процесс с большей или меньшей подробностью. Приблизительные сроки различных стадий, имея в виду нормальное лето, следующие: молодые

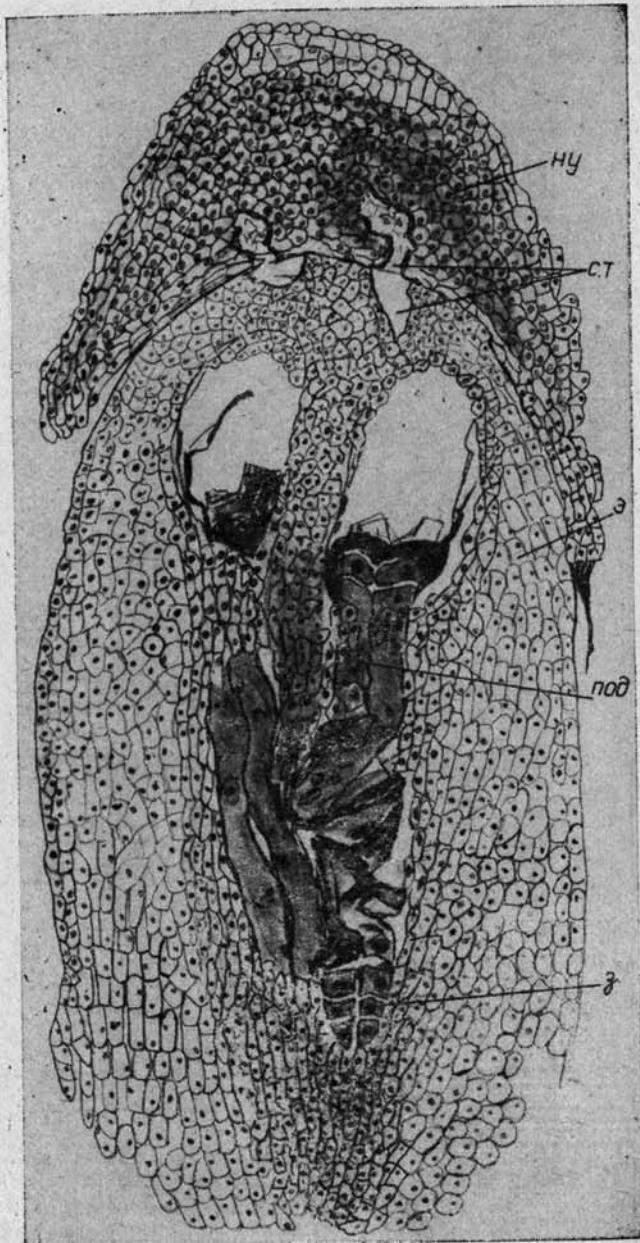


Рис. V—8. Развитие зародыша сосны *Pinus laricio*: ну — нукеллус, с.т — след пыльцевой трубы, э — эндосперм, под — подвесок, з — зародыш

пенистые архегонии — начало июня, оплодотворение — около половины июня, начало развития зародыша и последующие стадии его — вторая половина и конец июня. У ели опыление, прорастание пыльцы и последующее затем оплодотворение и развитие зародыша происходят в течение одного лета.

Семяпочки следует фиксировать в указанные сроки абсолютным или крепким спиртом (95—96°) так, как это было описано выше. При сборе материала удобнее для каждой стадии отвести отдельную банку. Срезы следует рассматривать в глицерине. В зависимости от фиксации, удачи и усердия наблюдателя, ход развития сосны или ели можно проследить с большей или меньшей полнотой. На приложенных рисунках представлено несколько стадий.

Для получения постоянных препаратов из описанных выше стадий можно заключить срезы в глицерин-желатину, но гораздо лучше они получаются в канадском бальзаме. В качестве окраски для этой цели можно рекомендовать двойную окраску генцианой-виолетт с оранжем. Генциана-виолетт употребляется в виде концентрированного, почти насыщенного раствора в слабом (25—30°) спирте, оранж — в виде насыщенного раствора в гвоздичном масле. Срез кладут на пять минут в раствор генцианы-виолетт, после чего отмывают его концентрированным спиртом, который вытягивает из него избыток красителя. Когда последний отмыт, что заметно по просветлению среза, срез быстро ополаскивают абсолютным спиртом, после чего на него капают одну-две капли раствора оранжа в гвоздичном масле, в котором и оставляют срез на некоторое время. Гвоздичное масло просветляет срез, оранж же окрашивает его. В идеале при окраске генцианой-виолетт с оранжем ядра должны быть окрашены в фиолетовый цвет, оболочки же и цитоплазма в желто-оранжевый цвет — оранжем. Отмывание избытка генцианы-виолетт, а также время, в течение которого надо держать срез в гвоздичном масле с оранжем, — определяются опытом и контролируются под микроскопом. Когда срез окрашен оранжем в достаточной степени, он хорошо промывается ксилолом, после чего заключается в канадский бальзам.

Вполне развитой зародыш, заключающийся в зрелом семени, имеет уже все части взрослого растения. Строение семени удобнее всего изучать на примере *Pinus sibirica* Dv. Tourg. — сосны сибирской, или кедровой («кедровый орех»). Сняв с семени твердую кожуру, образовавшуюся из наружных слоев интегумента, и тонкую золотисто-коричневую пленку, соответствующую внутренним слоям интегумента, обнаружим, что основную массу семени составляет эндосперм. На узком конце его можно видеть черную точку — след пыльцевой трубы и очень маленькую белую оборку — остатки нукеллуса (рис. V—9).

Продольный срез можно делать и не вычленяя зародыша. Срез должен быть по возможности цельным и проходить через середину. Толщина среза большого значения не имеет. Срез для просветления кладут в раствор карболовой кислоты, в котором его и рассматривают.

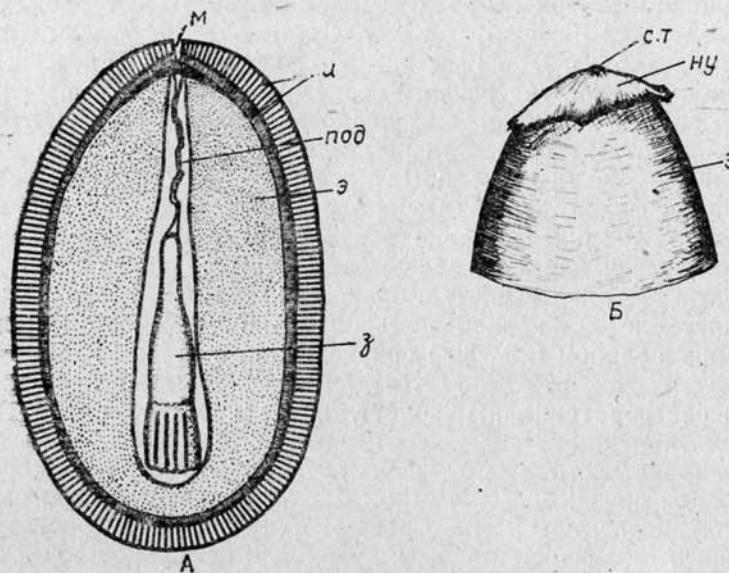


Рис. V-9. Строение семени кедровой сосны *Pinus sibirica*: А — разрез, Б — увеличенный участок верхней части. Оболочки семени сняты; м — микропиле, с.т — след пыльцевой трубки, ну — нуцеллус, и — интегумент, э — эндосперм, под — подвесок, з — зародыш

Клетки эндосперма содержат большое количество масла, вследствие чего его нельзя рассматривать в воде.

