

***СИСТЕМАТИКА  
(ТАКСОНОМИЯ)  
ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ***

# Царство *Plantae*

## Клада (подцарство) *Embryophyta*

Группа бессосудистые

*Bryata*

(*Bryomorphae* = *Bryophyta sensu lato*)

*Anthocerotophyta*

*Marchantiophyta*

*Bryophyta*

Группа сосудистые

«Старая» система

*Tracheophyta*

†*Rhyniophyta*

*Lycopodiophyta*

*Pteridophyta*

*Equisetophyta*

*Psilotophyta*

*Gymnospermae*

*Angiospermae*

«Новая» система

*Polysporangiophyta*

*Protracheophyta*

†*Horneophyta*

*Tracheophyta*

†*Rhyniophyta*

†*Zosterophyllophyta*

*Lycopodiophyta*

†*Trimerophytrophyta*

*Pteridophyta*

*Spermatophyta*

† – таксоны, представленные только вымершими организмами

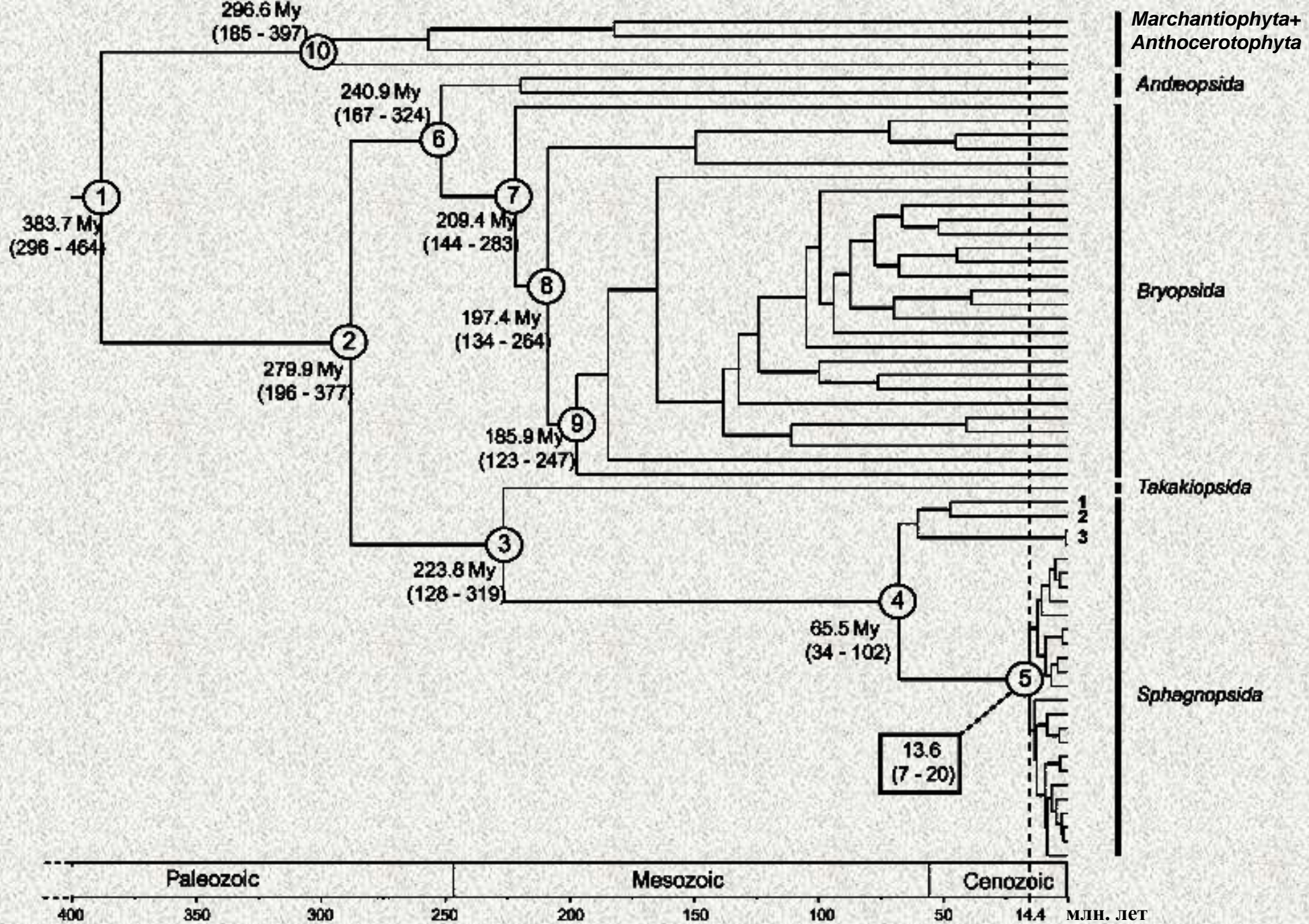
**Надотдел**  
***Bryomorphae***

***Bryomorphae* – 22 000 - 27 000 видов**

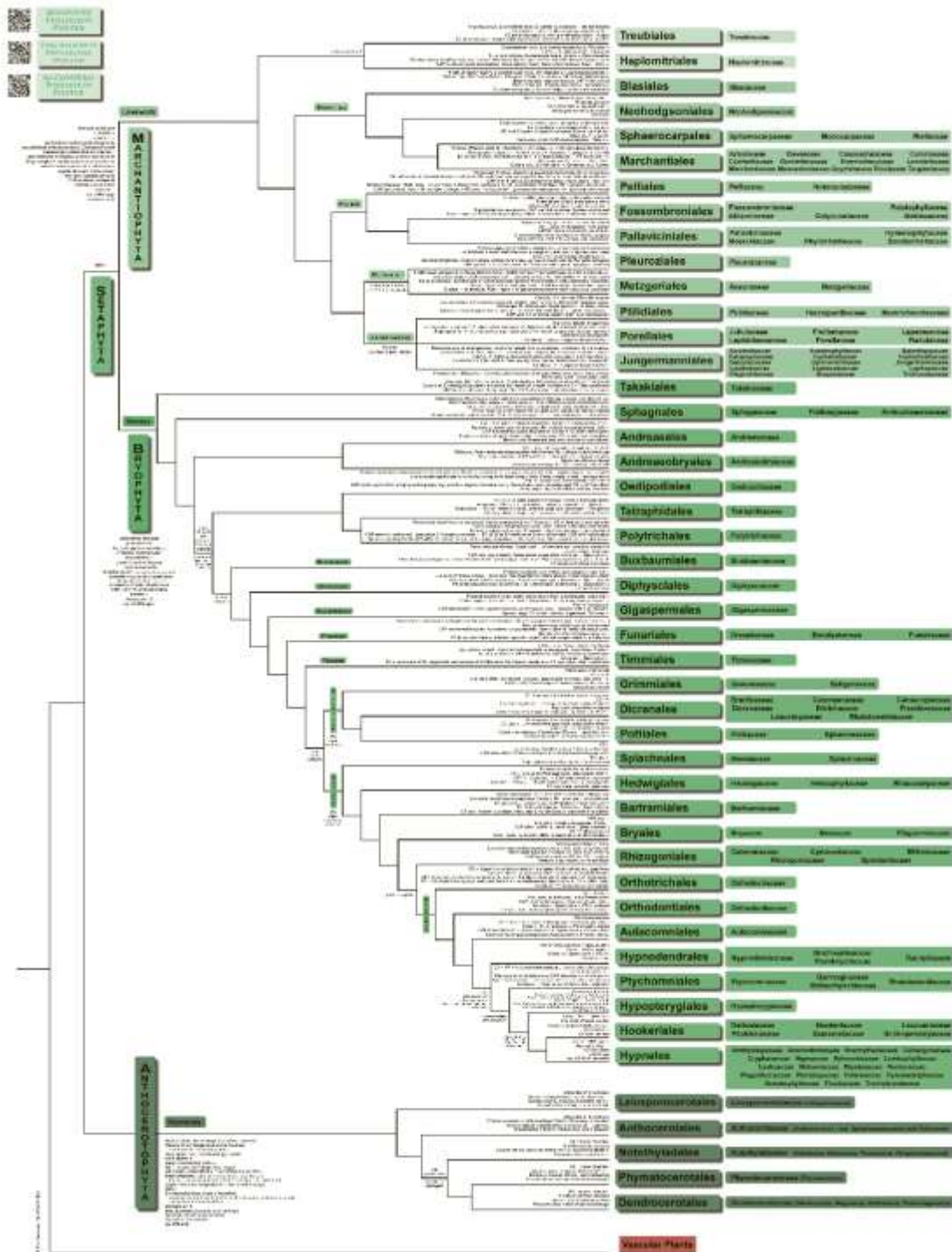
***Anthocerotophyta* ~ 300 видов**

***Marchantiophyta* ~ 8 500 видов**

***Bryophyta* – 14 500 - 18 000 видов**



Вероятная филогения мохообразных по результатам анализа mtDNA, cpDNA и rDNA





Моховая тундра на Шпицбергене

# Бор зеленомошник на гранитах







*Polytrichum sp.*



*Morychus spp.*



*Symplocaria sp.*



*Byrrhus sp.*

# Мохоядные жуки

**Имеют слоевищную (талломную) и  
листочекную организацию тела.**

**Листочекная организация  
возникла независимо в разных  
группах.**

**Лист – филлидий**

**Стебель – каулидии**

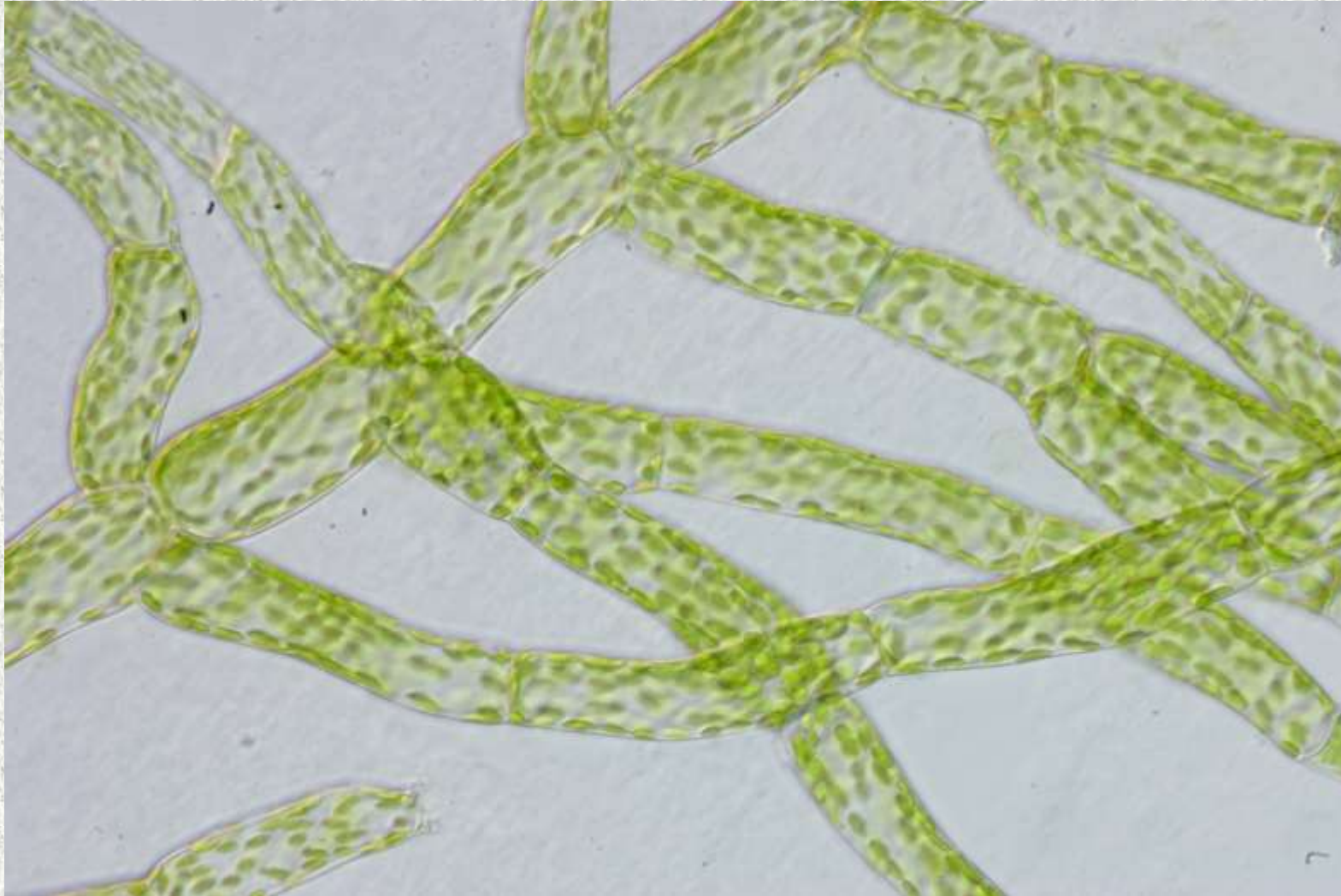
*Гаметофит выполняет основные вегетативные функции.*

*Спорофит ограничен спорообразованием.*

*Развитие спорофита как самостоятельного организма не происходит.*

***Моховидные бывают  
однодомными,  
двудомными и  
многодомными.***

*Протонема (предросток) – «юношеская»  
стадия развития гаметофита*





# Отдел *Anthocerotophyta*



*Anthoceros sp.*

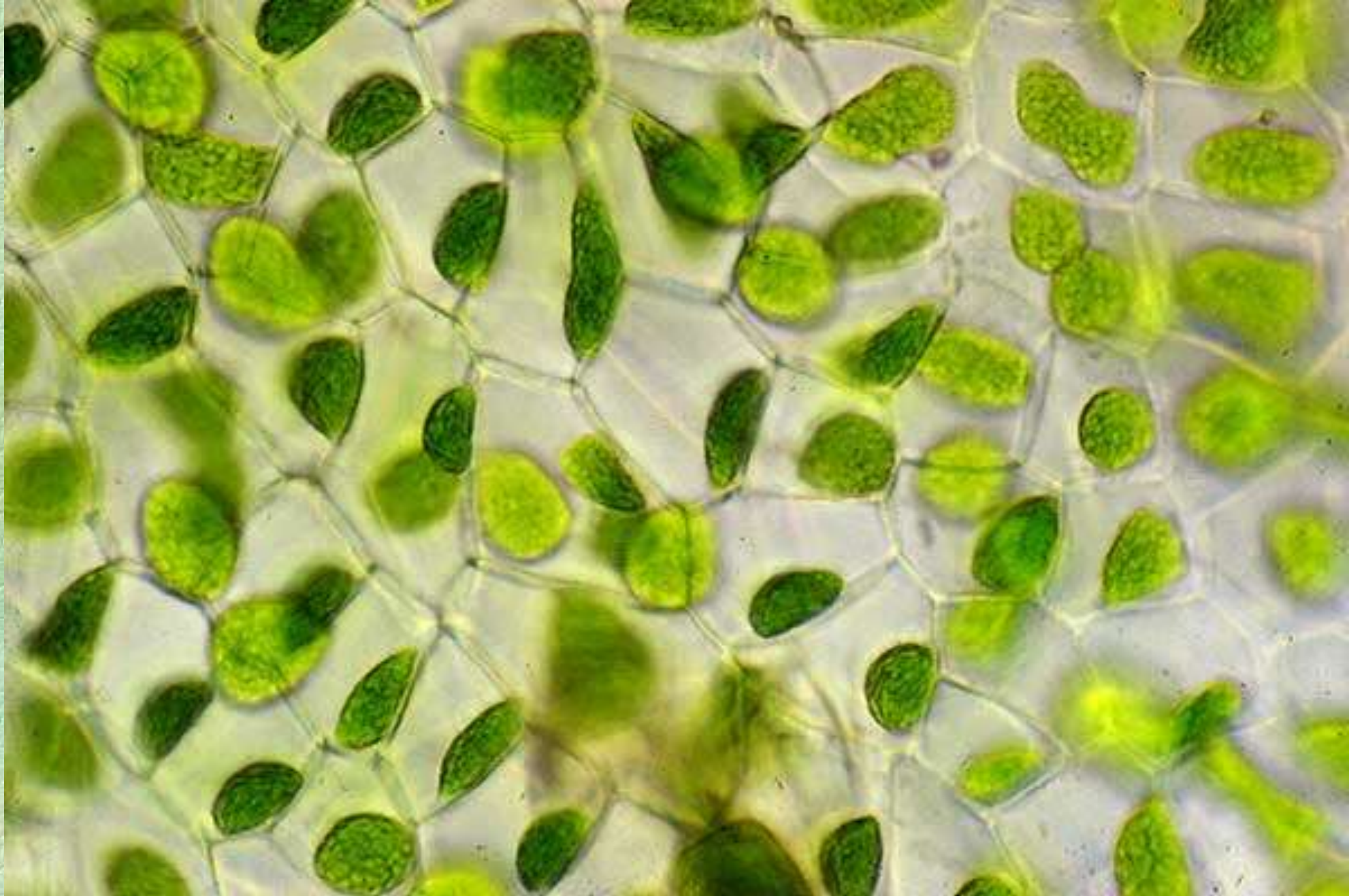


*Dendroceros sp.*

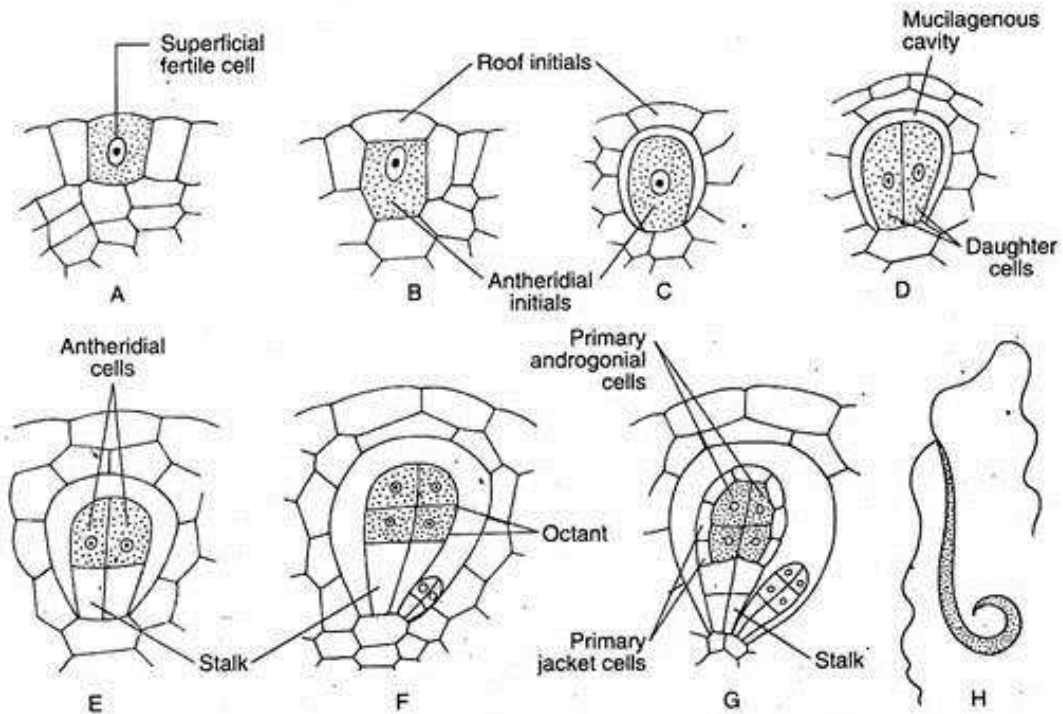
Слоевище *Anthoceros* sp.



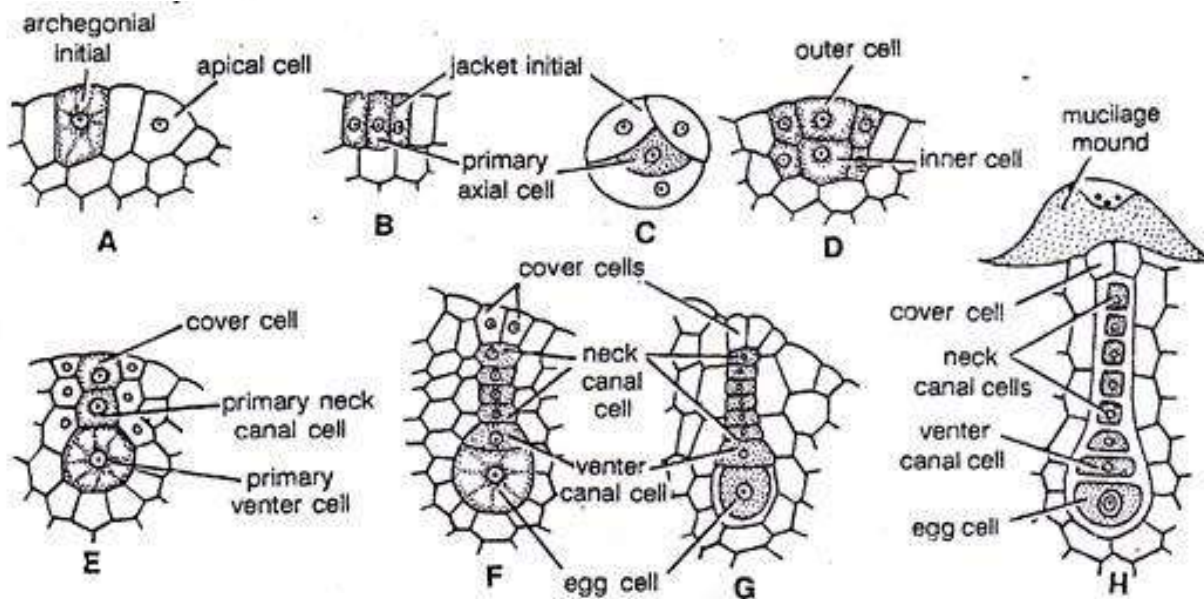
ризоиды



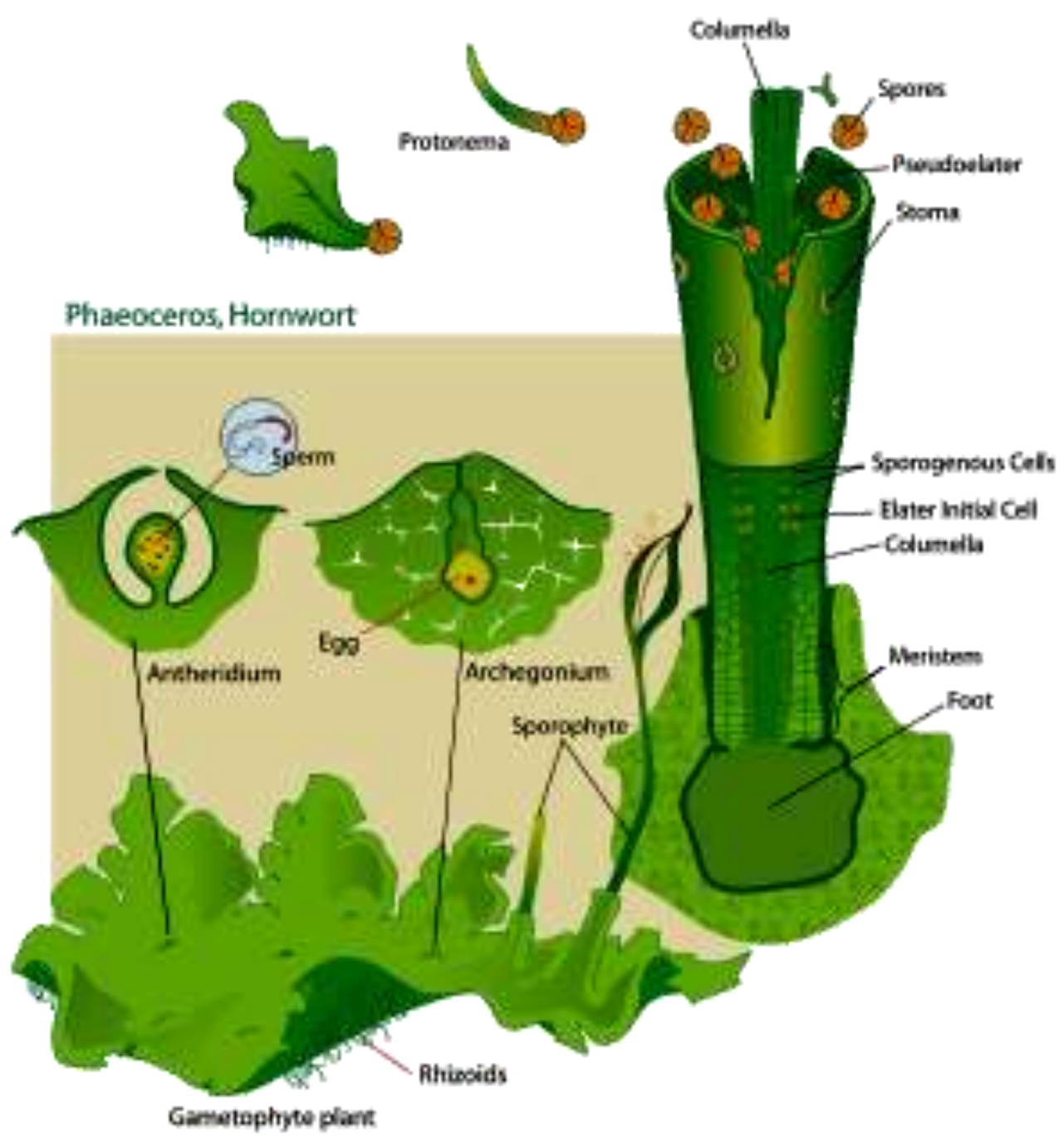
Клетки *Anthoceros sp.*



*Anthoceros* : A-G. Stages of development of antheridium; H. A sperm



*Anthoceros*. Development of archegonium. (A-H).





*Notothylas orbicularis*

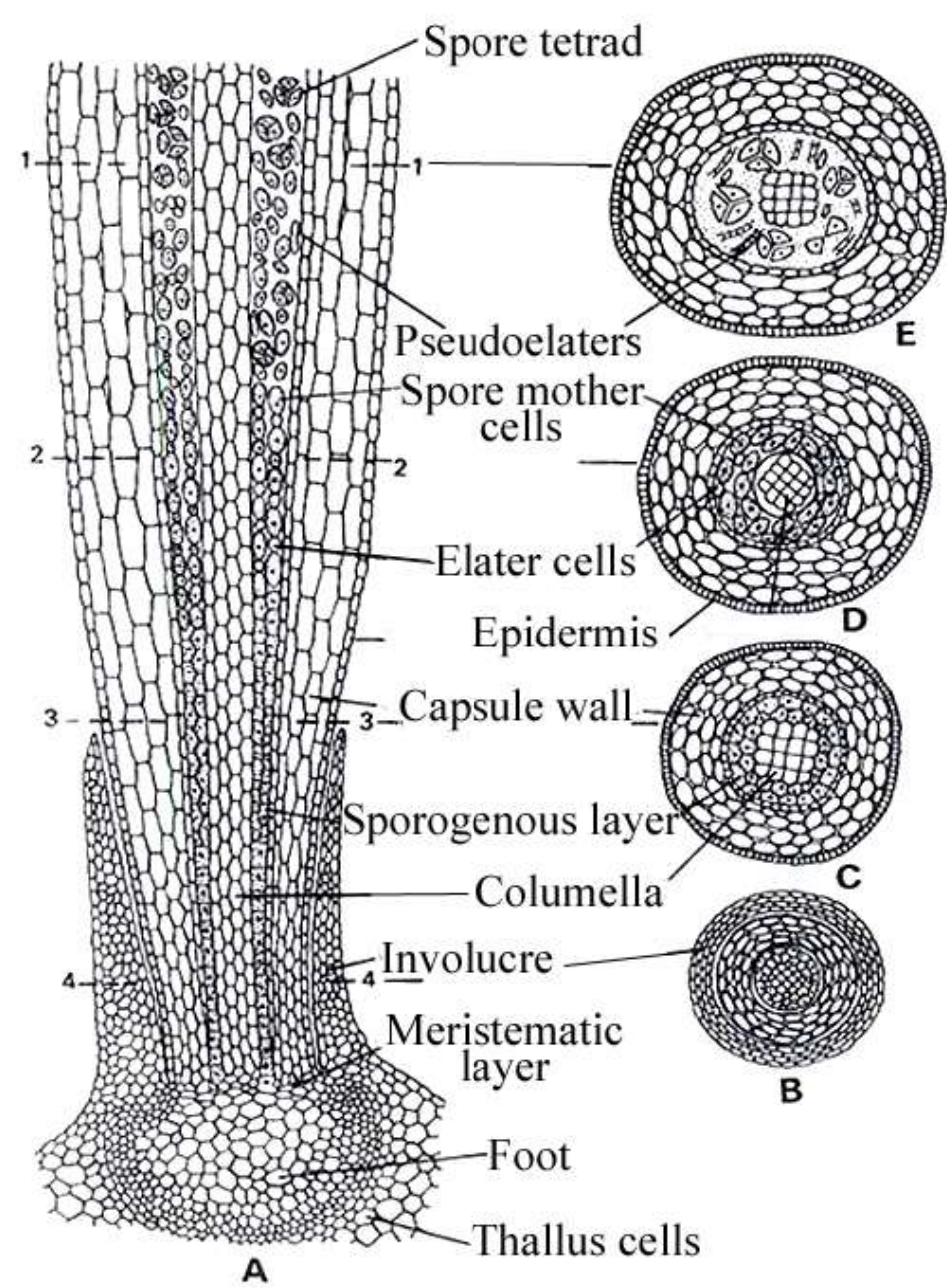
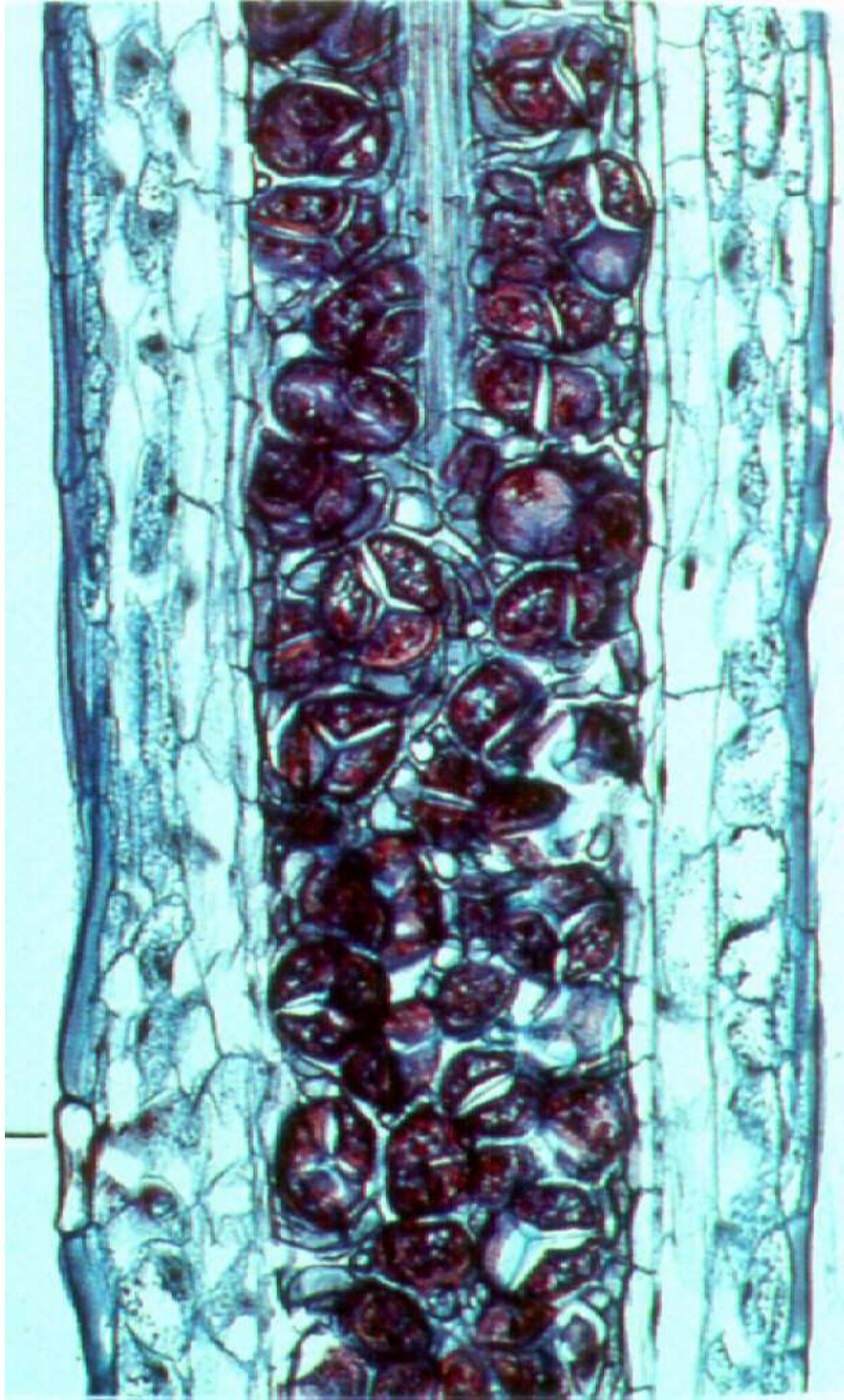


Спорогоний с вагинулой





устье



*Anthoceros*. (A) LS of sporangium; (B-E) Cross section of sporophyte



Споры (n) и псевдоэлатеры (2n)  
*Phaeoceros pearsonii*

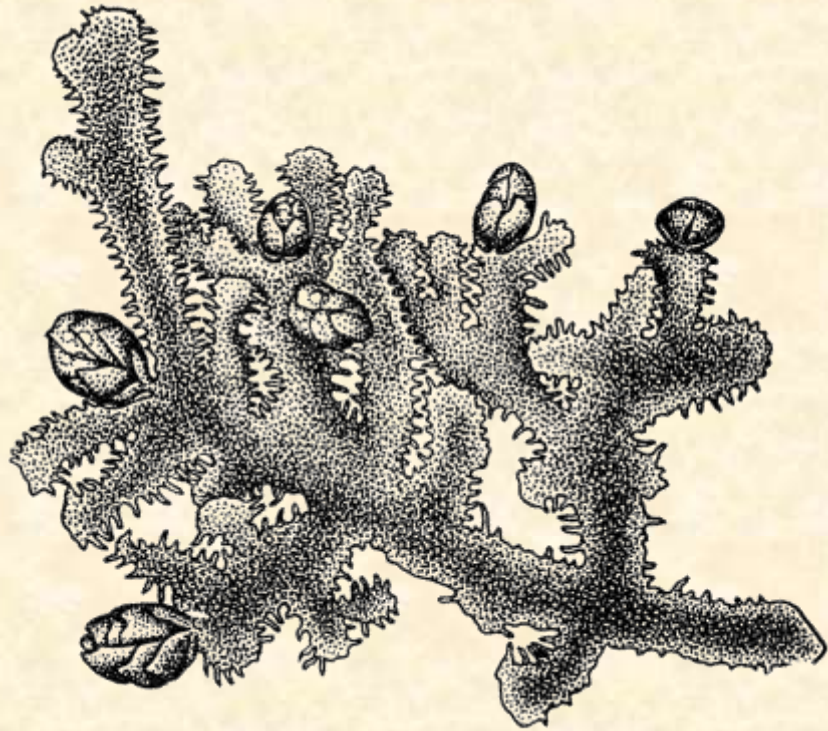
100  $\mu\text{m}$

*Anthoceros* sp.