На правильно прошедшем срезе можно видеть на вершине зародыша семядоли (их несколько), между ними помещается невысокий конусообразный бугорок — это конус нарастания. Ниже семядолей находится подсемядольное колено, непосредственно переходящее в корень. Вершина корня прикрыта корневым чехликом, ткань которого сливается с тканью подсемядольного колена. В середине корня помещается тяж более узких клеток — это прокамбий, из которого затем разовьется проводящий пучок корня. От кончика корня по направлению к микропиле внутри ложбинки, образованной вдавшимся зародышем, можно видеть тонкий нитевидный подвесок.

Juniperus communis L.

Juniperus communis L. — обыкновенный можжевельник, может служить представителем сем. Cupressaceae — кипарисовых. Семейство это по строению семяпочки несколько отличается от сем. сосновых, к которому принадлежат сосна и ель. Выше было показано, что у сосны и ели архегонии лежат отдельно друг от друга, разделены тонкими прослойками эндосперма и одеты каждый собственным кроющим слоем, тогда как у кипарисовых они образуют тесный комплекс, состоящий из большого числа архегониев.

Женская шишка можжевельника образована мутовкой из трех чешуек, которые становятся под конец сочными и мясистыми, что и придает шишке можжевельника характер «ягоды».

Для ознакомления с семяпочкой надо брать еще зеленые «ягоды» приблизительно в половине июля и фиксировать их абсолютным или концентрированным, около 95—96°, спиртом; держать их в спирте следует не менее 12 часов. Внутри каждой «ягоды» помещается обычно по три семяпочки. Резать их можно или высвободив из кожуры, или вместе с ней; срезы должны быть продольными и проходить через середину семяпочки. Для удобства семяпочки можно зажать в бузину. Срезы лучше всего рассматривать в глицерине.

На удачно прошедшем разрезе можно получить картину строения, представленную на рис. V-10. Здесь изображена семяпочка в продольном разрезе, которая в общем сходна со строением семяпочки сосны.

Семяпочка одета покровом, за которым лежит нуцеллус; последний не срастается с покровом и оканчивается на вершине конусообразным выро-

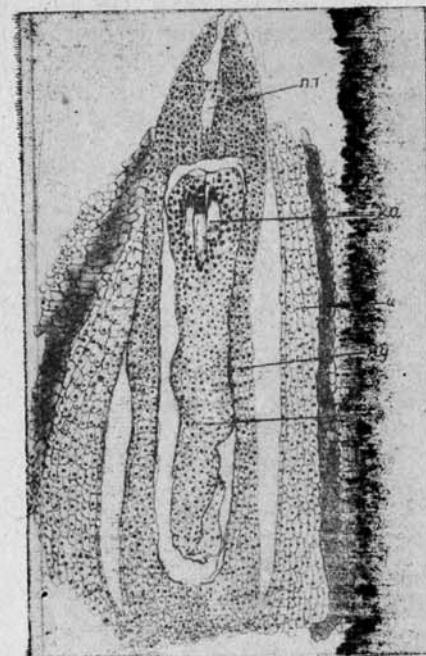


Рис. V-10. Продольный разрез семяпочки можжевельника *Juniperus communis L.* п.т — пыльцевая трубка, ж.а — комплекс архегониев, и — интегумент, ну — нуцеллус, э — эндосперм

стом, на который попадает пыльца, прорастающая здесь в пыльцевую трубку. След одной такой пыльцевой трубки изображен на прилагаемом рисунке в виде светлой прерванной посередине полосы.

Внутри нуцеллуса лежит эндосперм (женский заросток), сложенный из прозрачных тонкостенных клеток. В верхней, несколько расширенной части его лежит комплекс архегониев. Архегонии вытянутой овальной формы и тесно соприкасаются друг с другом.

В середине каждого из них лежит крупная вакуоля, над нею в густом скоплении протоплазмы помещается ядро. Над каждым архегонием находится коротенькая шейка. Иногда, если материала собран в подходящее время, на срезах удается видеть пыльцевые трубы с генеративными клетками. Пыльцевая трубка отличается крупными размерами. В ней помещается большая круглая клетка, отличающаяся густым содержимым и крупным ядром. Это генеративная клетка, которая перед слиянием с архегониями делится на два спермия. Ниже генеративной клетки лежат два маленьких вегетативных ядра пыльцевой трубы. На рис. V—10 изображена верхняя часть семяпочки *Juniperus communis*, именно вершина нуцеллуса и эндосперма с комплексом архегониев. В нуцеллусе виден ход двух пыльцевых трубок.

УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ

- Азолла 166—168
Азоловые 158
Анеймия 155
Антоцерос 167
— точечный 47—51
Антоцеротовые 8, 47
Антоцеротопсиды 47
Аулакониум болотный 53, 65—74,
76, 77

Балантиум 155
Блязия 47, 167
Блязия маленькая 33, 38—41
Брииды 53
Бриопсиды 51

Гапломитриевые 32
Гинкговые 189
Голосеменные 189
Голокунчик Линнея 154
Гроздовник многораздельный 182—
186

Дикранум морщинистый 74

Ель 189, 192, 197

Изоэт 102
Изоэтопсиды 88

Кипарисовые 201
Концефалум 32
— конический 9, 25—30
Кочедыжник женский 154
Кукушкин лен 53—64, 70

Ликоподиопсиды 88—97
Листовик обыкновенный (олений
язык) 154

Марцилеевые 158
Марцилеиды 128, 158
Марсилея 158, 159, 168—176, 179
— четырехлистная 168—176
Маршанциониды 8

Маршанциевые 9
Маршанция 25, 32
— многообразная 9—24
Метцгериеевые 32
Миниум 74—77
Можжевельник обыкновенный
201—202
Моховидные 8
Мхи 8, 51, 79
— акрокарпические 74
— адреевые (андреиды) 53
— бриевые 53
— бурые 53
— листвестебельные (лиственные) 8,
51, 53, 79
— печеночные 8
— сфагновые (торфяные) 53, 79
Орляк 129, 142—154, 156—157
Офиоглоссопсиды (ужовниковые)
128, 181

Папоротники 128
— водные 128
— разноспоровые 128
Папоротниковидные 128
Пеллия эпифильная 33—38, 47
Печеночники, или печеночные мхи 8,
49
Пилюлярия (пилюльница) 159
— шариконосная 176—181
Плаун 88
— булавовидный 88—97
Плауновые (ликоподиопсиды) 88
Плауновидные 88
Плаунок 97
Плеуроциум Шребера 78
Полиподиевые 128
Полиподиопсиды 128
Политриховые 53
Политрихум 53
— волосконосный 59
— можжевельникоподобный 53—64
— обыкновенный 53—64
Полушник 102—112
— озерный 103—112
— колючий 103—112

**УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ
РАСТЕНИЙ**

Полушниковые (изоэтопсиды) 88, 97, 103
 Радула силюснутая 41—45
 Ритидиадельфус трехгранный 77—79
 Риччия 32
 — сизая 9, 30—32
 Саговниковые 189
 Сальвиниевые 158
 Сальвинииды 128, 158
 Сальвания 166, 167, 168
 — плавающая 159—165
 Селагинелла (плаунок) 97—102, 103
 — селаговидная 97
 — кровавопятнистая 97
 — шведская 97
 Селагинелловые 97
 Сосна 189
 — обыкновенная 190—199
 — черная калабрийская 197
 — сибирская (кедровая) 199—200
 Сосновые 189
 Страусник обыкновенный 154, 157
 Сфагнды 53
 Сфагнум 79—87
 — болотный 82
 Такакиевые 32
 Телиптерис 129
 Ужовник обыкновенный 186—188
 Ужовниковые 128, 181
 Феоцерос гладкий 47—51
 Филлоглоссум 88
 Фунария гигрометрическая 74
 Хвойные 189
 Хвойниковые 189
 Хвощ 113
 — болотный 113
 — зимующий 113
 — лесной 113, 116
 — луговой 113
 — полевой 113, 124—127
 — приречный (топяной) 113, 114—124
 Хвошевидные 113
 Хвощевые 113
 Хилосцифус многоцветковый 41, 45—47
 Чистоус величавый 155
 Шильник 102
 Шильниковые 88, 97, 102
 Щитовник 129—142, 145, 150, 152, 153, 154, 156, 158, 173, 179, 187
 Щитовник мужской 129—142
 Эквиzetопсиды 113
 Юнгерманий акрогинные (листостебельные) 32
 — анакрогинные (тallомные) 32
 Юнгерманиевые 32, 41