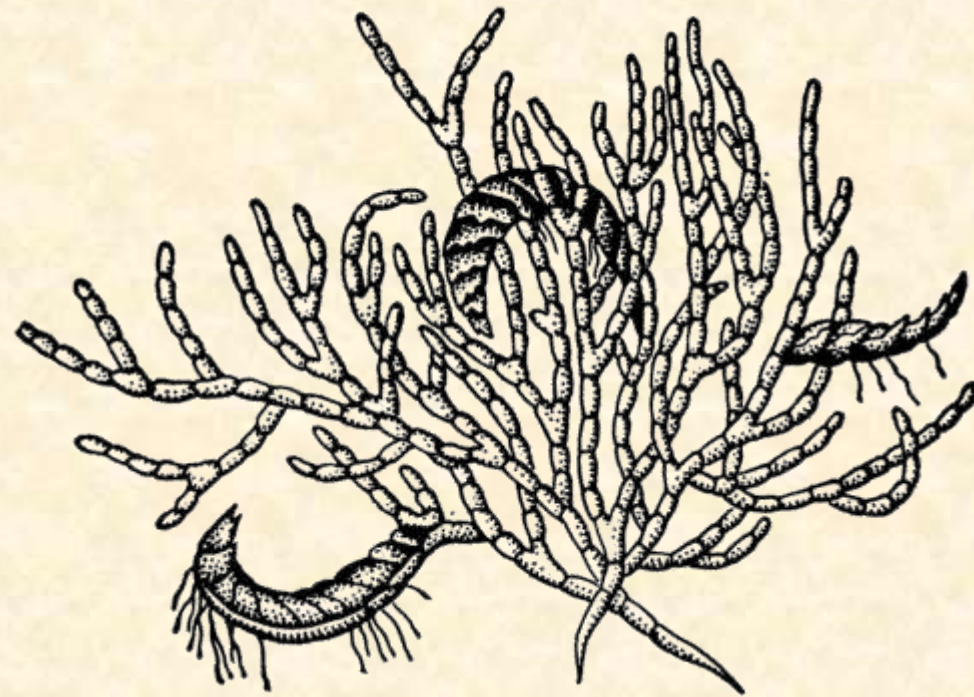


**Отдел *Marchantiophyta***  
**(*Hepaticophyta*)**

Формы с постоянной  
протонемой



*Metzgeriopsis sp.*



*Protocephalozia sp.*

# **Слоевидные формы гаметофита**



*Symphyogyna circinata*

*Pallavicinia subciliata*





*Conocephalum conicum*





*Moerckia blyttii*

*Riccia minima*



*Riccia cavernosa*



*Riccia fluitans*

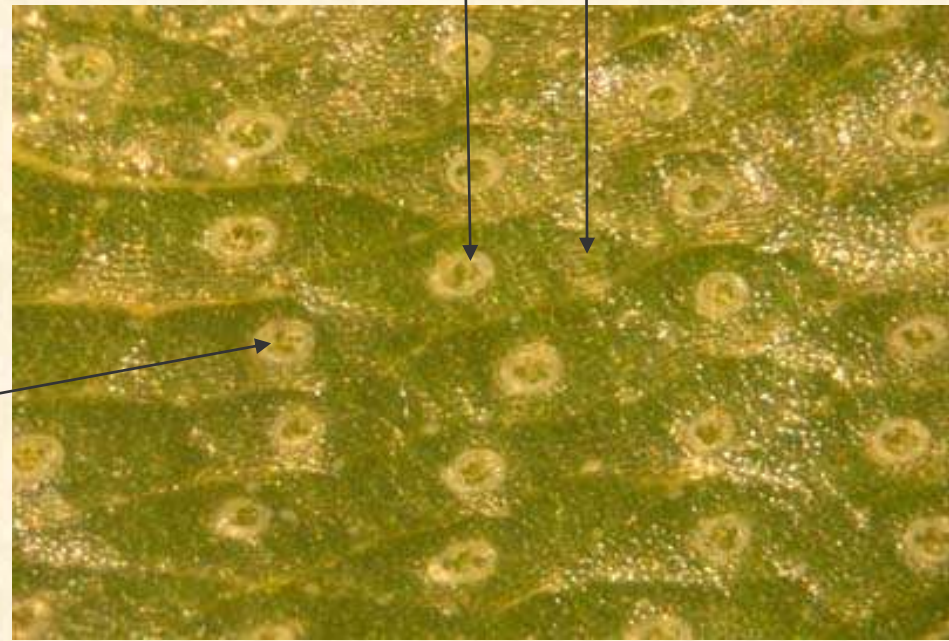


*Marchantia polymorpha*





апикальная меристема  
срединное ребро



воздухоносная камера  
устьице

*Marchantia polymorpha*



# «Светящийся печеночник» *Syathodium* sp.

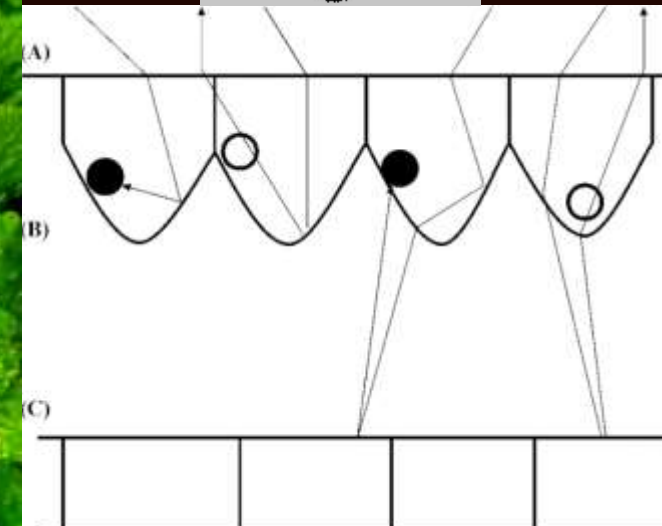
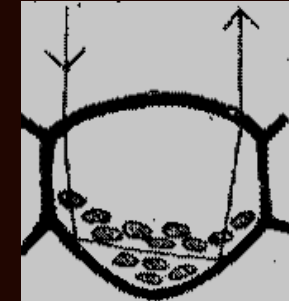
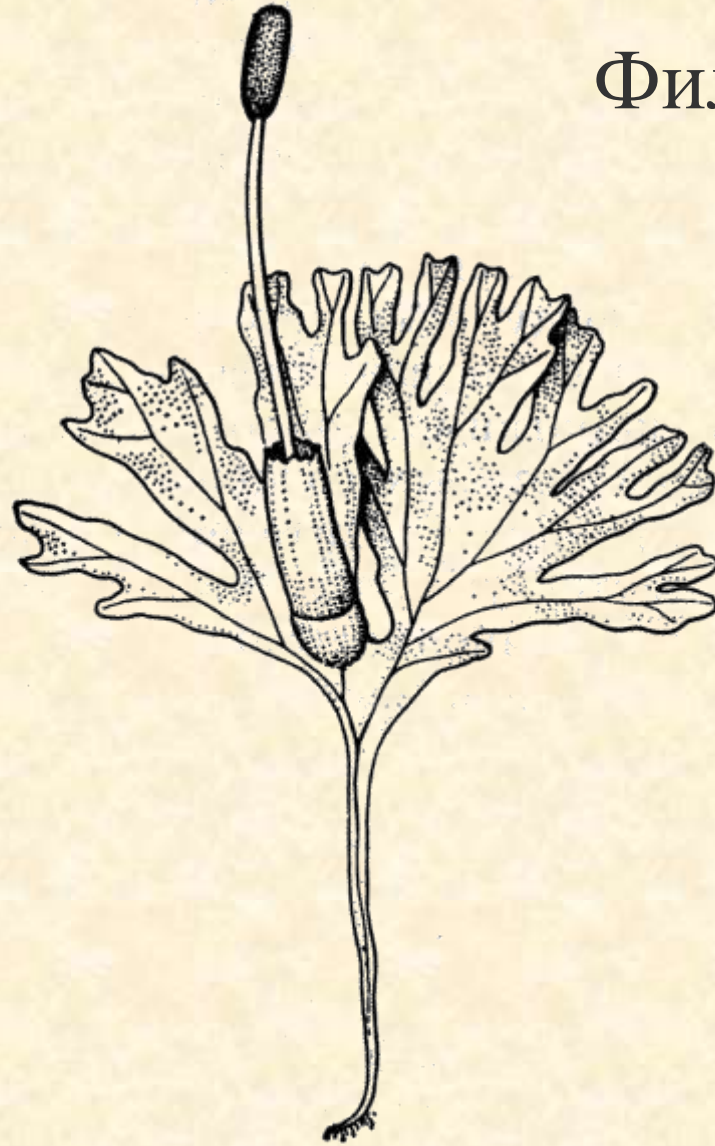


Схема прохождения света в талломе *Syathodium* sp.  
А – поверхность таллома,  
В – наружные клетки таллома и межклетники,  
С – нижние клетки таллома.  
Чёрные и белые кружки – хлоропласты.

Свет, отражённый наружу, обогащён зелёными волнами и воспринимается как зелёное свечение.

Филломорфный таллом



*Hymenophyllum sp.*

# **Листостебельные формы гаметофита**



*Haplomitrium mnioides*

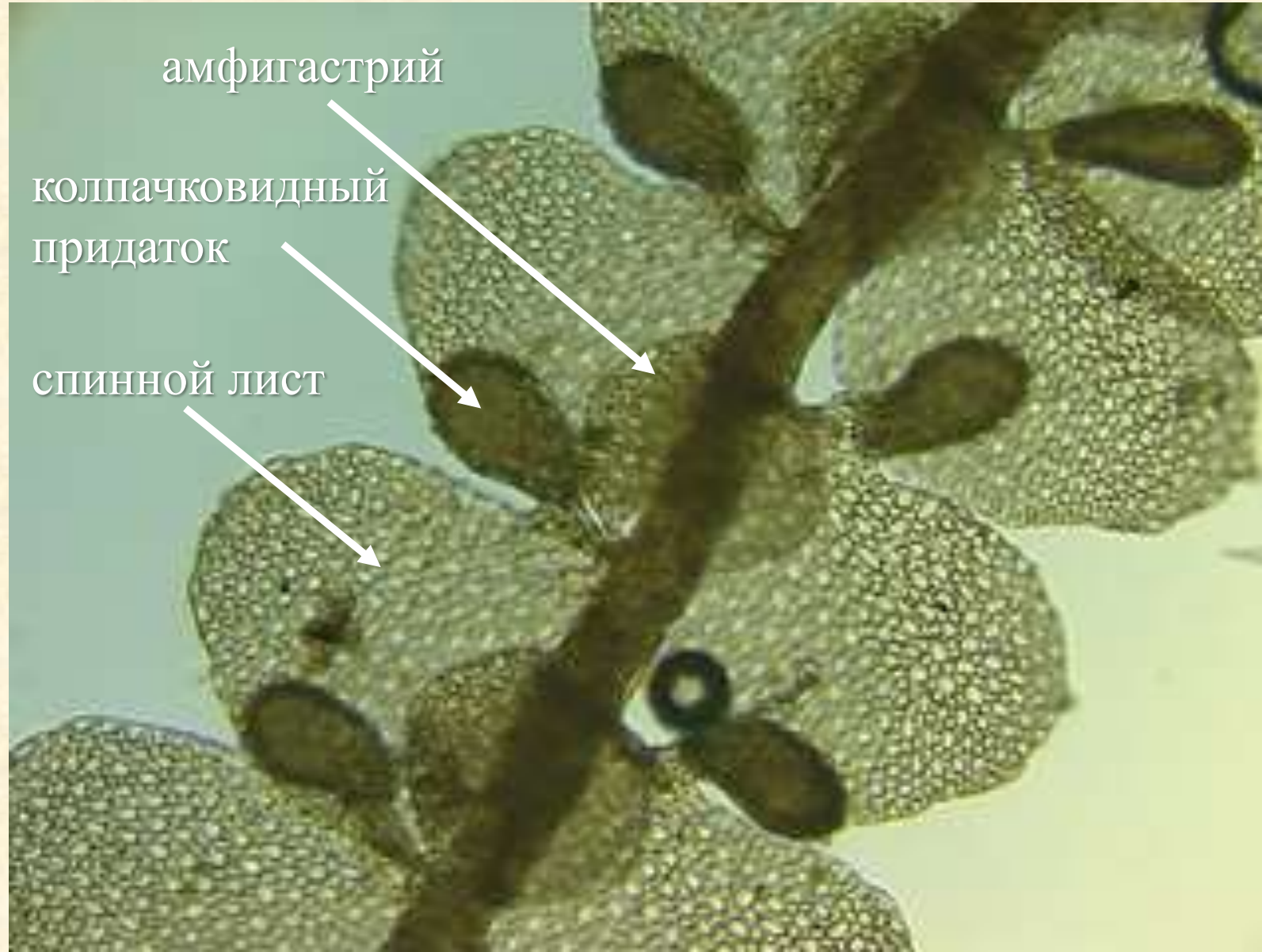
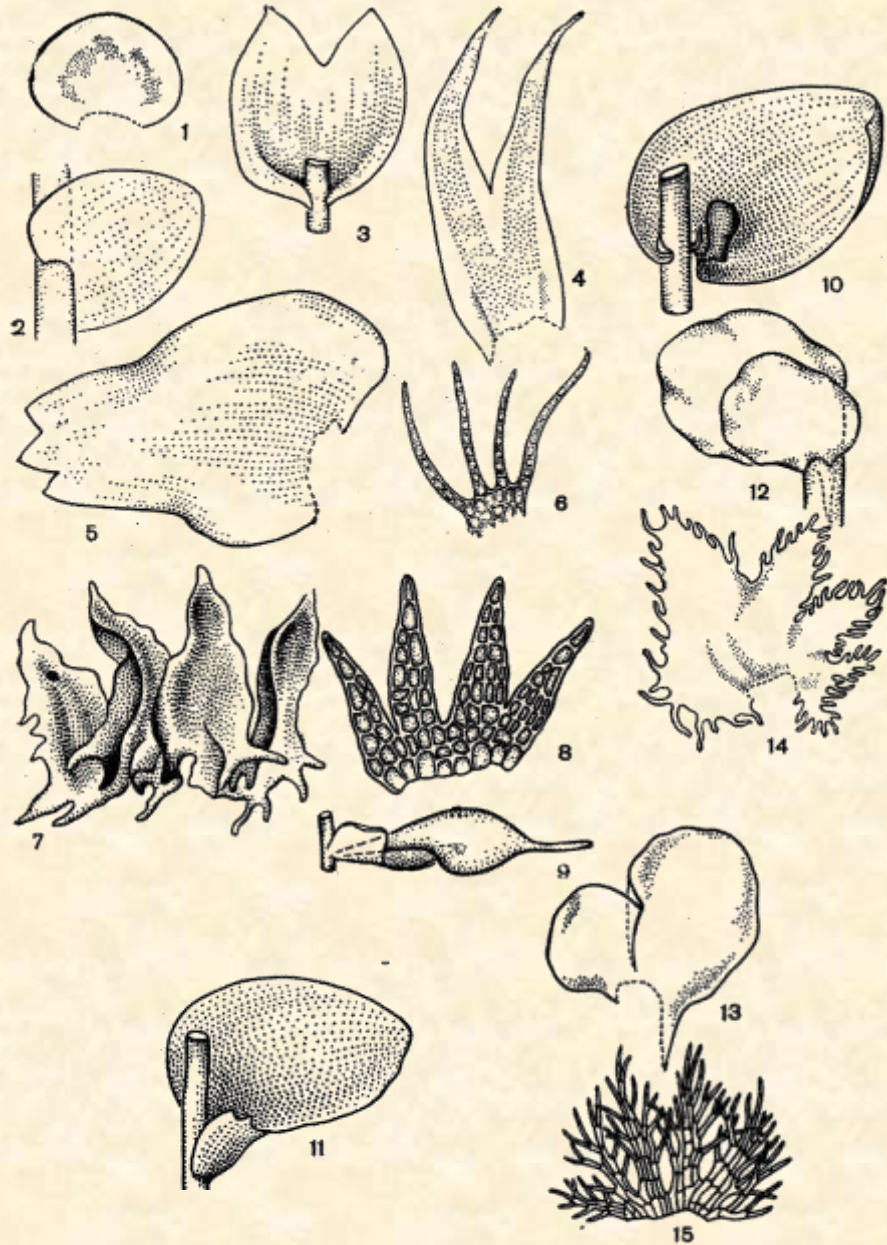


*Филлидии могут быть двух типов:*

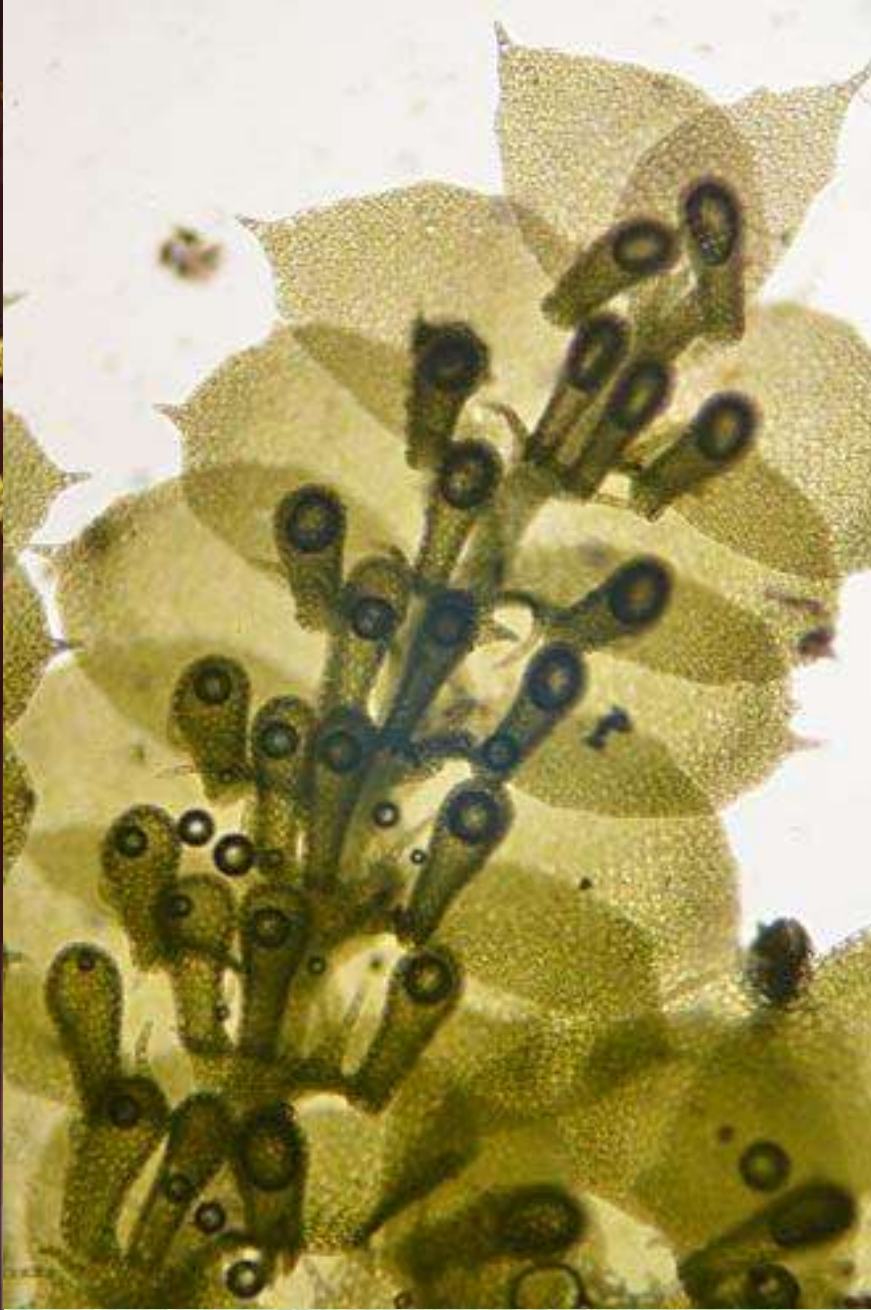
*спинные (боковые)*

*брюшные (амфигастрии)*

# «Листья» (филлидии) юнгерманиевых



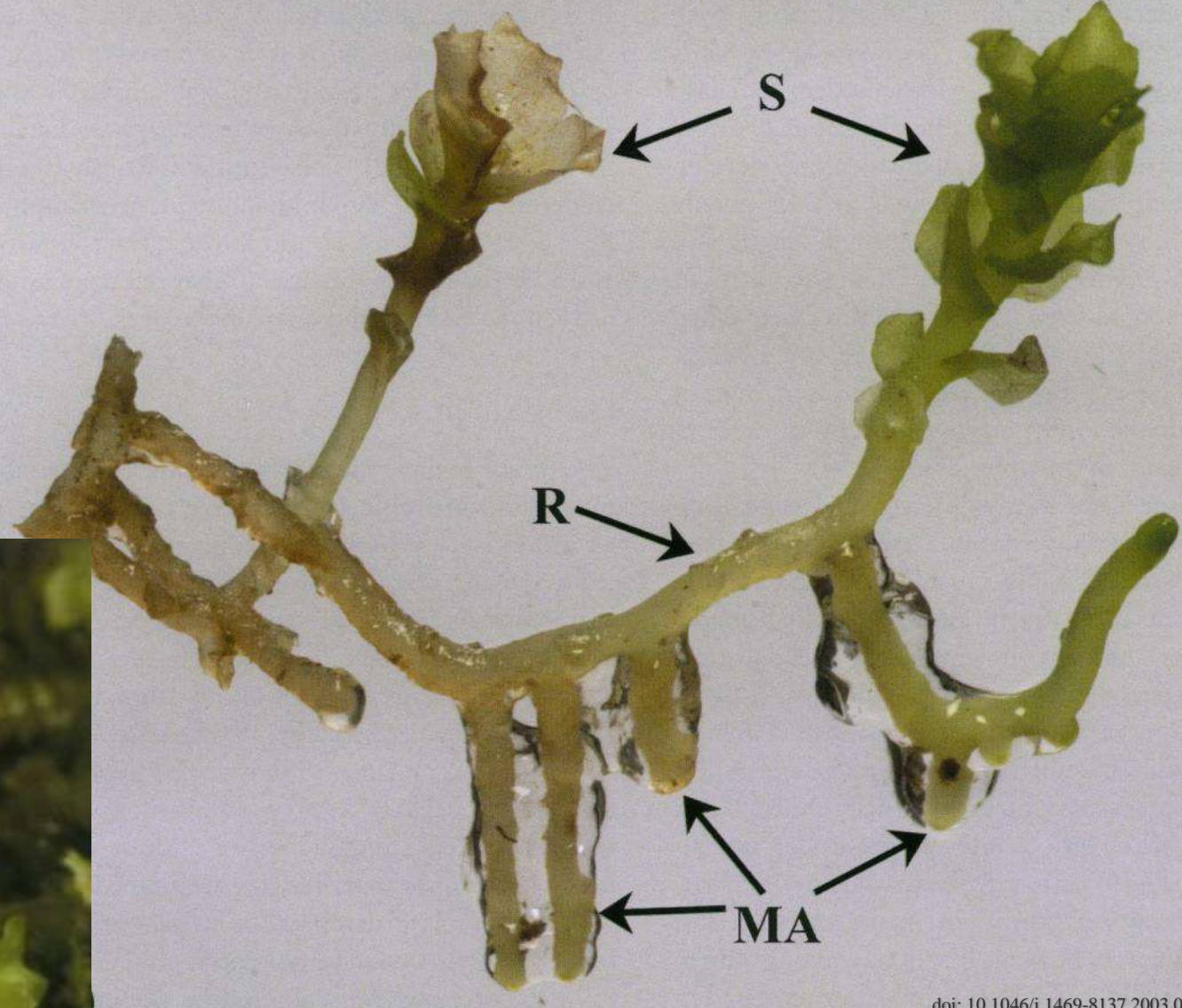
*Frullania intermedia*



*Lepidolaena sp.*

**У некоторых представителей  
образуются подземные оси,  
напоминающие корни с микоризой**

*Haplomitrium gibbsia*



doi: 10.1046/j.1469-8137.2003.00849.x

S – надземные побеги

R – ризомоид («корневище»)

MA – ризоморфы («корни») – оси с везикулярно-арбускулярной микорризой

# **Вегетативное размножение**



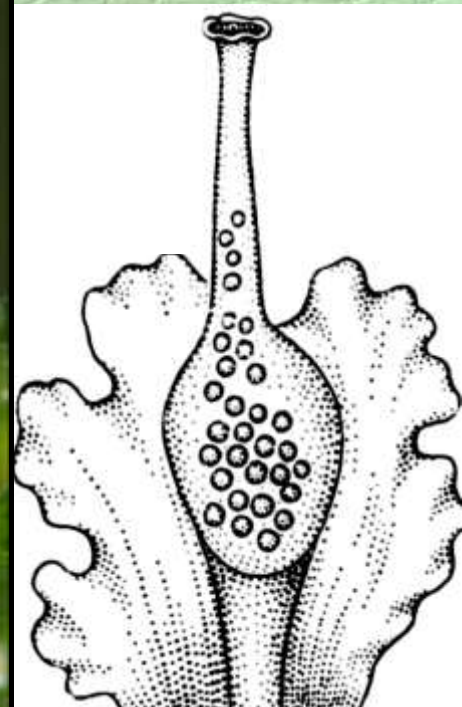
*Marchantia polymorpha*



*Lunularia cruciata*



Выводковые тельца



Выводковые тельца *Blasia pusilla*





Выводковые почки *Riccardia* sp.



Выводковые веточки слоевища *Pellia endiviifolia*

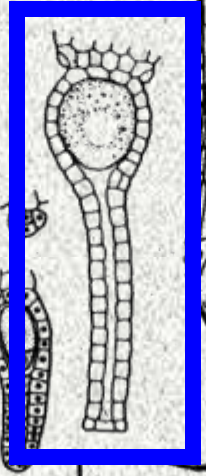
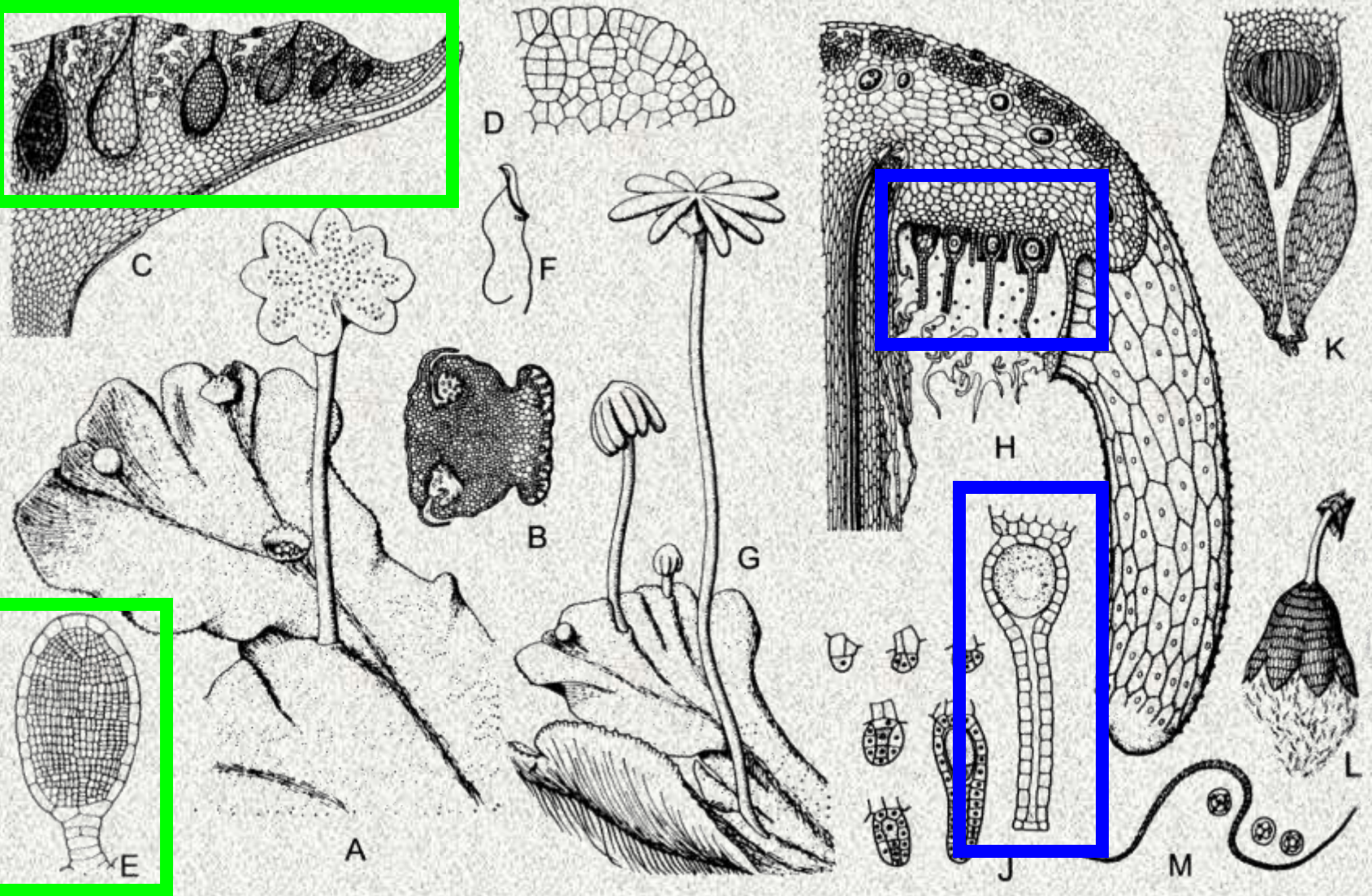
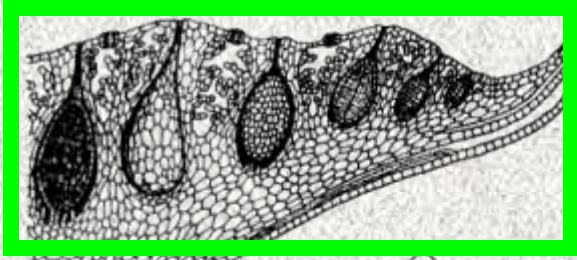


*Plagiochila circinalis*



5 mm

# **Половое воспроизведение**



**Псевдопериантй –  
вырост таллома,  
окружающий архегоний**



Женская подставка  
маршанции с перихецием

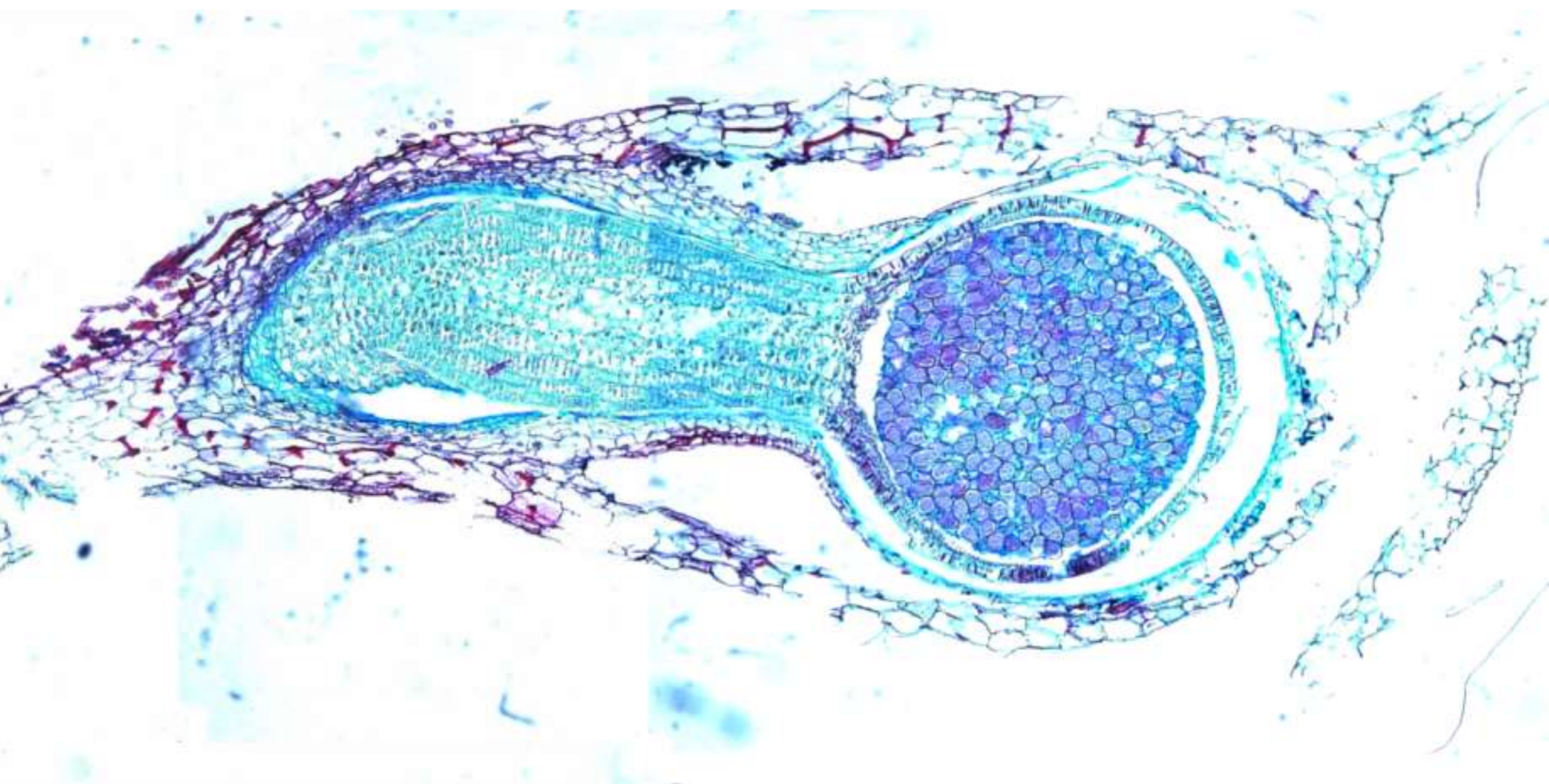
**Периантий – видоизменённые, сросшиеся  
филлидии, окружающие архегоний.**



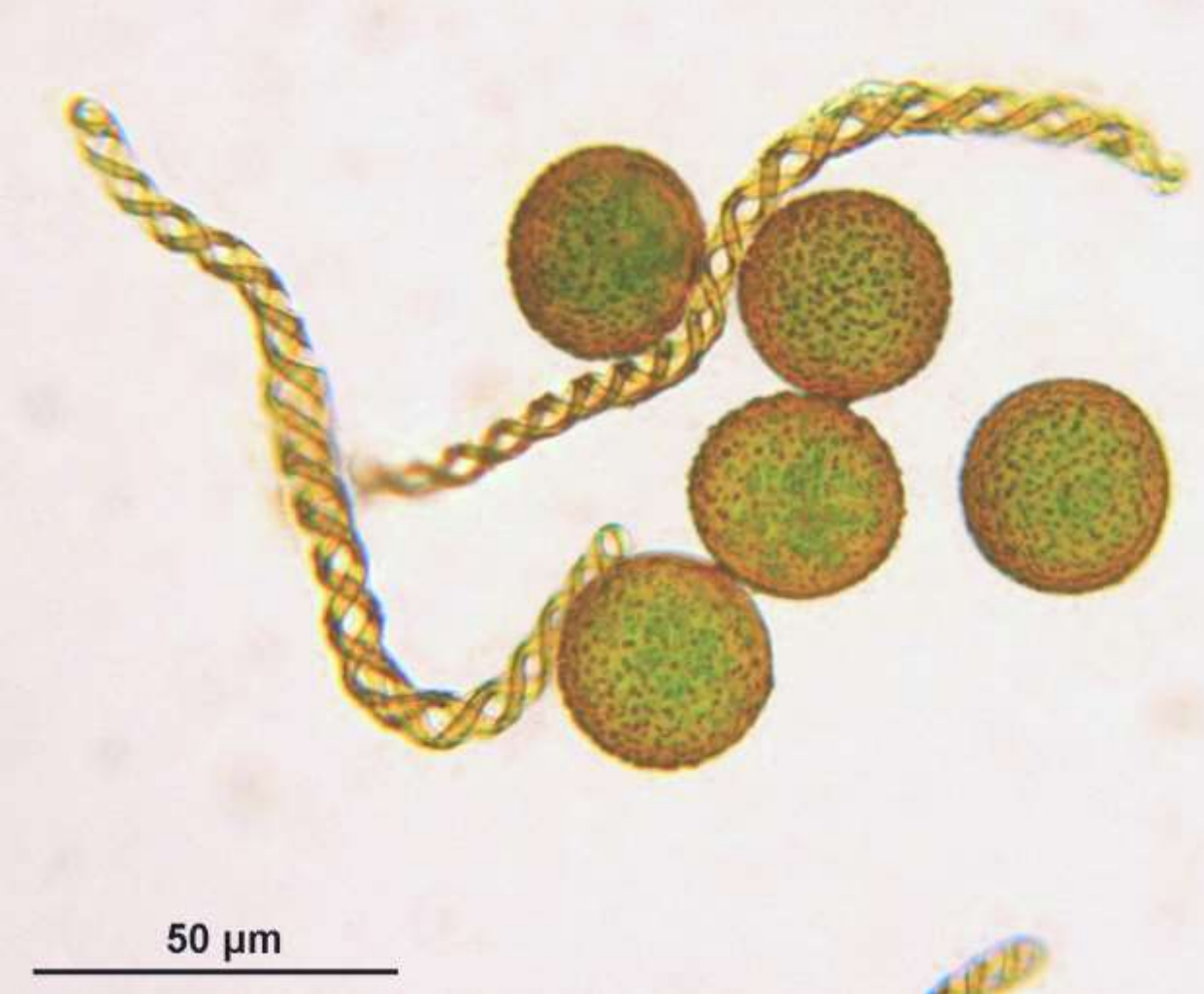


*Scapania simmonsii*

Периантии юнгерманиевых

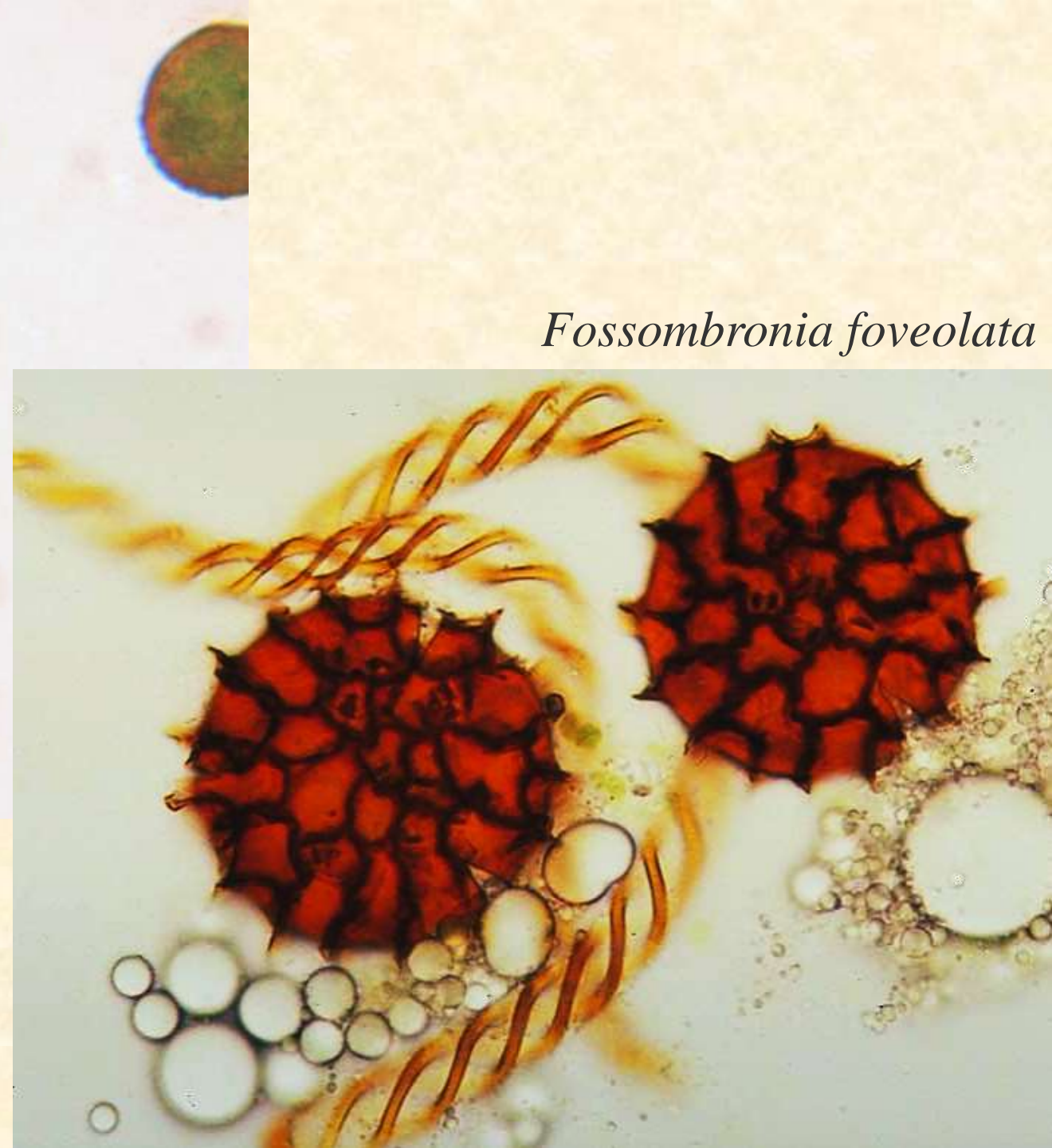


Спорогоний *Pellia neesiana* (Gott.) Limpr.