Anabaena 167
 Anabaena azollae Strasb. 166
 Andreaeidae 53
 Aneimia Sw. 155
 Anthoceros laevis L. 47—51
 Anthoceros punctatus L. 47—51
 Anthocerotales 47—51
 Anthocerotopsida 8, 47—51
 Aspiromitus Steph. 47—51
 Athyrium filix-femina (L.) Roth. 154
 Aulacomnium palustre (Web. et Mohr) Schwägr. 53, 65—74
 Azolla Lam. 158, 166—168
 Azollaceae 158
 Balantium Kaulfus 155
 Blasia pusilla L. 33, 38—41
 Botrychium Sw. 182
 — matricariae Spr. 182—186
 — multifidum (Gmel.) Rupr. 182—186
 Bryales 82
 Bryidae 53
 Bryophyta 8
 Bryopsida 8, 51
 Chiloscyphus polyanthus (L.) Corda. 41, 45—47
 Conocephalum conicum (L.) Wigg. 9, 25—30
 Cupressaceae 201
 Cyatheaceae 155
 Cycadopsida 159
 Dicranum rugosum Brid. 74
 Dryopteris filix-mas (L.) Schott. 128
 Equisetaceae 113
 Equisetales 113
 Equisetophyta 113
 Equisetopsida 113
 Equisetum L. 113
 — arvense L. 113, 124—127
 — fluviatile L. 113, 114—124
 — hyemale L. 113
 — limosum L. 113, 114—124
 — palustre L. 113
 — pratense Ehrh. 113
 — silvaticum L. 113, 116
 Fegatella conica Corda 25
 Filicales 128
 Funaria hugometrica Hedw. 74
 Ginkgoopsida 189
 Gleicheniaceae 173
 Gnetopsida 189
 Gymnocarpium dryopteris (L.) Newn. 154
 Gymnospermae 189
 Gymnospermatoxyta 189
 Haplomitriales 32
 Hepaticae 8
 Hepaticopsida 8
 Hydropterides 128, 158
 Hylocomium triquetrum (L.) Br. 77—79
 Isoëtaceae 102
 Isoëtales 97, 102
 Isoëtes L. 102, 103—112
 — echinospora Dur. 103—112
 — lacustris L. 103—112
 — tenella Lem. ex Desv. 103—112
 Isoëtopsida 88
 Jungermanniales 41
 — akrogynae 32
 — anakrogynae 32
 Jungermanniidae 32
 Juniperus communis L. 201—202
 Lycopodiaceae 88
 Lycopodiales 88
 Lycopodiophyta 88
 Lycopodiopsida 88
 Lycopodium clavatum L. 88—97
 Marchantia polymorpha L. 9—24
 Marchantiales 9

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Marchantiidae 9, 32
 Marchantiopsida 8
 Marsilea 158
 — quadrifolia L. 168—176
 Marsileaceae 158
 Marsileidae 128, 158
 Matteuccia struthiopteris (L.) Tod. 154, 157
 Metzgeriales 32
 Mnium Hedw. 74—77
 Musci 8, 51, 53
 Nostoc Vaucher ex Born. et Flah. 40
 Ophioglossopsida 128, 181
 Ophioglossum L. 182
 Ophioglossum vulgatum L. 186—188
 Orthotrichum Hedw. 78
 Osmundaceae 155
 Osmunda regalis L. 155
 Pellia epiphylla (L.) Corda 33—38
 Phaeoceros laevis (L.) Prock. 47—51
 Phegopteris dryopteris Fee. 154
 Phylloglossum 88
 Phyllitis selop pendrium 154, 157
 Picea A. Ditr. 189
 Pilularia L. 159
 — globulifera L. 176—181
 Pinaceae 189
 Pinophyta 189
 Pinopsida 189
 Pinus L. 189
 — laricio Poir. 197, 198
 — sibirica Du Tour 199—200
 — sylvestris L. 190—199
 Pleurozium Mitt. 77
 Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt. 78
 Polypodiales 155
 Polypodiidae (Filices) 128
 Polypodiophyta 128
 Polypodiopsida 128, 185
 Polytrichales 53
 Polytrichum Hedw. 53
 — commune Hedw. 53—64
 — juniperinum Hedw. 53—64
 — piliferum Hedw. 59
 Pteridophuta 128
 Pteridium aquilinum (L.) Kuhn. 129, 142—154
 Radula compeanata (L.) Dum. 41—45
 Rhytidadelphus 74, 77
 Rhytidadelphus triquetrus (Hedw.) Warnst. 77—79
 Riccia glauca L. 9, 30—32
 Salvinia Micheli 158, 159
 — natans (L.) All. 159—165
 Salviniaceae 158
 Salviniidae 128, 158
 Schizaeaceae 155, 173
 Selaginella Beauv. 97—102
 — helvetica Link. 97
 — sanguinolenta (L.) Spring. 97
 — selaginoides (L.) Link. 97
 Selaginellaceae 97
 Selaginellales 97
 Sphagnales 53, 79
 Sphagnidae 53
 Sphagnum L. 79—87
 — palustre L. 82
 Takakiales 32
 Thelypteris Scmidel 129
- Ампула 82
 Амфигастрий 9, 11, 14, 18, 25, 26, 28, 30, 34, 38, 42, 46, 47
 Анизофилля 77, 97
 Антеридиальная клетка 191
 — полость 17, 28, 49
 Антеридиев собрание 59, 61, 69, 70, 71, 76, 84
 Антеридий моховидных 8, 9, 16, 17, 28, 31, 32, 35, 38, 40, 43, 44, 46, 47, 49, 53, 59, 65, 69, 70, 71, 72, 76, 84, 85
 — папоротниковидных 141, 153, 164, 165, 176
 — плауновидных 97, 102, 103, 112
 — хвощевидных 125, 126
 Апофиза 62, 63, 64, 72, 73, 77
 Архегониев собрание 59, 60, 61, 70, 84
 Архегоний голосеменных 189, 193, 194, 195, 196, 197, 199, 201, 202
 — моховидных 8, 9, 16, 18, 19, 20, 22, 28, 31, 32, 35, 40, 43, 44, 46, 47, 49, 53, 61, 65, 69, 71, 72, 76, 85
 — папоротниковидных 141, 142, 153, 164, 165, 176
 — плауновидных 97, 102, 103, 112
 — хвощевидных 125, 126, 127
 Ассимилятор(ы) 9, 13, 26, 28, 32, 57, 58
 Ассимилирующая ткань 73, 115, 118, 119
 Археспорий 51, 191
 Брюшные чешуйки 9, 30
 Вайя 128, 129
 Валекулярная полость 115, 116, 117, 119
 Вегетативная клетка 191, 192
 Вегетативное ядро 196, 202
 Воздушная камера 9, 13, 14, 26, 29, 30, 32
 Воздушная полость 77, 109
 Выводковая колбочка 38, 40
 — корзинка 14, 15, 16, 25
- почка 14, 15, 16, 40, 43, 68, 69
 Гаметофит 8, 123, 124, 138, 140, 189, 191
 Гаметофор 78
 Гаплостела 106, 161
 Гаустория 21, 22, 28, 29, 36, 44, 50, 86
 Генеративная клетка 191, 192, 196, 202
 Гиалиновые клетки 81, 84
 Гифы 27, 188
 Глохидии 168
 Гофмейстеровы тела 195, 196
 Диафрагма 107, 109
 Диктиостела 133, 147, 186
 Древесина 90, 91, 183, 185
 Древесинный цилиндр 81, 82
 «Женский цветок» 59, 60, 70, 72, 76, 85
 Зародыш 142, 197, 198, 199, 200
 Заросток 95, 97, 102, 103, 112, 124, 126, 127, 139, 140, 153, 158, 164, 165, 168, 175, 176, 181, 182, 191, 193, 195, 196
 Зигота 102, 127, 142
 Индузийум 111, 136, 152, 153, 174, 180
 Интегумент 193, 194, 195, 196, 199, 200
 «Камбий» 105, 106, 107
 Каринальная полость 115, 116, 117
 Клетка-ножка 191, 192
 Коллатеральный пучок 187
 Колонка 37, 47, 48, 51, 53, 62, 63, 64, 72, 76, 85, 86
 Колосок 89, 90, 95, 96, 97, 98, 101, 113, 122
 Колпачок 21, 22, 29, 30, 32, 36, 37, 40, 41, 45, 47, 53, 62, 76, 86
 Кольцо 137, 138, 155, 172, 181, 188

- Конус нарастания 200
 Кора моховидных 54, 55, 57, 65, 66, 67, 74, 75, 77, 82
 — папоротниковых 131, 134, 135, 144, 146, 148, 149, 151, 161, 166, 168, 169, 170, 173, 177, 178, 182, 184, 188
 — плауновидных 90, 92, 93, 94, 99, 105, 106, 109
 — хвоевидных 121
 Корень 90, 94, 97, 98, 103, 107, 109, 114, 120, 129, 134, 143, 160, 166, 176, 180, 182, 185, 188, 200
 Корзинка 10, 40
 Коробочка 8, 22, 29, 30, 31, 36, 40, 41, 44, 47, 48, 49, 62, 63, 64, 72, 73, 76, 85, 86
 Корневище 53, 54, 94, 114, 119, 129, 135, 142, 143, 144, 176, 181, 182, 196
 Корневой волосок 135, 151, 185, 186
 Крахмальное влагалище 54, 55, 57
 Кроющая чешуя 192
 Крышечка 62, 63, 64, 72, 79, 86, 87
 «Ксилема» 54, 55, 57
 Ксилема 90, 92, 94, 98, 108, 109, 120, 121, 131, 134, 135, 145, 148, 149, 150, 160, 166, 170, 171, 172, 173, 178, 179, 182, 183, 185, 187
 Ложбинки 115, 118, 119
 Лист моховидных 41, 42, 46, 51, 53, 54, 58, 59, 61, 67, 68, 69, 70, 71, 74, 75, 76, 77, 79, 82, 84, 86
 — папоротниковых 129, 133, 142, 147, 150, 152, 158, 159, 160, 161, 162, 166, 167, 168, 173, 176, 179, 181, 182, 183, 186, 187
 — плауновидных 88, 89, 90, 94, 97, 98, 100, 102, 103, 105, 107, 109
 — хвоевидных 113, 122
 Листовой след 54, 57, 90, 99, 105, 106, 107, 113, 129
 Листовые ушки 39, 40
 Ложная ножка 85
 Ложноножка 68, 69

 Макрофилля 128
 Масляные тела 14, 16, 19, 42
 Массулы 167, 168
 Мегаспора 97, 102, 103, 111, 112, 158, 163, 164, 165, 168, 175, 180, 181, 195
 Мегаспорангий 97, 101, 102, 103, 110, 158, 162, 163, 167, 168, 175, 180, 189, 195
 Мегасорус 168
 Мегаспорофилл 110
 Междоузлие 114, 115, 120
 Мезофилл 94, 99, 133, 167
- Меристема 129, 131, 133, 145, 186, 187
 Метаксилема 99, 131, 134, 146, 151, 172, 178, 179, 184
 Механическая ткань 94, 116, 117, 119, 120, 132, 143
 Микориза 182, 188
 Микропиле 193, 195, 200
 Микроспора 97, 101, 102, 103, 111, 158, 163, 164, 191, 192
 Микроспорангий 97, 101, 102, 103, 110, 111, 158, 162, 163, 164, 165, 167, 174, 175, 180, 190
 Микросорус 167
 Микроспорофилл 110, 190, 191
 Микрофилля 88
 «Мужской цветок» 59, 60, 69, 70, 76
 Ножка 8, 9, 21, 22, 29, 30, 36, 37, 38, 41, 44, 46, 49, 50, 53, 62, 63, 72, 85, 86, 95, 96, 110, 122, 136
 Нуцеллус 193, 194, 195, 196, 198, 199, 200, 201
 Оплодотворение 44, 199
 Опыление 189, 199

 Парафиза 15, 16, 59, 60, 61, 69, 70, 76
 Пенистое вещество 163, 167, 168
 Парциант (перианций, периант) 18, 21, 22, 29, 43, 45, 46
 Перистом 62, 64, 73, 77
 Перихеций 18, 19, 22, 36, 46, 47, 70
 Перицикл 57, 92, 93, 94, 99, 117, 119, 132, 134, 145, 147, 148, 150, 151, 160, 170, 171, 172, 178, 184, 185, 188
 Пиреноид 48
 Плацента 136, 162, 163, 174, 180
 Плектостела 94
 Плодущая чешуя 192
 Подвесок 197, 198, 200
 Подсемядольное колено 200
 Подставка 9, 10, 17, 18, 19, 20, 22, 25, 28, 29, 30, 31, 32
 Покров 193, 195, 201
 Покрывало 19, 111, 136, 153, 154, 155, 162, 180
 Полициклия 147
 Пора 81, 82, 151, 169, 171, 183
 Почка 51, 53, 78
 Предросток 45, 78
 Призматический слой 105, 106, 107
 Проводящий пучок голосеменных 190
 — моховидных 55, 58, 65, 66, 67, 74, 77, 82
 — папоротниковых 128, 129, 131, 132, 135, 144, 145, 147, 150,
- 152, 153, 160, 161, 162, 166, 168, 174, 177, 180, 184, 186, 188
 — плауновидных 90, 94, 98, 105, 106, 107, 108, 109
 — хвоевидных 115, 116, 119, 120, 121
 Прокамбий 200
 Проросток 142
 Проталлиальные клетки 191
 Протоксилема 98, 99, 117, 131, 132, 134, 145, 146, 150, 151, 172, 178, 179, 184
 Протонема 24, 53, 69, 78, 87
 Пружинки 8, 22, 31, 36, 38, 40, 45, 47, 53
 Пыльца 190
 Пыльник 190
 Пыльцевая трубка 189, 192, 193, 194, 195, 196, 198, 200, 201, 202
 Пыльцевое зерно 190, 191, 192, 193, 195
 Ребрышки 115
 Ризоид 9, 10, 11, 18, 24, 25, 27, 28, 29, 30, 31, 34, 39, 42, 46, 53, 65, 74, 78, 80, 124, 139, 140
 Ризофор 97, 98, 103, 105, 109