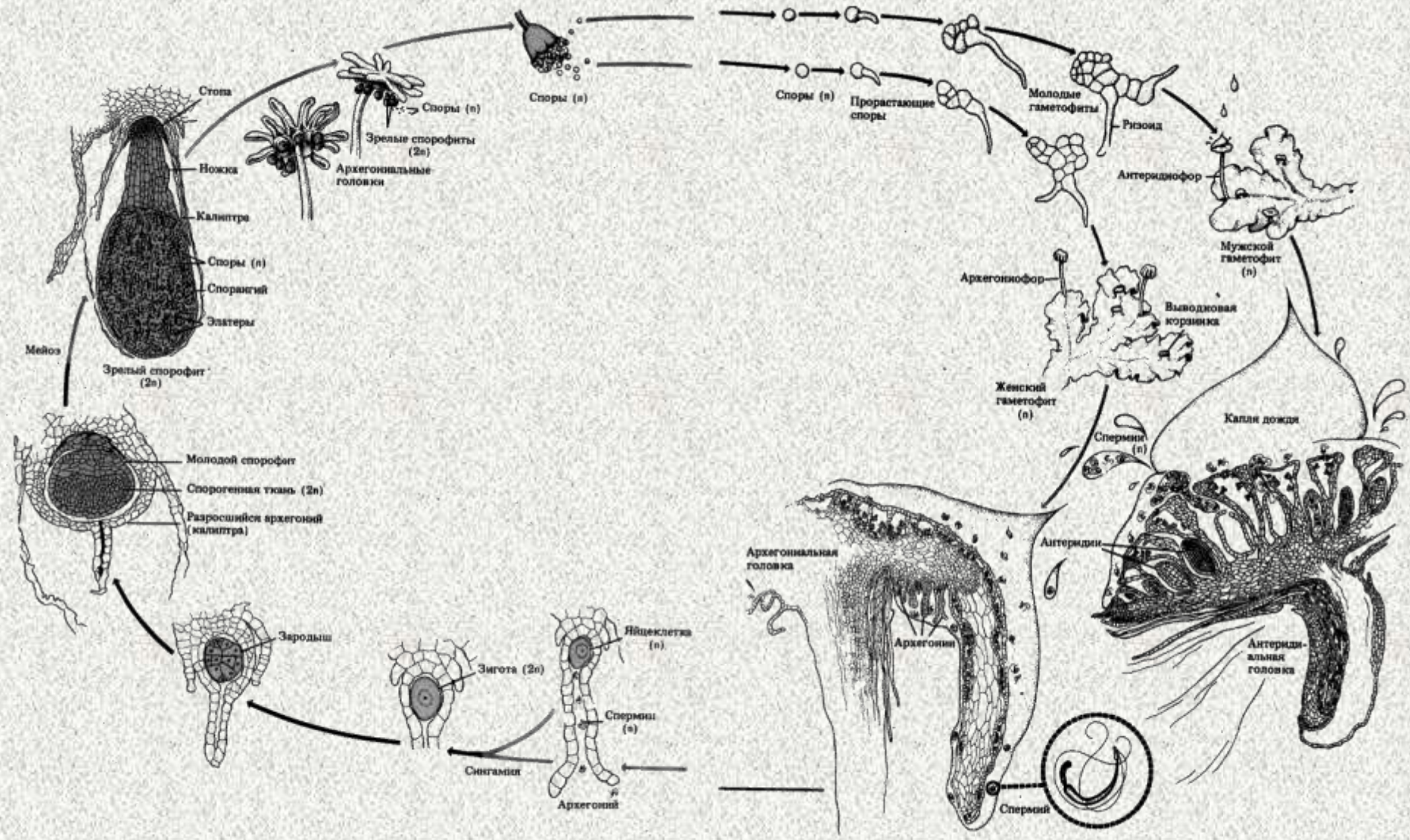


*Ptilidium sp.*

Споры (n) и элатеры (2n)



*Fossombronia foveolata*



Цикл маршанции

# Класс *Harplomitriopsida*

- листостебельные формы с мономорфными ризоидами, либо с ризомоидами и ризоморфами
- в апикальной меристеме тетраэдрическая инициаль
- ранние стадии архегония полностью сходны с ранними стадиями развития антеридия
- однослойная стенка коробочки

# Класс *Marshantiopsida*

- слоевищные формы, с амфигастриями и диморфными ризоидами
- в апикальной меристеме клиновидная инициаль с 4 гранями в основании
- архегоний ни на одной стадии развития не сходен с антеридием
- однослойная стенка коробочки

# Класс *Jungertaniopsida*

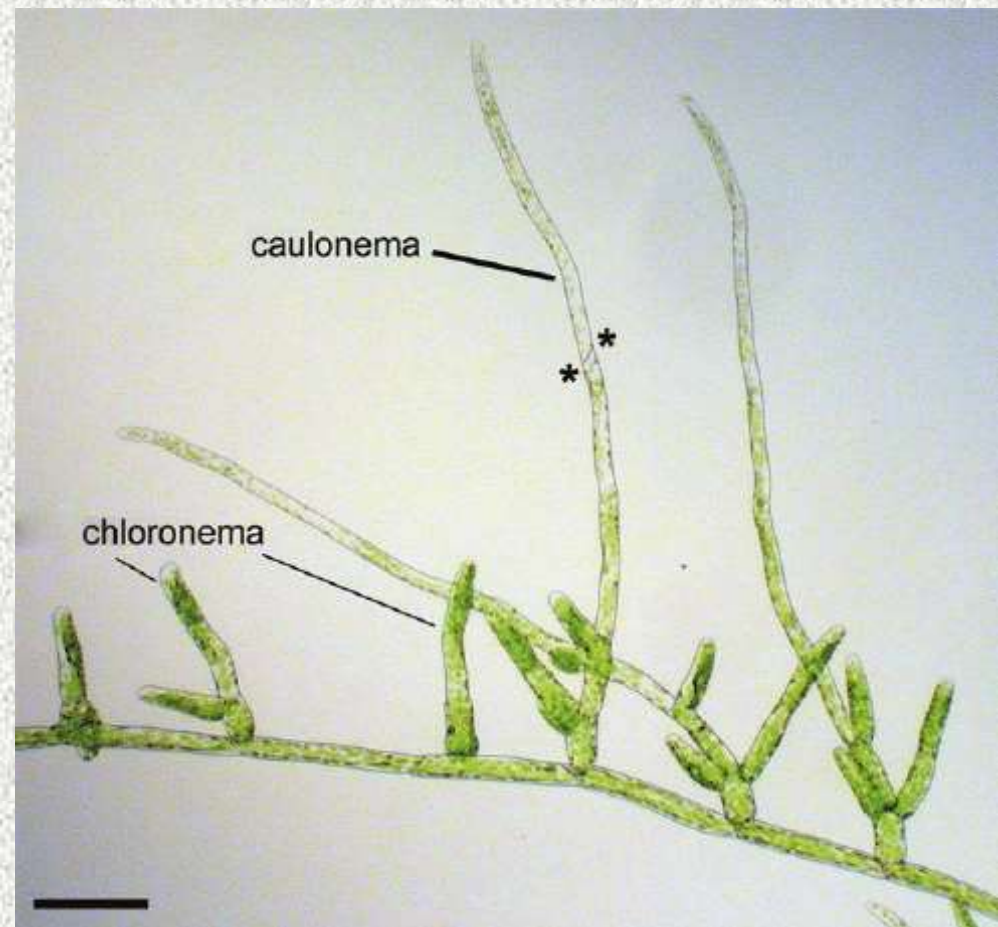
- слоевищные без амфигастриев или листостебельные формы, с мономорфными ризоидами
- в апикальной меристеме инициаль клиновидная, призматическая, линзовидная или тетраэдрическая
- архегоний ни на одной стадии развития не сходен с антеридием
- стенка коробочки 2-5-слойная

# *Отдел Bryophyta*





*Fontinalis antipyretica* (длина «побегов» до 60 см)

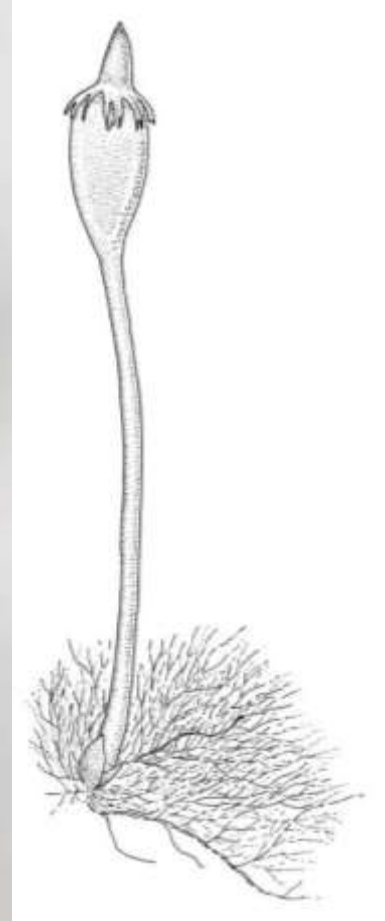
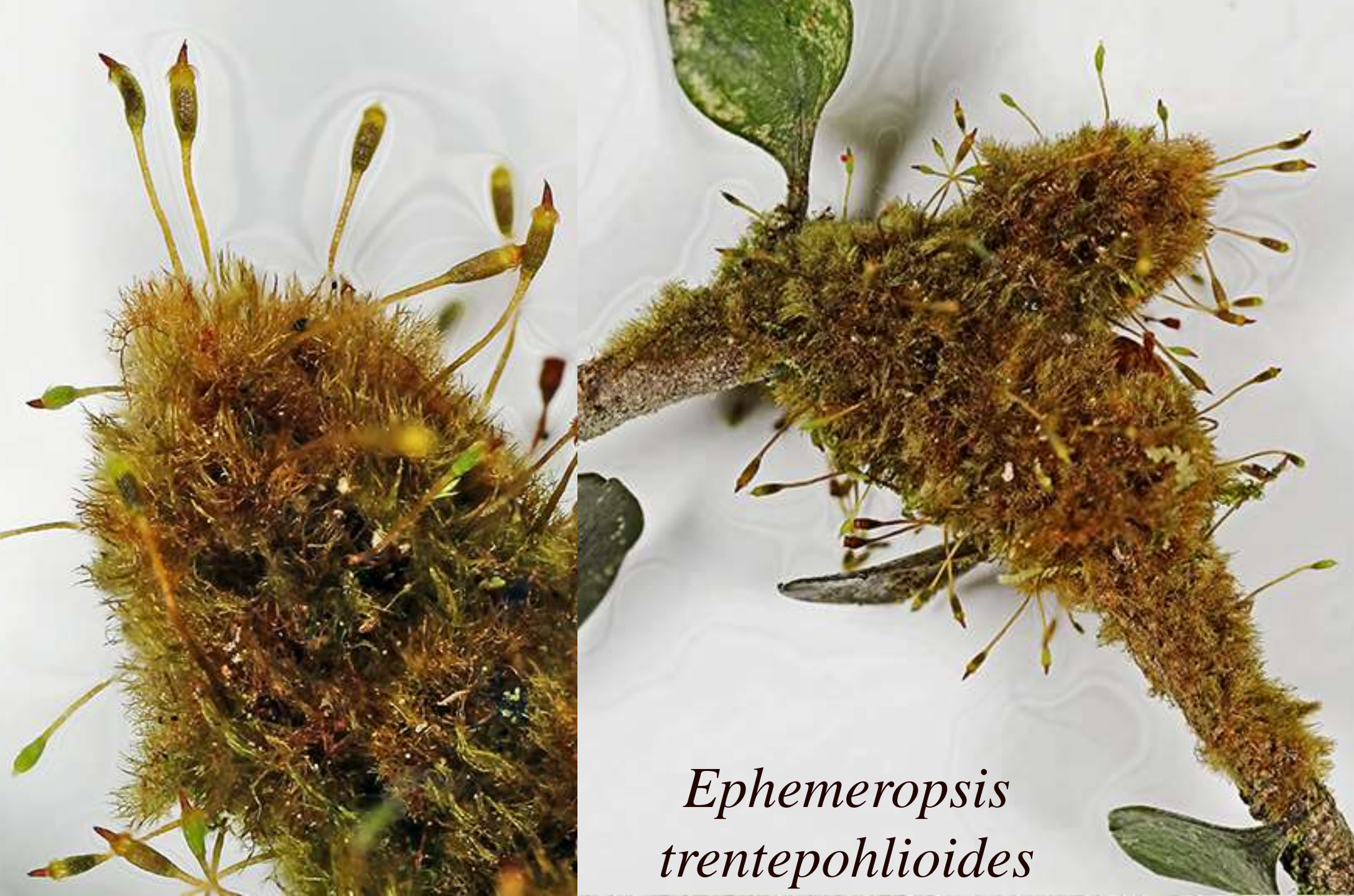


Протонема *Funaria hygrometrica*

**Существуют виды с  
постоянной протонемой**

*Acaulon muticum*





*Ephemeropsis  
trentepohlioides*



*Ephemenum minutissimum*

Половой диморфизм



Спорангиофор



*Vuxbaumia aphylla*



Светящаяся протонема *Schistostega pennata*



# *Отдел Bryophyta*

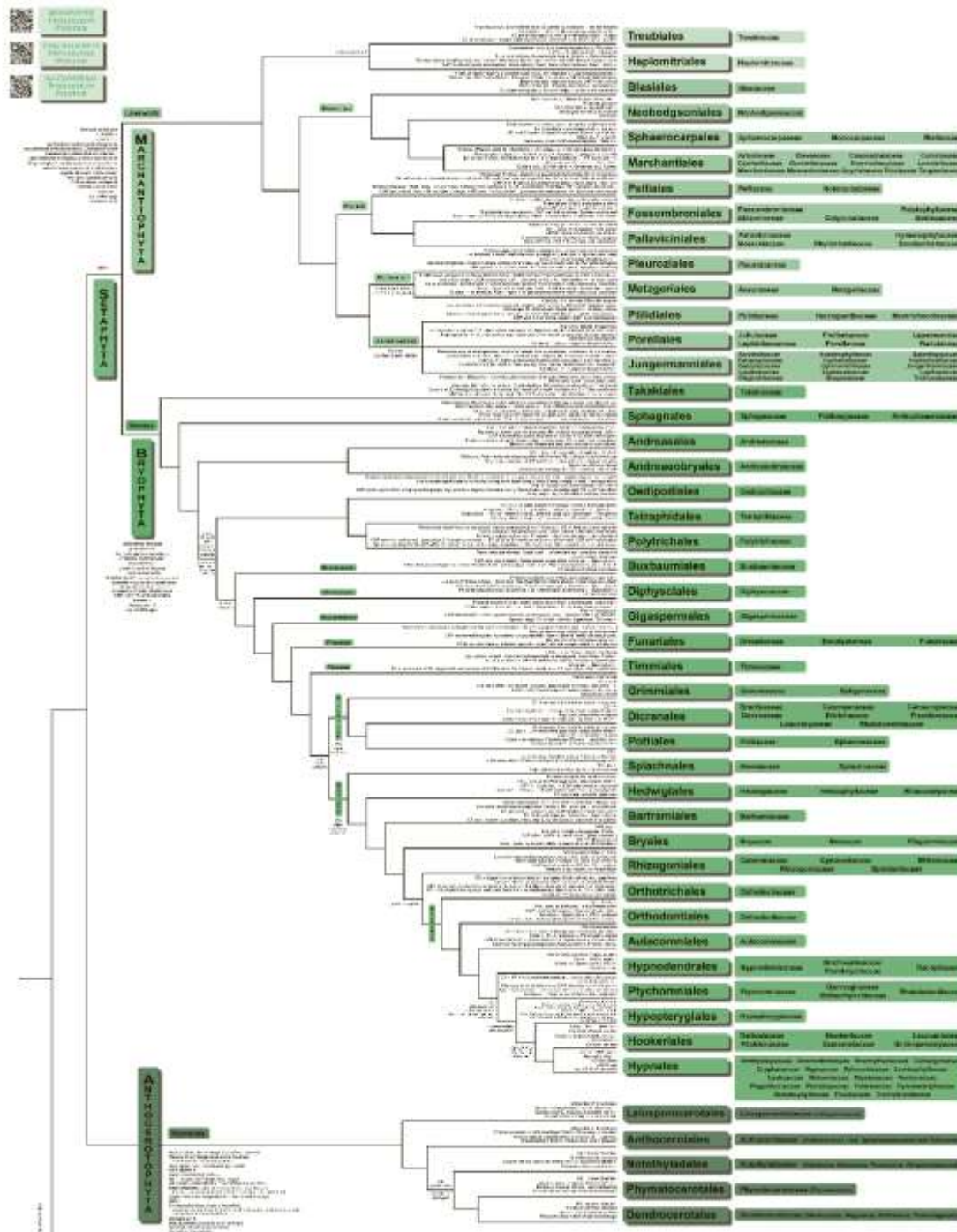
*Bryopsida (Musci) s.l.* (в современных системах принято делить на 4 класса: Oedipodiopsida, Polytrichopsida, Tetraphidopsida, Bryopsida s.str.)