 Семя 189, 199
 Семядоля 200
 Семяпочка 189, 192, 193, 194, 195, 197, 201
 Сердцевинные лучи 183
 Симбиоз 49, 166
 Склеренхима 143, 144, 147, 148, 149
 Слизевая клетка 14
 Слизевой волосок 16, 40, 137, 156
 Слизевой ход 27
 Соленостела 172
 Соленостеля 172
 Сорус 135, 136, 152, 154—155, 160, 162, 163, 164, 167, 173, 174, 175
 Сосуды 119, 145, 148, 150, 166
 Спермагенная клетка 17, 44, 85
 Сперматозоид 8, 18, 20, 29, 35, 44, 85, 88, 102, 103, 112, 141, 142, 176, 189
 Спермий 191, 196
 Спора моховидных 8, 22, 23, 24, 31, 36, 38, 40, 41, 44, 47, 49, 50, 51, 64, 73, 78, 79, 87
 — папоротниковых 135, 138, 139, 156, 157, 158, 164, 186, 188
 — плауновидных 88, 95, 97, 102
 — хвоевидных 122, 123, 124
 Спорангий моховидных 21, 37, 50, 53, 63, 64, 72, 73, 77, 85, 86, 87
 — папоротниковых 128, 135, 136, 137, 138, 152, 153, 154, 155, 156, 157, 158, 181, 182, 186, 187, 188
 — плауновидных 88, 95, 96, 98, 101, 102, 103, 109, 110, 111
 — хвоевидных 122, 123
 Спорангиофор 113
 Спорогон 21, 29
 Спорогоний 8, 9, 18, 21, 22, 23, 29, 30, 31, 32, 36, 37, 38, 40, 41, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 50, 51, 53, 61, 62, 64, 72, 76, 85, 86
 Спорокарпий 160, 162, 163, 168, 173, 174, 175, 176, 180, 181
 Спороносный колосок 113
 Спорофилл 89, 95, 96, 97, 98, 101, 109, 113, 122, 128, 136
 Спорофит 8, 36, 88, 104, 127, 128, 138, 189

 Таллом 8, 9, 10, 11, 16, 18, 24, 25, 26, 27, 29, 31, 32, 33, 34, 36, 38, 39, 40, 41, 46, 47, 48, 49, 51
 Тапетум 101, 157
 Трабекула 111
 Трабекулярные нити 99
 Трохофилл 109, 136
 Трахеида 91, 93, 98, 106, 107, 109, 132, 134, 161, 172, 173, 179, 183, 185, 187
 Трахея 119

 Узел 113, 114, 117
 Урма 62, 64, 72
 Устье 137, 138
 Устьице 12, 13, 14, 25, 26, 28, 32, 64, 73, 77, 94, 116, 118, 133, 173, 183, 187

 «Флоэма» 54, 55, 57
 Флоэма 91, 92, 93, 94, 99, 108, 109, 117, 120, 121, 131, 132, 134, 145, 146, 147, 148, 149, 150, 151, 160, 161, 170, 171, 172, 178, 179, 182, 184, 185, 187

 Хлорофиллоносные клетки 83, 95
 Хроматофор 47, 48, 49, 51, 100
 Хрящевидная ткань 173, 174, 175

 Черешок 129, 131, 149, 150, 184, 187
 Чешуя 194

 Шейка 20, 28
 Шишка 189, 190, 192, 201

 Щиток 122, 123

 Экзоспорий 36, 78, 164, 180

Элатера 8, 22, 36, 38, 45, 123, 124
 Элатофор 36, 37, 38, 41
 Эндодерма 92, 93, 94, 99, 109, 116,
 117, 119, 120, 121, 131, 132, 134,
 145, 146, 148, 149, 150, 151, 170,
 171, 172, 178, 184, 185, 188
 Эндосперм 189, 193, 194, 195, 196,
 197, 198, 199, 200, 201
 Эндоспорий 36, 163, 164, 180
 Эпиллема 151
 Эпидермис моховидных 12, 26, 28, 30,
 34, 48, 51, 54, 57, 62, 65, 66, 67, 72,
 73, 74, 77, 82, 84, 85, 86
 — папоротниковидных 131, 132,
 131, 132

133, 134, 144, 148, 149, 152, 155,
 160, 161, 168, 170, 171, 173, 175,
 177, 180, 186, 187, 188
 — плауновидных 92, 93, 94, 95,
 98, 99, 100, 101, 108, 109
 — хвошевидных 115, 116, 117, 118,
 120, 121, 122
 Эписпорий 164, 168, 180
 Эпифрагма 62, 63, 64, 73
 Язычок 11, 101, 103, 109, 110, 112
 Яйцеклетка 20, 31, 44, 76, 85, 127,
 195, 196
 Ямка 106, 110, 111

**Указания по методике
приготовления препаратов**

23, 38, 45, 47, 51, 58, 62, 64, 65, 69,
 79, 87, 90, 94, 95, 102, 109, 110,
 112, 131, 133, 135, 141, 144, 145,
 150, 152, 153, 158, 164, 165, 166,
 175, 176, 177, 179, 181, 190, 192,
 193, 199, 201

Список работ К. И. Мейера

1903

1. Очерк зеленых водорослей окрестностей г. Рязани.— Тр. Студ. кружка для исслед. рус. природы при Моск. ун-те, М., кн. 1, с. 43—60.

1906

2. Die Entwicklungsgeschichte der *Sphaeroplea annulina* Ag.— Bull. Soc. Natur. Moscou, 1905 (1906), vol. 19, p. 60—84.

3. Дополнение к списку водорослей, найденных в окрестностях Болотова.— Тр. Пресновод. биол. ст. Спб. о-ва естествоисп. т. 2, с. 71—74.

4. На север. I. По Сухоне и Северной Двине.— Естествознание и география, М., № 8, с. 1—32.

1907

5. На север. II. По лопарям.— Естествознание и география, М., № 4, с. 1—19.

1908

6. Партеногенезис, апогамия и апоспория у цветковых растений.— Естествознание и география, М., № 1, с. 1—11; № 2, с. 1—9.

1909—1910

7. Untersuchungen über *Thismia clandestina*.— Bull. Soc. Natur. Moscou, 1909 (1910), vol. 23, p. 1—18.

8. Zur Lebensgeschichte der *Trentepohlia umbrina* Mart.— Bot. Zeitung, Bd 67, Abt. 1, S. 25—43.

1910

9. Наблюдения над историей развития водоросли *Trentepohlia lagenifera* Hild.— Биол. журн., М., т. 1, вып. 3, с. 211—228.

1911

10. Новые работы по партеногенезису у покрытосеменных растений.— Биол. журн., М., т. 2, вып. 2, с. 74—80.

1912

11. Untersuchungen über den Sporophyt der Lebermoose. I. Entwicklungsgeschichte des Sporogons der *Corsinia marchantioides*.— Bull. Soc. Natur. Moscou, 1911 (1912), vol. 25, № 1—3, p. 263—286.

12. Zur Frage von der Homologie der Geschlechtsorgane und der Phylogenie des Archegoniums.— Биол. журн., М., т. 2, с. 178—188.

1912—1913

13. [Совместно с В. Ч. Дорогостайским]. Отчет о поездке в северо-западную Монголию и южную часть Иркутской губ.— Bull. Soc. Natur. Moscou, 1912 (1913), vol. 26, p. 59—61.

1913

14. Ueber die *Microspora amoena* (Kütz.) Rab.— Ber. Dtsch. bot. Ges., Bd 31, H. 8, S. 441—448.

15. Untersuchungen über den Sporophyt der Lebermoose. II. Die Entwicklungsgeschichte des Sporogons bei *Plagiochasma*.— Bull. Soc. Natur. Moscou, vol. 27, № 4, p. 597—615.

1914

16. Untersuchungen über den Sporophyt der Lebermoose. III. Das Sporogonium der *Corsinia marchantioides*.—Ber. Dtsch. bot. Ges., Bd 32, S. 262—264.

1916

17. Сиваш и его флора: Изложение содержания доклада.—Зап. Крым. о-ва естествоисп. и любит. природы, Симферополь, 1915 (1916), вып. 5, с. 160—163.

18. Исследования над спорофитом печеночников группы *Marchantiales*.—Учен. зап. имп. Моск. ун-та. Отд. естеств.-истор., вып. 39, с. 2—185.

19. О развитии спорогония у *Preissia commutata*.—В кн.: Сб., посвящ. проф. К. А. Тимирязеву. М., с. 215—230.

20. Сиваш и его флора.—Естествознание и география, М., № 1—2, с. 1—19.

1917

21. Реф.: Курсанов Л. И. Морфологические и цитологические исследования в группе *Uredineae*. М., 1915.—Вестн. рус. флоры; Юрьев, т. 3, № 2—3, с. 118—122.

22. По Тункинскому краю и северо-западной Монголии.—Естествознание и география, М., № 1—4, с. 21—41.

1921

23. История развития спорогония у *Pellia epiphylla* Dill.—Журн. Рус. бот. о-ва, М.; Пг., 1920 (1921), т. 5, с. 8—15.

24. История развития спорогония у *Radula complanata* (L.) Dumortier.—Журн. Рус. бот. о-ва, М.; Пг., 1920 (1921), т. 5, с. 1—8.

1922

25. Альгологическое исследование озер Петровско-Кобелевской дачи.—Изв. Научно-эксперим. торф. ин-та, М., № 2, с. 57—82.

26. Материалы по флоре водорослей озера Байкал.—Журн. Моск. отд-ния Рус. бот. о-ва, т. 1, с. 1—27.

27. Новая зеленая водоросль из Сиваша. *Cladophora siwaschensis* Const. Meyer sp. nova.—Бот. матер. Ин-та споровых раст.: Гл. бот. сада РСФСР, Пг.; М., т. 1, вып. 1, с. 15.

28. Новые виды зеленных водорослей из Байкала.—Бот. матер. Ин-та споровых раст. Гл. бот. сада РСФСР, Пг.; М., т. 1, вып. 1, с. 13—15.

29. Происхождение наземной растительности. М. 76 с.

1923

30. Перевод с дополнениями: Лорх В. Определитель сфагновых (торфяных) мхов. М. 34 с.

31. Sur la structure anatomique du *Sedum quadrifidum* Pall.—Бюл. МОИП. Отд. биол., 1923 (1918—1922), т. 31, с. 59—66.

32. Фитопланктон р. Оки под городом Муромом по сборам 1919—1921 гг.—Раб. Окской биол. ст., Муром, т. 2, вып. 2 (Жизнь Оки, 1), с. 15—61.

1924

33. К истории развития спорогония у *Catharinea undulata* (L.) Web.—Журн. Рус. бот. о-ва, М.; Пг., 1922 (1924), т. 7, с. 101—110.

34. Algae populae novae baicalenses, II.—Бот. матер. Ин-та споровых раст. Гл. бот. сада, Л.; М., т. 3, вып. 7, с. 107—108.

35. Курс морфологии и систематики высших растений. Ч. I. *Bryophyta*. М., Л. 200 с.

36. Фитопланктон р. Оки у г. Мурома в 1922 г.—Раб. Окской биол. ст., Муром, т. 3, вып. 1 (=Жизнь Оки, 2), с. 53—57.

1925

37. Ueber die Entwicklung des Pollens bei *Leontodon autumnalis* L.—Ber. Dtsch. bot. Ges., Bd 43, Н. 3, S. 108—114.

38. [Совместно с Л. В. Рейнгардом]. К флоре водорослей оз. Байкал и Забайкалья.—Бюл.МОИП. Отд. биол., т. 33, вып. 3—4, с. 201—243.

39. Parthenogenesis bei *Thismia javanica* im Lichte der Haberlandischen Anschaung.—Ber. Dtsch. bot. Ges., Bd 43, Н. 5, S. 193—197.

40. Практический курс морфологии и систематики высших растений. М.; Л. 236 с.

41. Сиваш и его флора.—Изв. Рос. гидрол. ин-та, Л., № 15, с. 22—45.

42. Sur l'endémisme de la flore algologique du lac Baikal.—Rev. algol., P., vol. 2, № 3—4, p. 241—257.

1926

43. Введение во флору водорослей р. Оки и ее долины. I. Река Ока.—Раб. Окской биол. ст., Муром, т. 4, с. 4—53.

44. Untersuchungen über die Algenflora des Baikalsees. I. Ueber den Endemismus der Algenflora des Baikalsees.—Ber. Dtsch. bot. Ges., Bd 44, Н. 7, S. 410—419.

1927

45. О водорослях северного Байкала.—Рус. арх. протистологии, М., т. 6, вып. 1—4, с. 93—118.

46. О фитопланктоне оз. Байкал.—Рус. гидробиол. журн., Саратов, т. 6, № 6—7, с. 128—137.

1928

47. [Совместно с Б. В. Скворцовым]. A contribution to the Diatoms of Baical lake.—Tr. Сунгарийск. речн. биол. ст., Харбин, т. 1, вып. 5, с. 1—55.

48. Введение во флору водорослей р. Оки и ее долины. Ч. II. Пойма.—Раб. Окской биол. ст., Муром, т. 5, вып. 2—3, с. 57—80.

49. Развитие спорангия у *Psilotum triquetrum* Sw.—Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 37, вып. 1—2, с. 52—64.

50. Фитопланктон р. Оки в районе г. Рязани.—Тр. О-ва исслед. Рязан. края, вып. 11, с. 7—21.

1929

54. Введение во флору водорослей оз. Байкал.—Бюл. МОИП. Отд. Bd 8, Н. 1—2, S. 36—54.

52. Über die Auxosporenbildung bei *Comphonema geminatum*.—Arch. Protistenkunde, Jena, Bd 66, Н. 3, S. 421—435.

53. Происхождение наземной растительности. 2-изд., доп. и испр. М. Ассоц. НИИ при физ.-мат. фак. I Моск. гос. ун-та. 78 с.

1930

54. Введение во флору водорослей оз. Байкал.—Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 39, вып. 3—4, с. 179—399.

55. Einige neue Algenformen des Baikalsees.—Arch. Protistenkunde, Jena, Bd 72, Н. 2, S. 158—175.

56. Über den Befruchtungsvergang bei *Chaetonema irregularare* Nowak.—Arch. Protistenkunde, Bd 72, Н. 2, S. 147—158.

1931

57. Die Sporophytenwicklung und die Phylogenie bei den Marchantiales.—Planta, Bd 13, Н. 1, S. 210—220.

58. Zur Entwicklungsgeschichte des Sporophyten einiger Marchantiales.—Planta, Bd 13, Н. 1, S. 193—209.

1933

59. Зародыш растений.— В кн.: БСЭ. М., т. 26, с. 319—324.
60. Отчет о работах подной экспедиции Гос. Океанографического института в 1931 г. Предисловие.— Тр. Гос. океаногр. ин-та, М., т. 3, вып. 3, с. 5—6.
61. О штормовых выбросах.— Тр. Гос. океаногр. ин-та, М., т. 3, вып. 3, с. 25—28.
62. Отчет о работе экспедиции по выяснению запасов водорослей в Белом море.— Тр. Гос. океаногр. ин-та, М., т. 3, вып. 3, с. 7—24.