*Sphagnopsida*

*Takakiopsida*

*Andreaeopsida*

*Andreaeobryopsida*



**Класс *Bryopsida***  
**(*Musci*) s.l.**



Верхоплодный мох *Polytrichum commune*

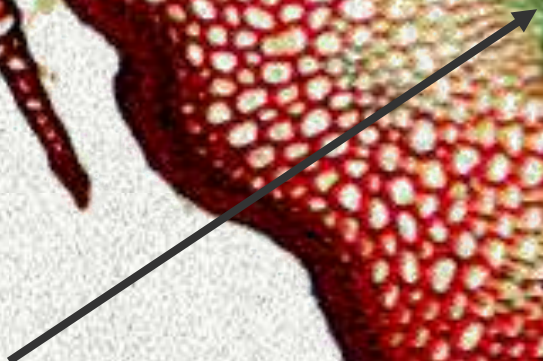


Бокоплодный мох *Calliergon cordifolium*

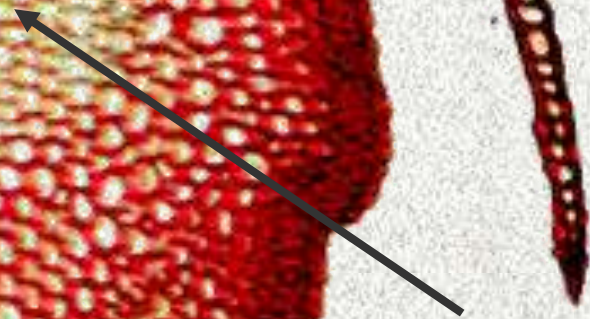
гидром



лептом



основная  
ткань

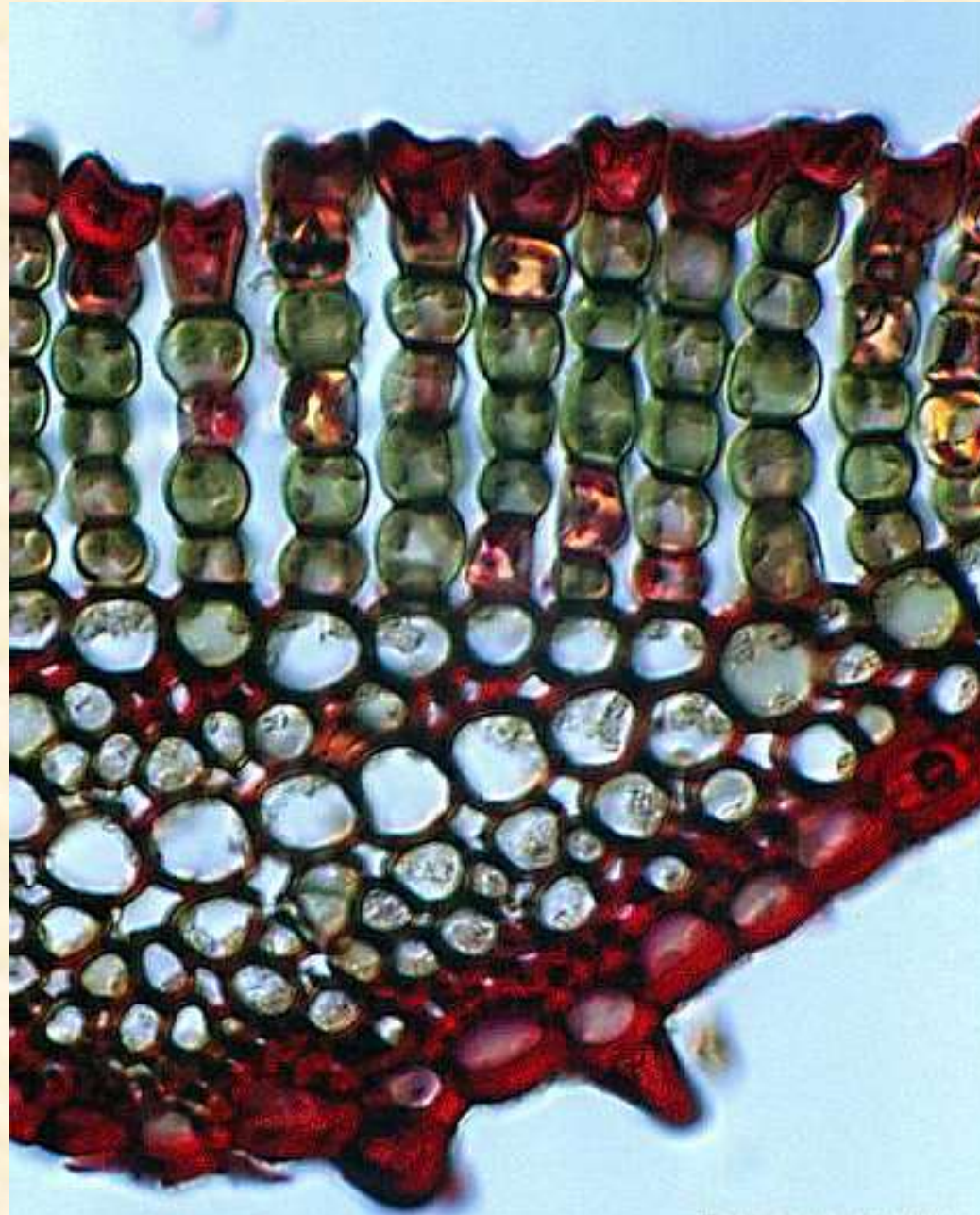
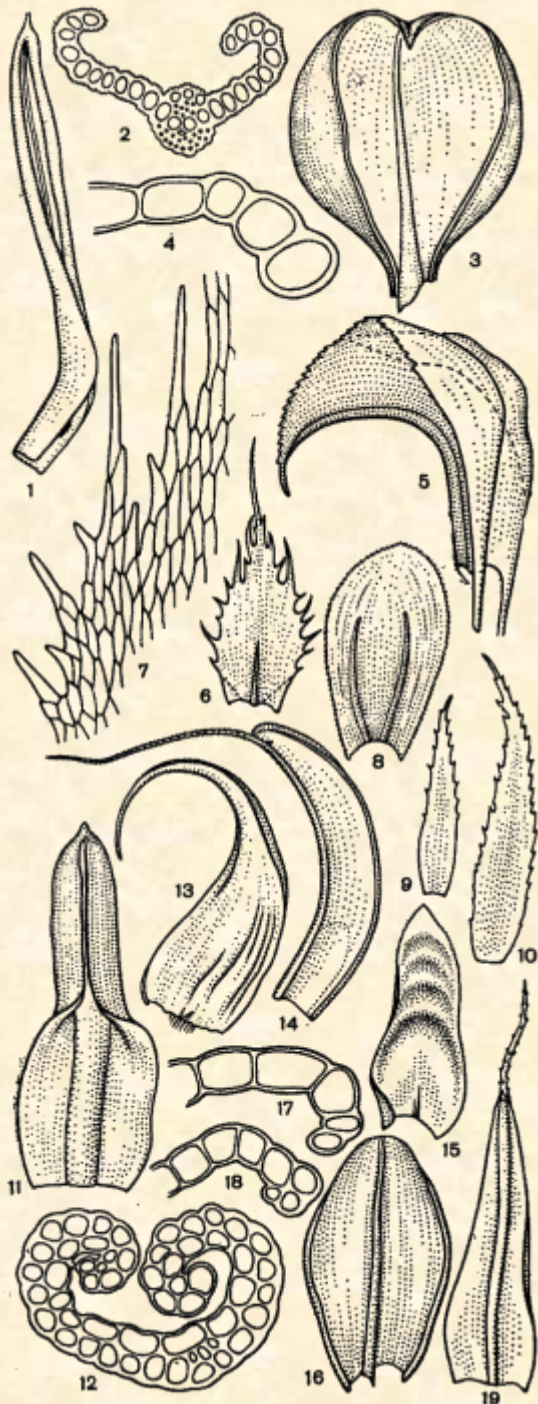


склеродерма  
из стереид



Стебель *Polytrichum sp.*

# «Листья» (филлидии) бриевых мхов



*Polytrichum sp.*

**Перихециальные листья –  
филлидии, окружающие архегонии.**

**Перигониальные листья –  
филлидии, окружающие антеридии.**



# **Вегетативное размножение**



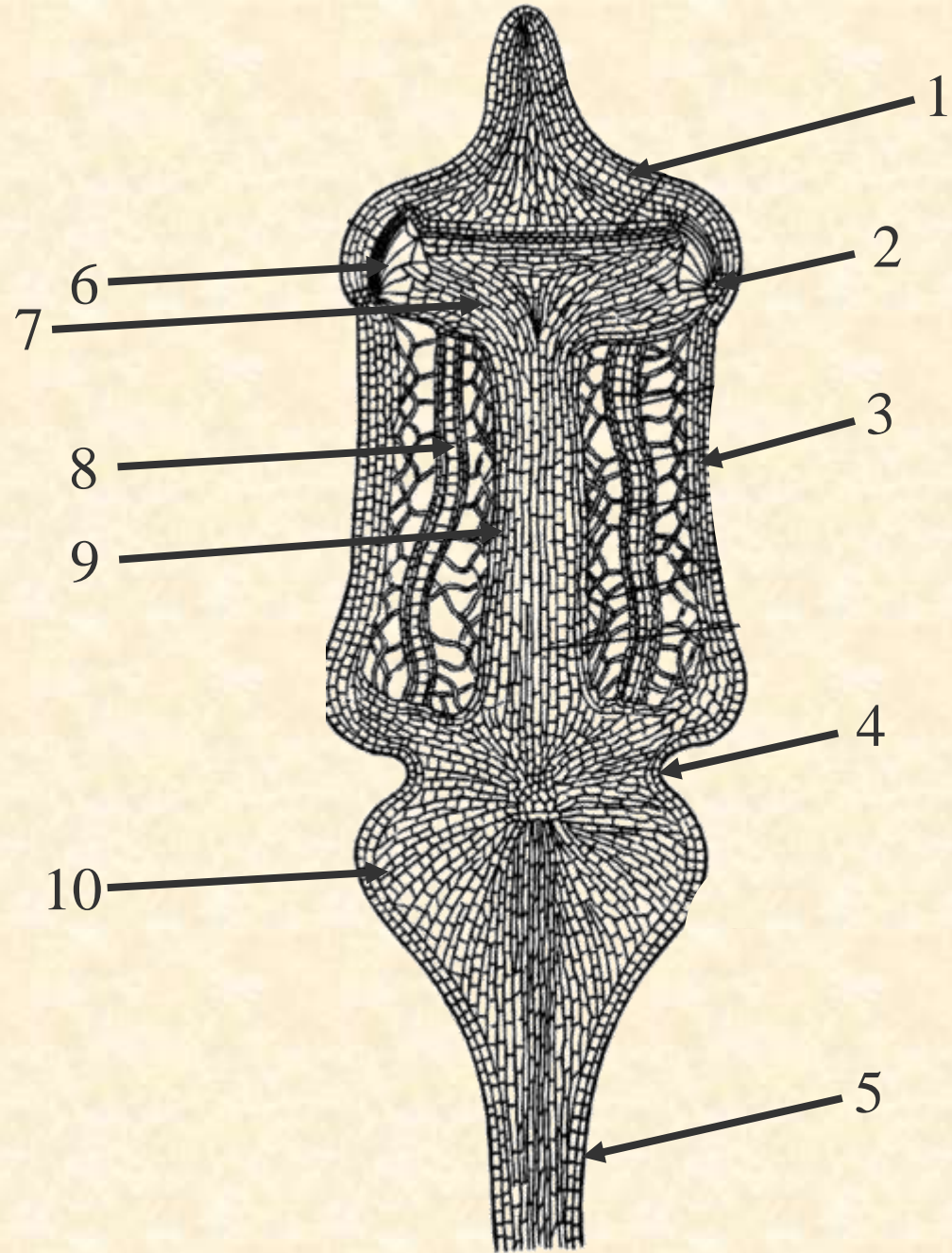
Выводковые веточки *Tetraphis pellucida*

# **Половое воспроизведение**

**Характерны обоеполые и  
раздельнополые гаметофиты**



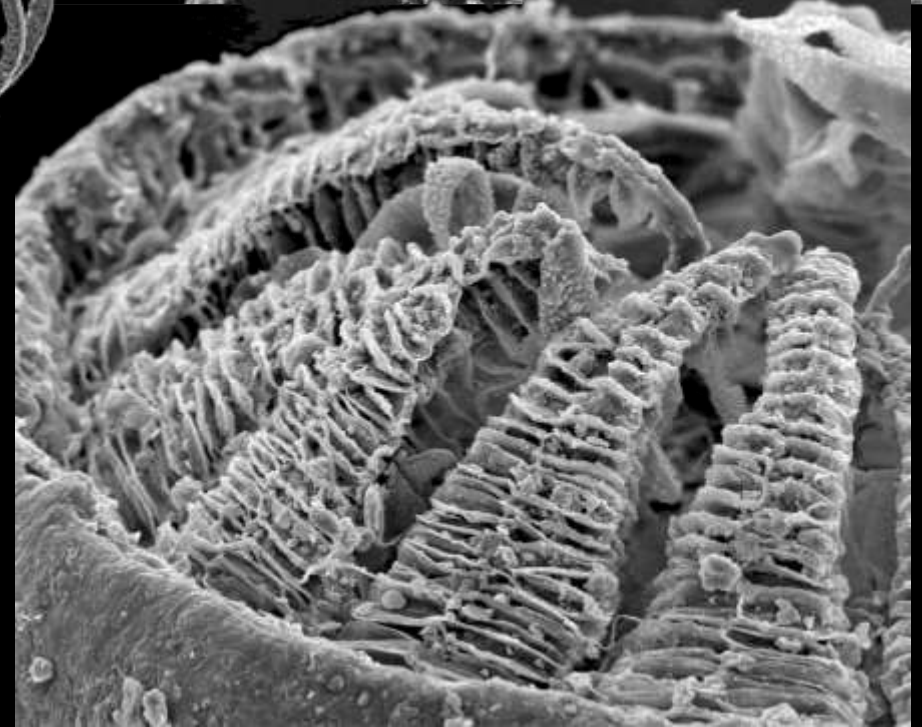
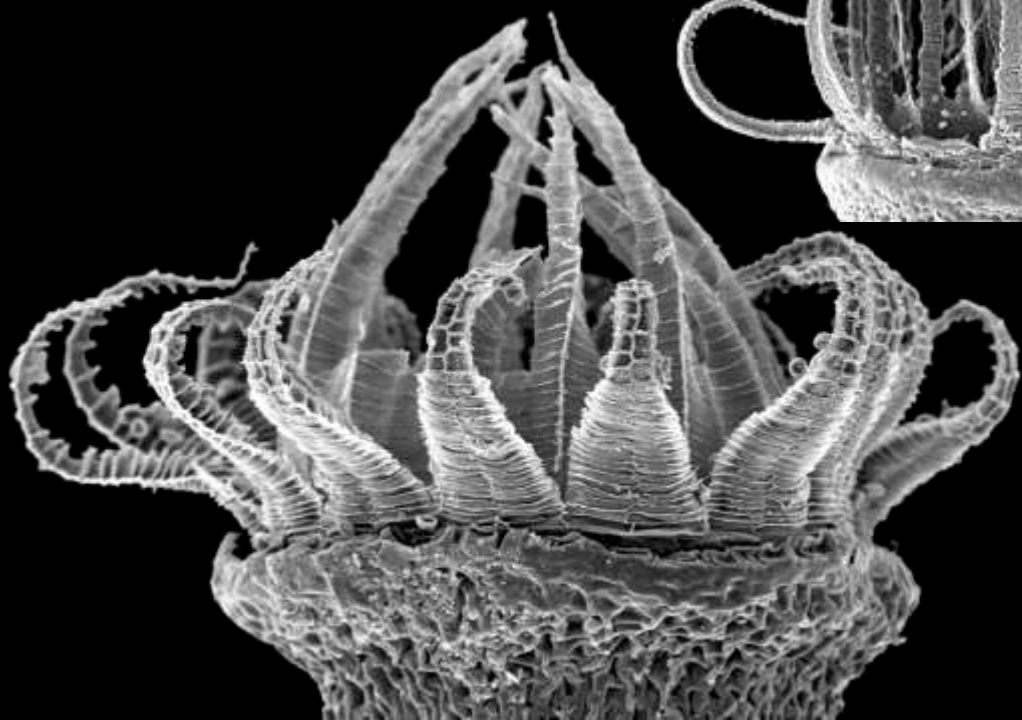
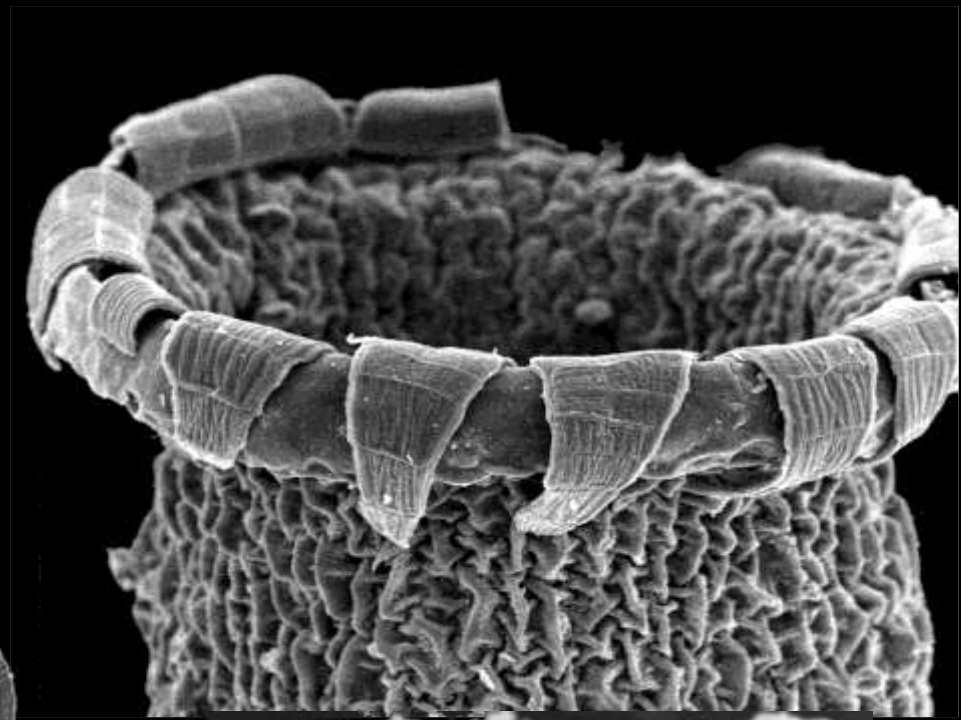
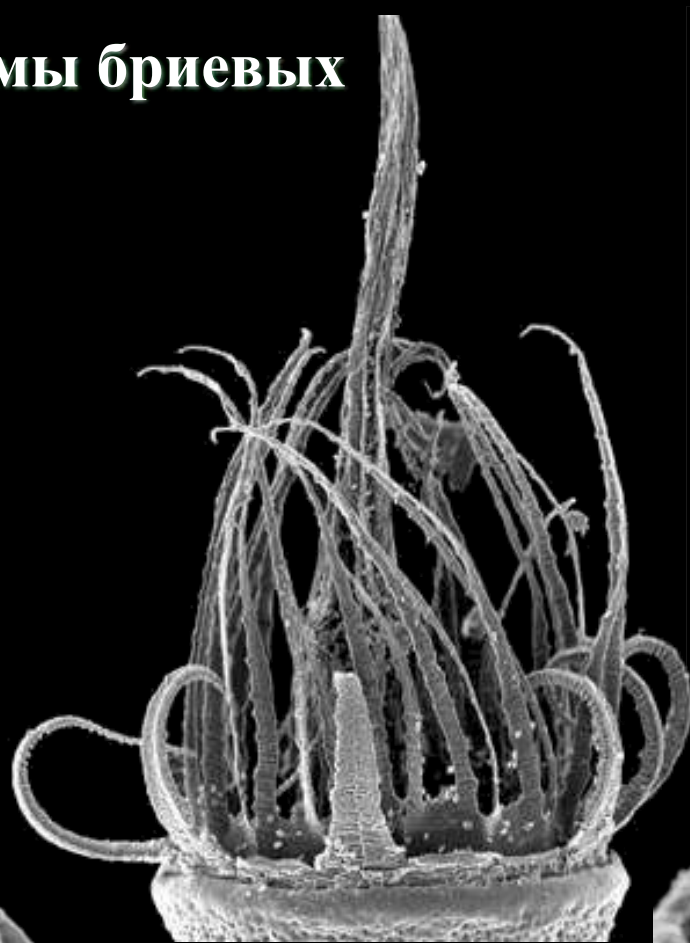
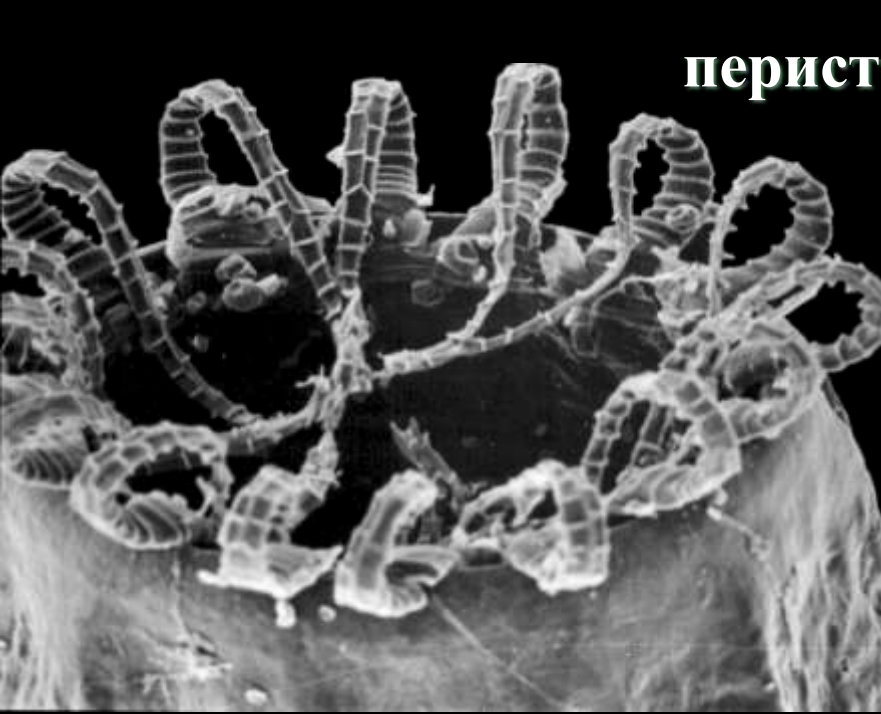
Спорогоний с калиптрой