1935

63. Высшие растения. Тип Архегониальные (Archegoniatae).— В кн.: Курс ботаники /Под ред. Л. И. Курсанова, М. И. Голенкина. М., с. 323—385. (2-е и 3-е изд. стереотип. М., 1936, 1937).
64. Заметка о половом процессе *Eudorina* и *Pandorina*.— Уч. зап. Горьк. гос. ун-та, вып. 4, с. 79—82.
65. Хвощевидные.— В кн.: БСЭ. М., т. 59, с. 482.
66. Хвощи.— В кн.: БСЭ. М., т. 59, с. 482—483.
67. Zur Kenntnis der geschlechtlichen Fortpflanzung bei *Eudorina* und *Pandorina*.— Bot. Zb. Beih., Bd 53, Abt. A, S. 421—426.

1936

68. К познанию рода *Trentepohlia* Mart. 1. *Trentepohlia Gobii* sp. н.— Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 45, вып. 5, с. 315—321.
69. К познанию рода *Trentepohlia* Mart. 2. *Trentepohlia uncinata* (Gobi). Hansg.— Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 45, вып. 6, с. 425—432.
70. О прорастании зооспор и гамет *Trentepohlia* Mart.— Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 45, вып. 2, с. 95—103.

1937

71. Водоросли болотных почв долины р. Яхромы.— Тр. Бот. сада Моск. ун-та, М., вып. 1, с. 33—45.
72. К познанию рода *Trentepohlia* Mart. 3. *Trentepohlia aurea* (L.) Mart.— Бюл. МОИП. Отд. биол., нов. сер., т. 46, вып. 2, с. 101—110.
73. О заливах водорослей.— Тр. Бот. сада Моск. ун-та, М., вып. 1, с. 25—32.
74. Происхождение наземной растительности. 3-е изд., доп. и испр. М.; Л. 140 с.
75. Размножение растений. М. 281 с.

76. Таблица для определения классов водорослей; класс *Phaeophyceae*—бурые водоросли; класс *Phodophyceae*—красные и багряные водоросли; класс *Chlorophyceae*—зеленые водоросли.— В кн.: Краткий определитель фауны и флоры северных морей СССР. М.; Л., с. 233—242, табл. 100—104.

1938

77. К познанию рода *Trentepohlia* Mart. 4. *Trentepohlia piceana* sp.— Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 47, вып. 1, с. 64—68.
78. Материалы по флоре водорослей Белого моря.— В кн.: Работы по биологии и химии морских организмов. (Тр. Всес. НИИ мор. рыб. хоз. и океаногр., т. 7). М., с. 5—28.
79. Мхи.— В кн.: БСЭ. М., т. 40, с. 668—676.

1939

80. Онтогенез [у растений].— В кн.: БСЭ. М., т. 43, с. 154—165.

1940

81. Ботаник И. Н. Горожанкин и его школа (1848—1904). Изд. МОИП. Сер. истор., вып. 15, М. 52 с. [Здесь очерки об В. М. Арнольди (1871—1927), с. 41—43; А. П. Артари (1862—1919), с. 37—40; В. И. Беляеве, с. 34—37; М. И. Голенкине, с. 44—47 и др.].
82. Ботанический сад [Московского Гос. университета].— Уч. зап. Моск. гос. ун-та, вып. 54, с. 332—339.
83. Высшие растения. Тип Архегониальные (Archegoniatae).— В кн.: Курс ботаники /Под ред. Л. И. Курсанова, М. И. Голенкина. 4-е изд., испр. и доп. М., т. 2, с. 89—154.
84. К систематике и филогении рода *Trentepohlia* Mart.— Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 49, вып. 2, с. 65—71.
85. Сравнительно-морфологическое направление в изучении высших растений в Московском университете.— Уч. зап. Моск. гос. ун-та, вып. 54, с. 288—293.

1941

86. [Совместно с В. И. Есыревой]. Альгологические наблюдения на Учинском водохранилище в 1937 г. [Московская обл.].— Тр. Бот. сада Моск. гос. ун-та, вып. 4, с. 35—48.
87. Л. И. Курсанов.— Тр. Бот. сада Моск. гос. ун-та, вып. 4, с. 5—8.
88. Работы В. Гофмейстера и их значение.— Тр. Бот. сада Моск. гос. ун-та, вып. 4, с. 20—34.

1943

89. Рец.: Еленкин А. А. Синезеленые водоросли СССР. Специальная (систематическая) часть, вып. 1. М., 1938. 984 с.— Природа, Казань, № 2, с. 95—96.

1945

90. Апостория и полиплоидные формы у *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn.— Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 50, вып. 1—2, с. 74—88.
91. К познанию рода *Trentepohlia* Mart. 5. *Trentepohlia lagennifera* (Hild.) Wile.— Бот. журн. СССР. М.; Л., т. 30, № 2, с. 51—58.
92. М. И. Голенкин (1864—1941).— Уч. зап. Моск. гос. ун-та, вып. 82, с. 3—9.

1946

93. Происхождение наземной растительности. 4-е изд., испр. и доп. М. 142 с.

1947

94. [Совместно с С. Ю. Липшицем]. Арнольди В. М.— В кн.: Биографо-библиографический словарь «Русские ботаники». М., т. 1, с. 74—77.
95. Артари А. П.— В кн.: Биографо-библиографический словарь «Русские ботаники». М., т. 1, с. 78—80.
96. [Совместно с С. Ю. Липшицем]. Беляев В. И.— В кн.: Биографо-библиографический словарь «Русские ботаники». М., т. 1, с. 168—172.
97. [Совместно с А. Т. Вакиным]. В. В. Миллер.— Некролог.— Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 52, вып. 2, с. 93—99.
98. Гайдуков Н. М.— В кн.: Биографо-библиографический словарь «Русские ботаники». М., т. 2, с. 217—218.
99. [Совместно с С. Ю. Липшицем]. Генкель А. Г.— В кн.: Биографо-библиографический словарь «Русские ботаники». М., т. 2, с. 241—242.
100. Герасимов И. И.— В кн.: Биографо-библиографический словарь «Русские ботаники». М., т. 2, с. 254 (256)—257.
101. Морфология и систематика высших растений. Ч. 1. Архегониальные растения. М. 328 с.

1948

102. Тип *Angiospermae*. Покрытосеменные.— В кн.: Определитель фауны и флоры северных морей СССР. М., 560 с.

103. [Совместно с Т. Ф. Щаповой]. Донные водоросли. Тип *Phaeophyta*—Бурые водоросли (с. 516—523); Тип *Rhodophyta*—Красные, или багряные водоросли (с. 524—531); Тип *Chlorophyta*—Зеленые водоросли (с. 532—533).— В кн.: Определитель фауны и флоры северных морей СССР. М.

104. К вопросу о происхождении архегониальных растений.— Уч. зап. Моск. гос. ун-та, вып. 129, с. 35—39.

105. Этюды по регенерации типичных папоротников.— Уч. зап. Моск. гос. ун-та, вып. 129, с. 27—34.

106. Практический курс морфологии и систематики высших растений. 2-изд., испр. и доп. М., 183 с.

1949

107. О заложении и развитии проводящей системы у папоротников.— Вестн. Моск. ун-та, № 8, с. 129—145.

108. Профессор И. Н. Горожанкин и его роль в истории ботаники. (К 100-летию со дня рождения).— Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 54, вып. 4, с. 107—111.

1950

109. [Совместно с С. Ю. Липшицем]. Горожанкин И. Н.— В кн.: Биографо-библиографический словарь «Русские ботаники». М., т. 3, с. 7—9.

1951

110. [Совместно с Л. И. Курсановым, Н. А. Комарницким, В. Ф. Раздорским и А. А. Урановым]. Ботаника. Т. 2. Систематика растений. 5-е изд., перераб. М., 480 с.

111. К филогении зеленых водорослей.— Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 56, вып. 1, с. 53—65.

112. К филогении разножгутиковых водорослей.— Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 56, вып. 4, с. 50—54.

1952

113. Л. И. Курсанов. (По поводу 75-летия со дня рождения).— Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 57, вып. 1, с. 84—87.

114. Опыт филогенетической системы зеленых водорослей.— Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 57, вып. 5, с. 56—64.

1953

115. Пестик дуба (*Quercus robur* L.).— Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 58, вып. 2, с. 57—65.

116. Эволюция мужского гаметофита покрытосеменных растений.— Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 58, вып. 5, с. 55—61.

1954

117. [Совместно с Д. А. Транковским]. Предисловие.— В кн.: П. Магешвари. Эмбриология покрытосеменных. М., с. 3—5.

1955

118. [Совместно с И. Г. Петровским, А. И. Опариним и др.]. Лев Иванович Курсанов.— Вестн. Моск. ун-та, № 2, с. 183.

119. К вопросу о морфологической природе стебля высших растений.— Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 60, вып. 3, с. 3—8.

216

1948

120. [Совместно с Н. А. Базилевской, С. С. Станковым, А. А. Щербаковой]. Очерки об И. И. Герасимове, И. Н. Горожанкине, С. Г. Навашине, Л. С. Ценковском.— В кн.: Выдающиеся советские ботаники. М., с. 283—289, 255—267, 290—301, 16—21.

1958

121. К эмбриологии дуба черешчатого (*Quercus robur* L.).— Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол., почвовед., геол., геогр., № 4, с. 9—18.

122. Редакция: П. А. Смирнов. Флора Приокско-Террасного государственного заповедника.— Тр. Приокско-Террасн. гос. заповедн., вып. 2, 246 с.

123. Морфогенез высших растений. М., Изд-во Моск. ун-та. 254 с.

1959

124. Женский гаметофит и развитие семени у яблони.— Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 64, вып. 3, с. 47—61.

125. Михаил Ильич Голенкин: Биографический очерк и примечания к тексту.— В кн.: Голенкин М. И. Победители в борьбе за существование. 3-е изд. М., с. 3—14 и подстрочки, примеч.

1960

126. К эмбриологии *Nuphar luteum* Sm.— Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 65, вып. 6, с. 48—59.

1961

127. [Совместно с А. Г. Вакиным]. К 80-летию со дня рождения Виктора Всееволовича Миллера.— Бот. журн., т. 46, № 6, с. 915—919.

128. О филогении зеленых водорослей (*Chlorophycophyta*).— Бот. журн., т. 46, № 8, с. 1073—1086.

129. Памяти Марии Николаевны Прозиной (1889—1960).— Бот. журн., т. 46, № 11, с. 1724—1726.

1962

130. Über das phylogenetische System der grünen Algen (Chlorophycophyta).— Preslia, Poč. 34, № 1—2, s. 147—158.
— УУ. () (а)

131. Об эволюции хроматофора у водорослей.— Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 67, вып. 2, с. 53—68.

132. К эмбриологии *Coronaria flos-cuculi* (L.) A. Br.— Бот. журн., т. 47, № 6, с. 847—852.

1963

133. В. А. Поддубная-Арнольди. (К 60-летию со дня рождения и 35-летию научной деятельности).— Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 68, вып. 1, с. 147—152.

134. [Совместно с Л. В. Кудряшовым]. Рец.: Eames A. J. Morphology of the Angiosperms. N. Y., 1961.— Нов. кн. за рубежом. Серия В, № 4, с. 9.

1964

135. [Совместно с В. С. Говорухиным]. Памяти А. Е. Жадовского.— Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 69, вып. 2, с. 140—141.

136. [Совместно с Л. А. Козяр]. Об остатках покровосеменных растений (*Chlamydospermae*) из нижнекарбоновых отложений.— Докл. АН СССР, т. 155, вып. 3, с. 589—591.

1965

137. [Совместно с А. П. Скабичевским]. Новый род из Cladophoraceae.— В кн.: Новости сист. низших раст. Л., с. 41—44.

1969

138. [Совместно с А. П. Скабичевским]. О систематическом положении видов рода *Draparnaldia* Bory из оз. Байкал.— В кн.: Новости сист. низших раст. Л., т. 6, с. 38—47.

14—1158

217

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	4
Введение	6
Отдел Bryophyta — Моховидные	8
Класс Marchantiopsida, или Hepaticopsida, Hepaticae — Маршантиопсиды, или Печеночные мхи, Печеночники	8
Подкласс Marchantiidae — Маршанциевые	9
Порядок Marchantiales — Маршанциевые	9
Marchantia polymorpha L.	9
Conecephalum conicum (L.) Wigg. (Fegatella conica Corda)	25
Riccia glauca L.	30
Подкласс Jungermanniidae — Юнгерманниевые	32
Порядок Metzgeriales — Метцгерниевые	32
Pellia epiphylla (L.) Corda	33
Blasia pusilla L.	38
Порядок Jungermanniales — Юнгерманниевые	41
Radula complanata (L.) Dum.	41
Chiloscyphus polyanthus (L.) Corda	45
Класс Anthocerotopsida — Антоцеротовые, или Антоцеротопсиды	47
Anthoceros punctatus L., Phaeoceros laevis (L.) Prosk. (Anthoceros laevis L.)	47
Класс Bryopsida, или Musci — Бриопсиды, или Мхи, Листостебельные (Лиственые) мхи	51
Порядок Polytrichales — Политриховые	53
Polytrichum juniperinum Hedw., Polytrichum commune Hedw.	53
Aulacomnium palustre (Web. et Mohr) Schwägr.	65
Mnium Hedw.	74
Rhytidiodelphus triquetrus (Hedw.) Warnst. (Hylocomium triquetrum (L.) Br.)	77
Порядок Sphagnales — Сфагновые мхи	79
Sphagnum L.	79
Отдел Lycopodiophyta — Плауновидные	88
Класс Lycopodiopsida — Ликоподиопсиды, или Плауновые	88
Порядок Lycopodiales — Плауновые	88
Lycopodium clavatum L.	88
Класс Isoëtopsida — Изоэтопсиды, или Полушниковые, Шильниковые	97
Порядок Selaginellales — Селагинелловые	97
Selaginella Beauv.	97
Порядок Isoëtales — Полушниковые, или Шильниковые	102

Isoëtes tenella Lem. ex Desv. (Isoëtes echinospora Dur.)	103
Отдел Equisetophyta — Хвощевидные	113
Порядок Equisetales — Хвощевые	113
Equisetum fluviatile L. (Equisetum limosum L.)	114
Отдел Polypodiophyta (Pteridophyta) — Папоротниковидные	128
Класс Polypodiopsida — Полиподиопсиды	128
Подкласс Polypodiidae — Полиподиевые	128
Dryopteris filix-mas (L.) Schott.	129
Pteridium aquilinum (L.) Kuhn.	142
Подклассы Marsileidae и Salviniidae — Марсилеиды и Сальвинииды	158
Salvinia natans (L.) All.	159
Azolla Lam.	166
Marsilea quadrifolia L.	168
Pilularia globulifera L.	176
Класс Ophioglossopsida — Офиоглоссопсиды, или Ужовниковые	181
Botrychium multifidum (Gmel.) Rupr.	182
Ophioglossum vulgatum L.	186
Отдел Pinophyta, или Gymnospermae (Gymnospermophyt) — Голосеменные	189
Pinus sylvestris L.	190
Juniperus communis L.	201
Указатели	203
Список работ К. И. Мейера	211

цена 40 кол.