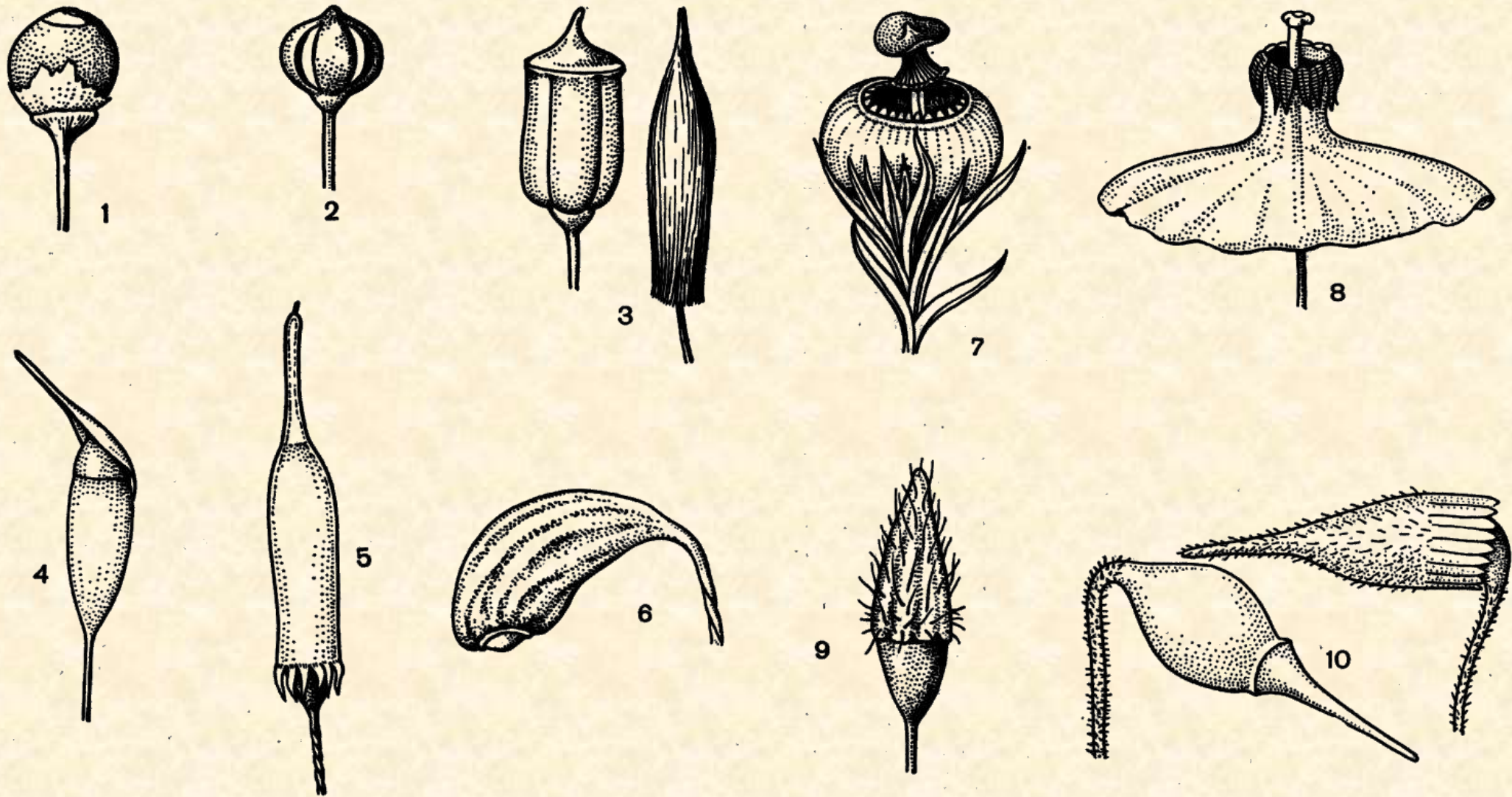


Коробочка (спорангий)

- |             |                   |
|-------------|-------------------|
| 1. Крышечка | 6. Перистом       |
| 2. Колечко  | 7. Эпифрагма      |
| 3. Урночка  | 8. Споровый мешок |
| 4. Шейка    | 9. Колонка        |
| 5. Ножка    | 10. Апофиза       |

перистомы бриевых





Коробочки листостебельных мхов

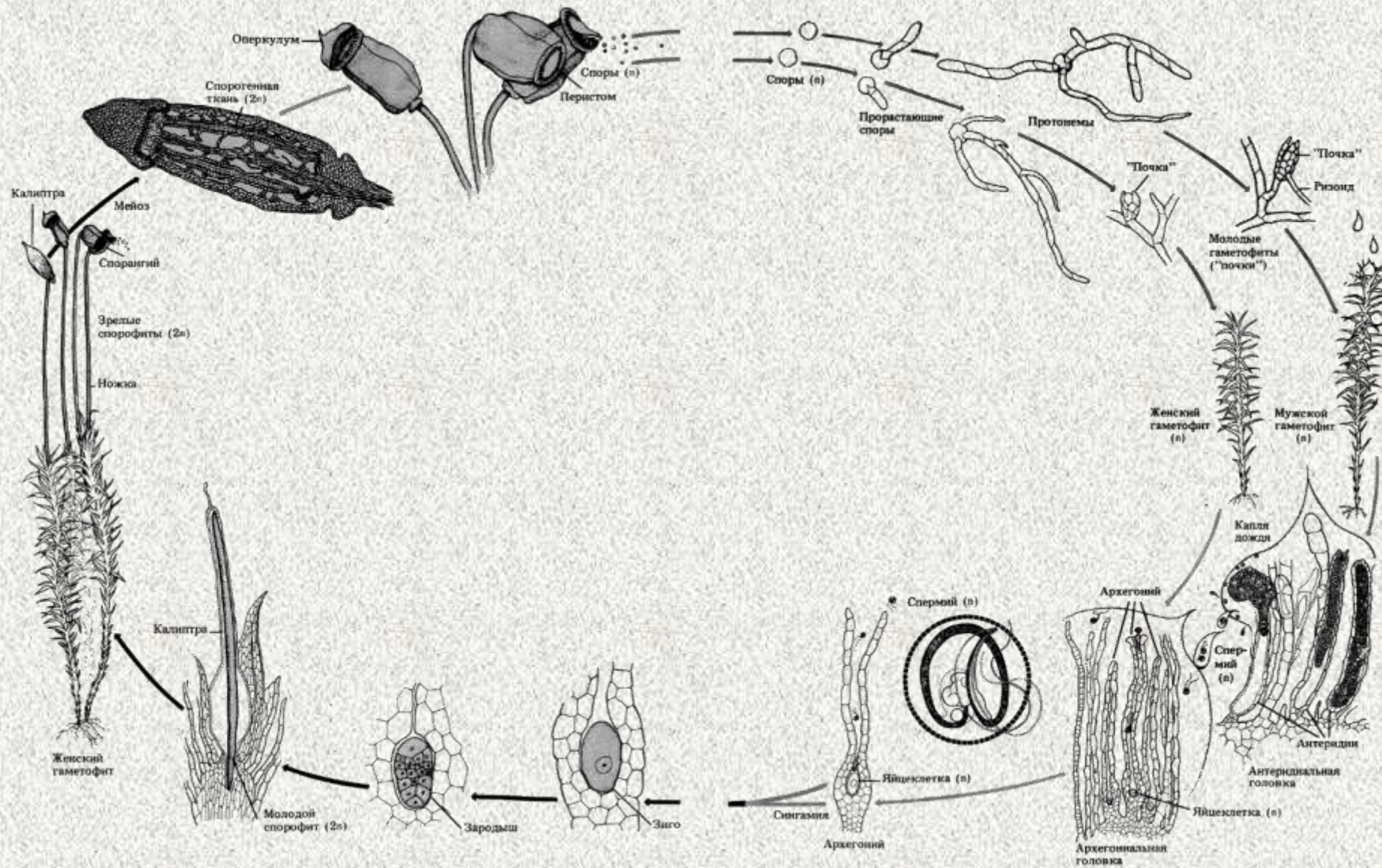


*Splachnum luteum*



*Splachnum rubrum*



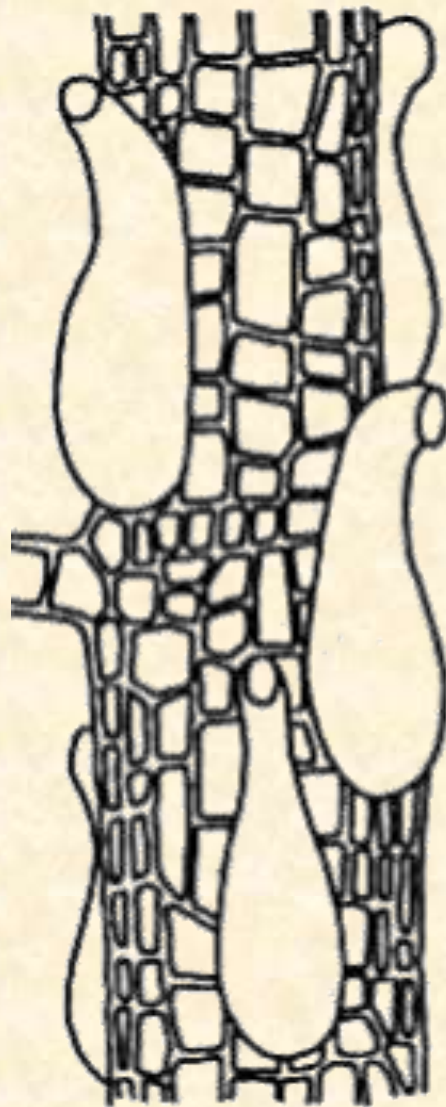
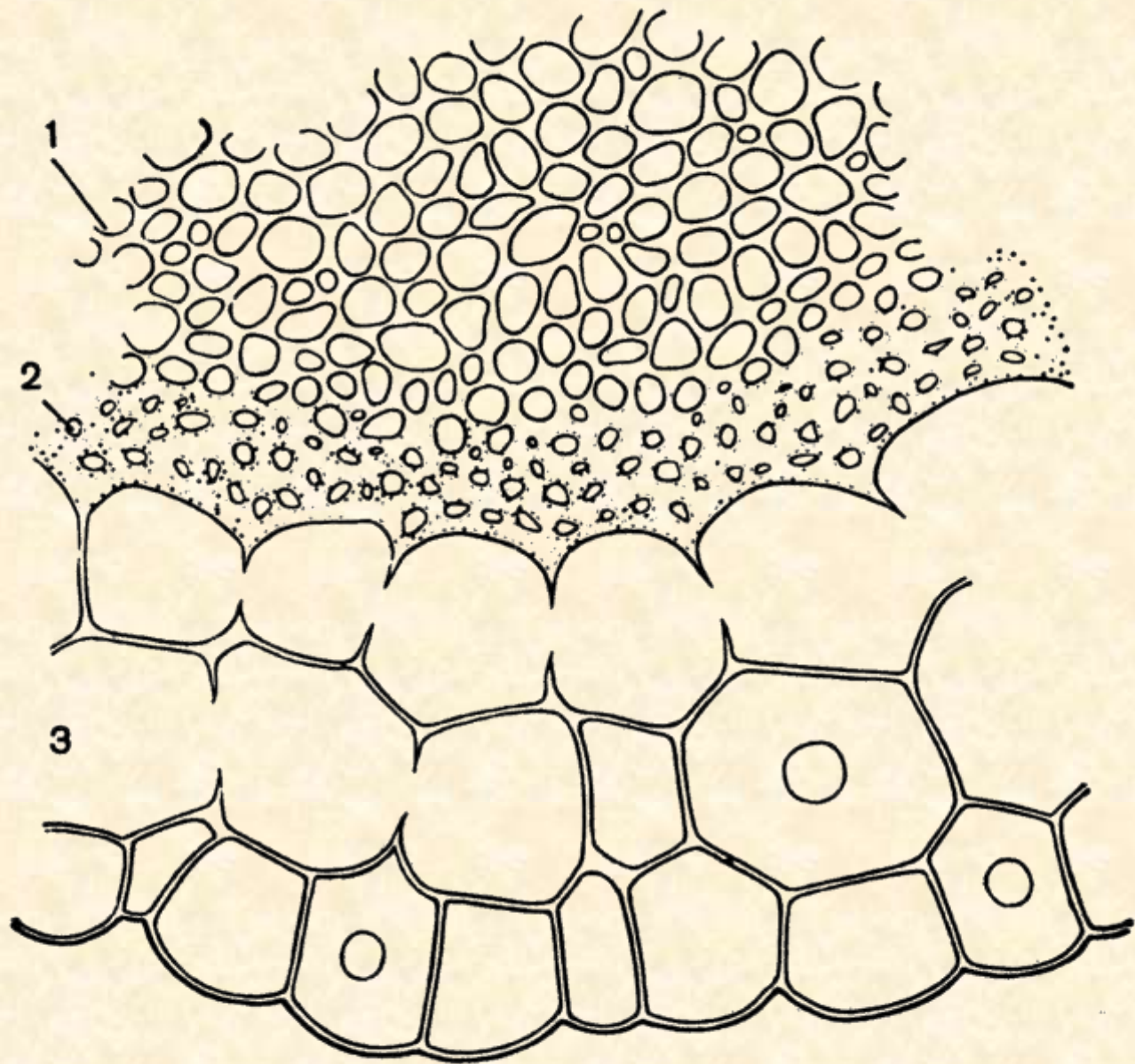


ЦИКЛ кукушкина льна

# Класс *Sphagnopsida*



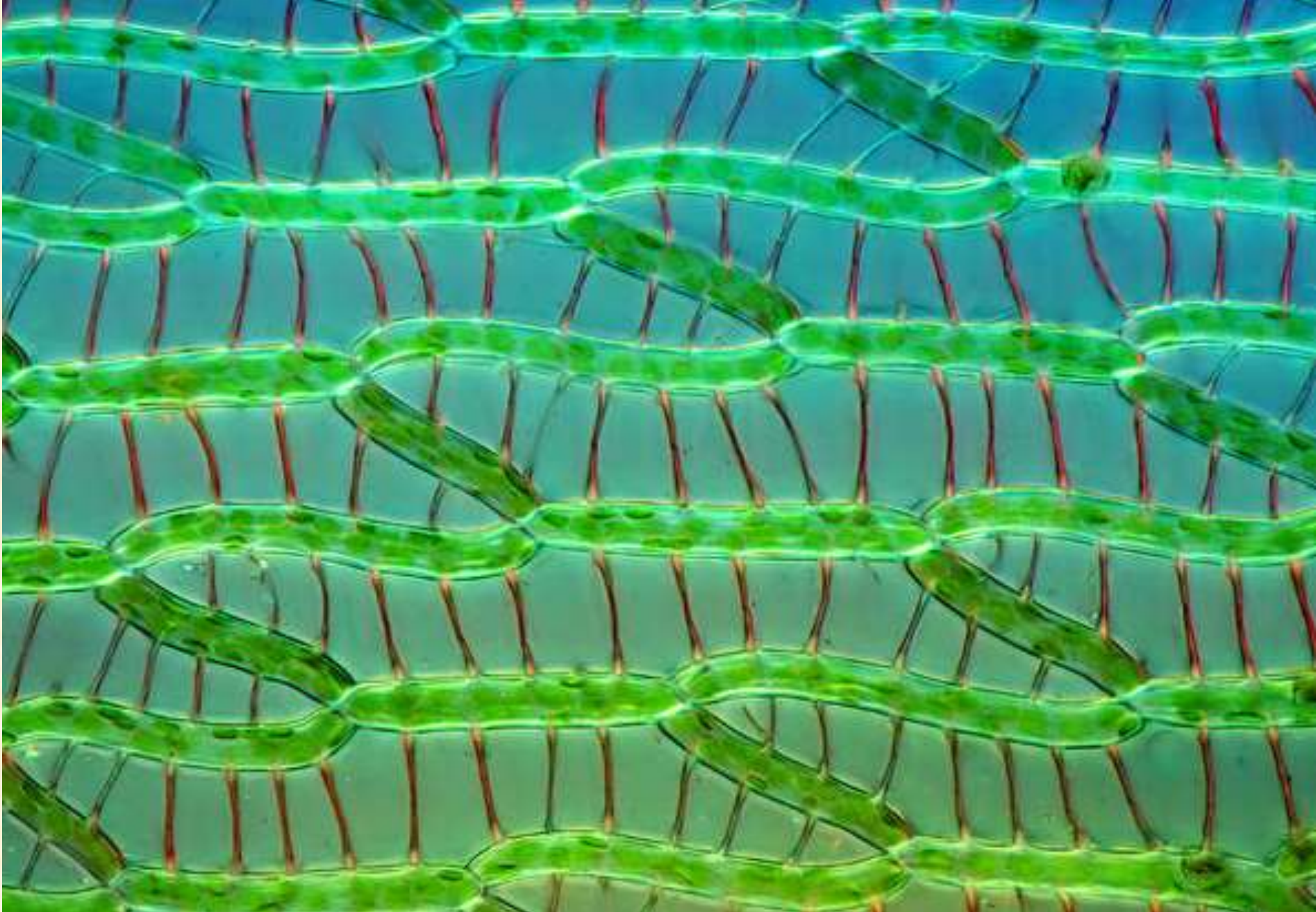
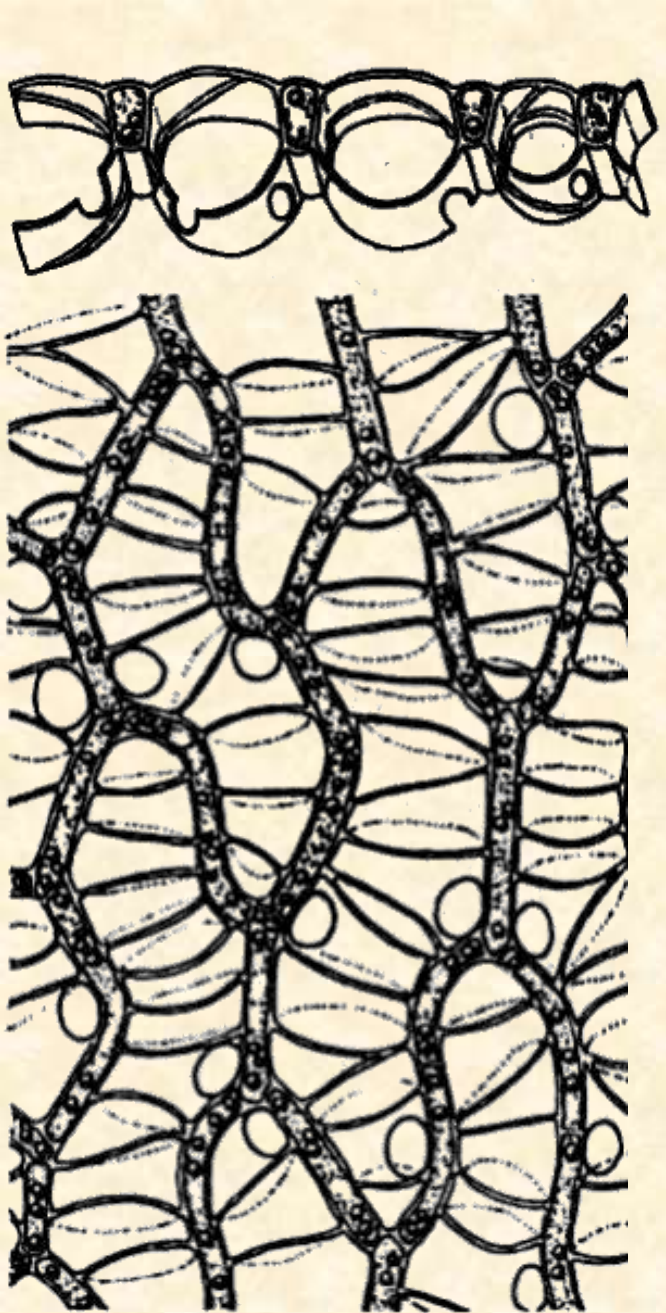
*Sphagnum sp.*



Веточка с ретортовидными  
клетками *Sphagnum sp.*

Часть поперечного среза стебля *Sphagnum squarrosum*:

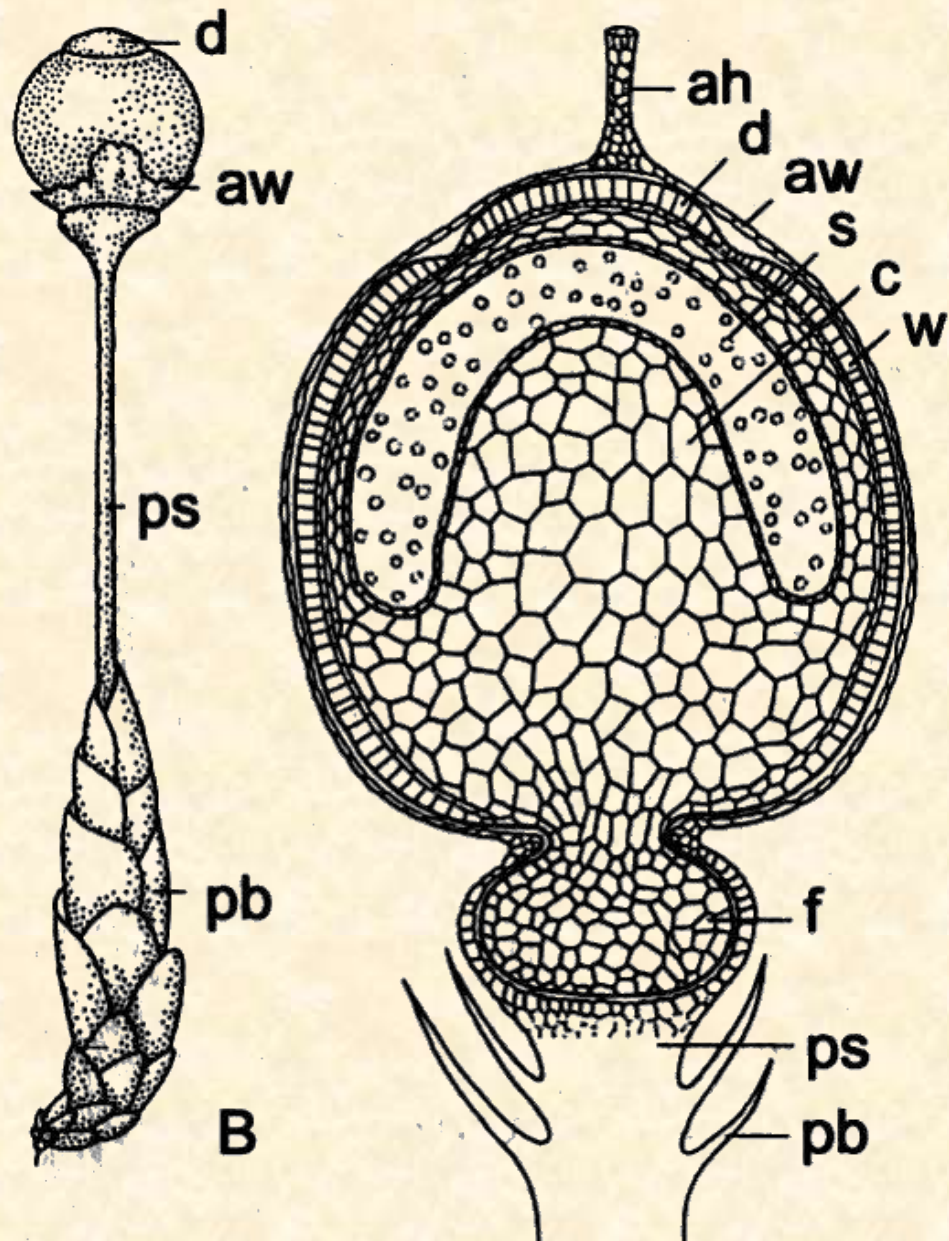
1 — основная ткань; 2 — кора; 3 — гиалодерма



Хлорофиллоносные (хлороцисты) и гиалиновые клетки (гиалоцисты) листа *Sphagnum sp.*



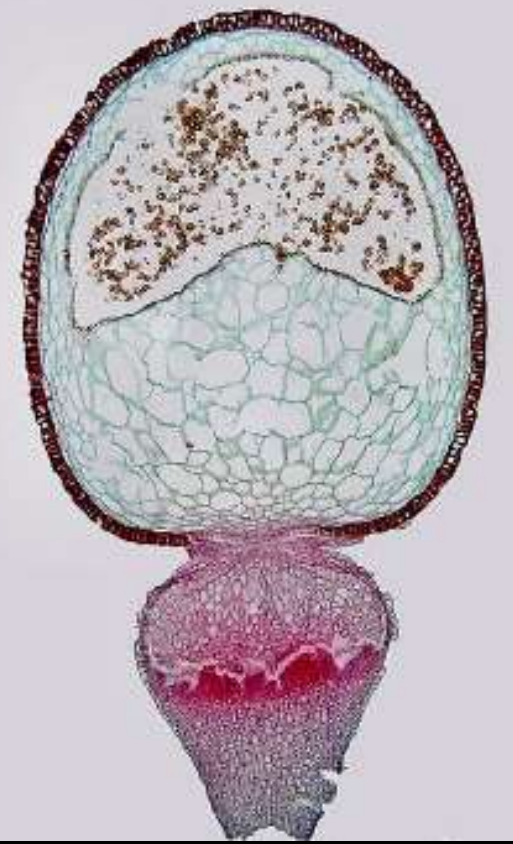
*Sphagnum* sp.



*Sphagnum sp.*



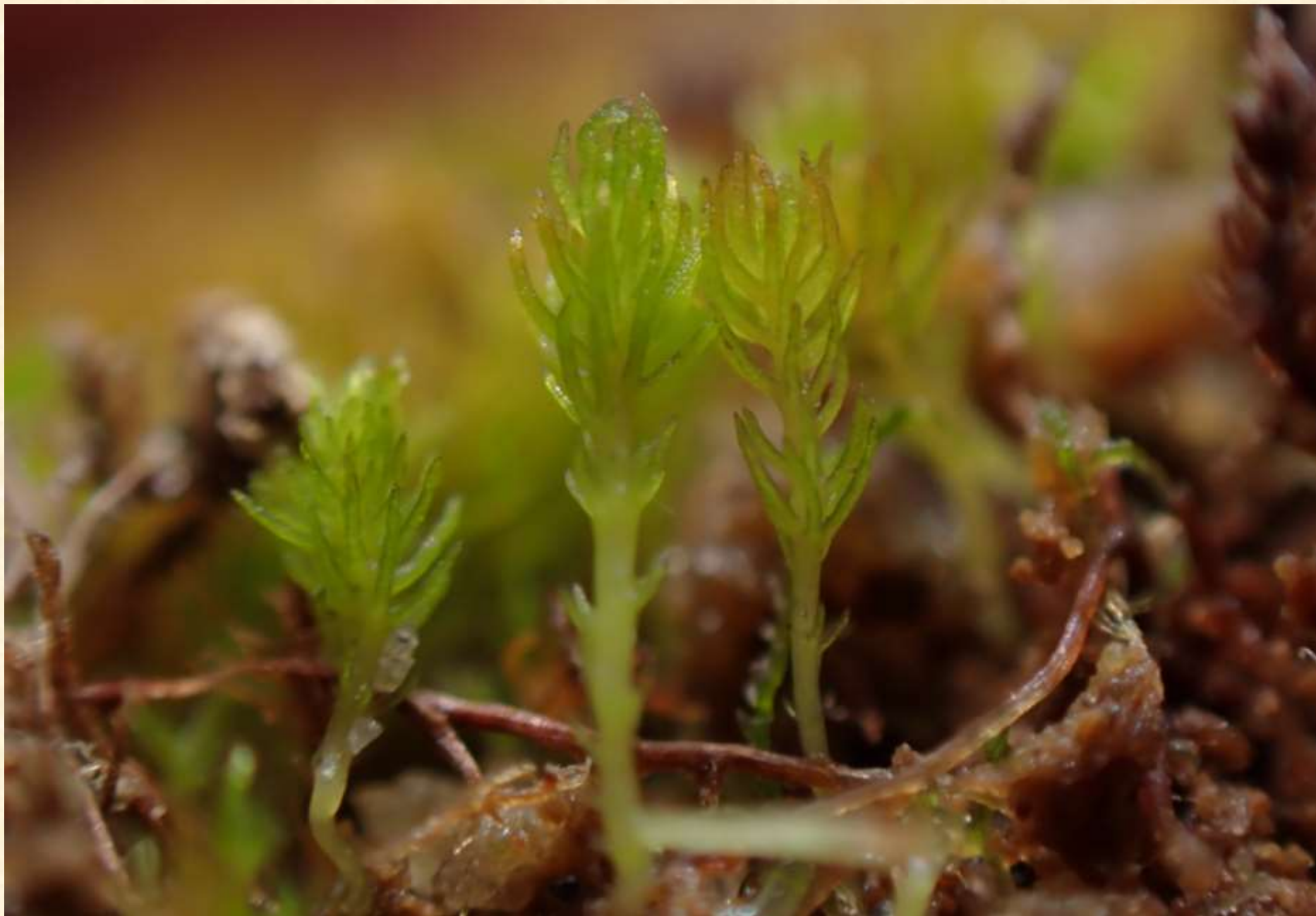




*Sphagnum sp.*



# **Класс Takakiopsida**



*Takakia ceratophylla*

**Класс *Andreaeopsida***



*Andreaea rupestris*

**Класс *Andreaeobryopsida***



*Andreaeobryum macrosporum*

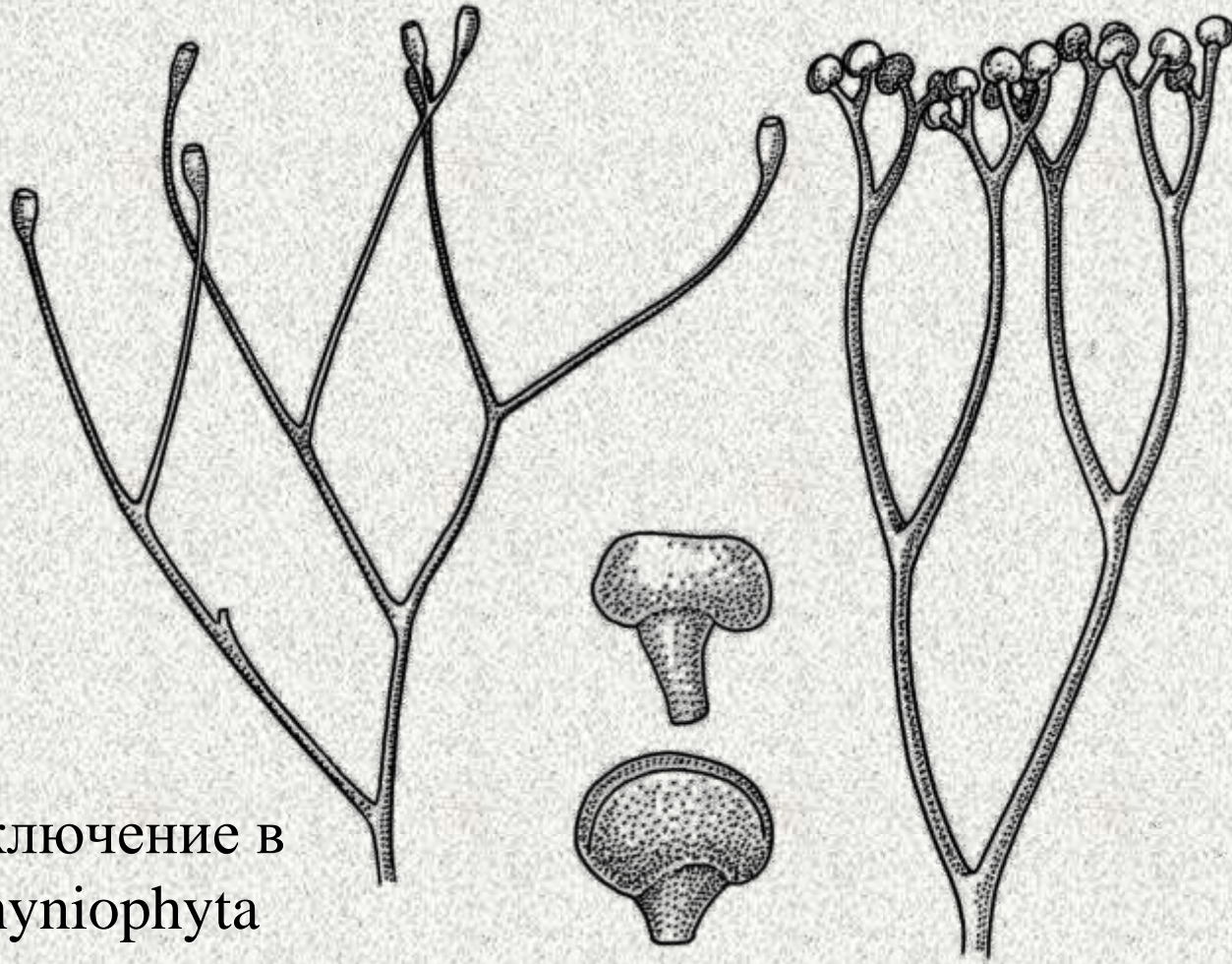
*«Отдел»*

*† РНУНИОРНУТА*

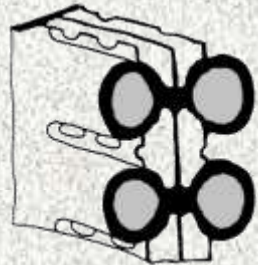
Объединение вымерших представителей в один отдел условно и признается не всеми.



# Cooksonia

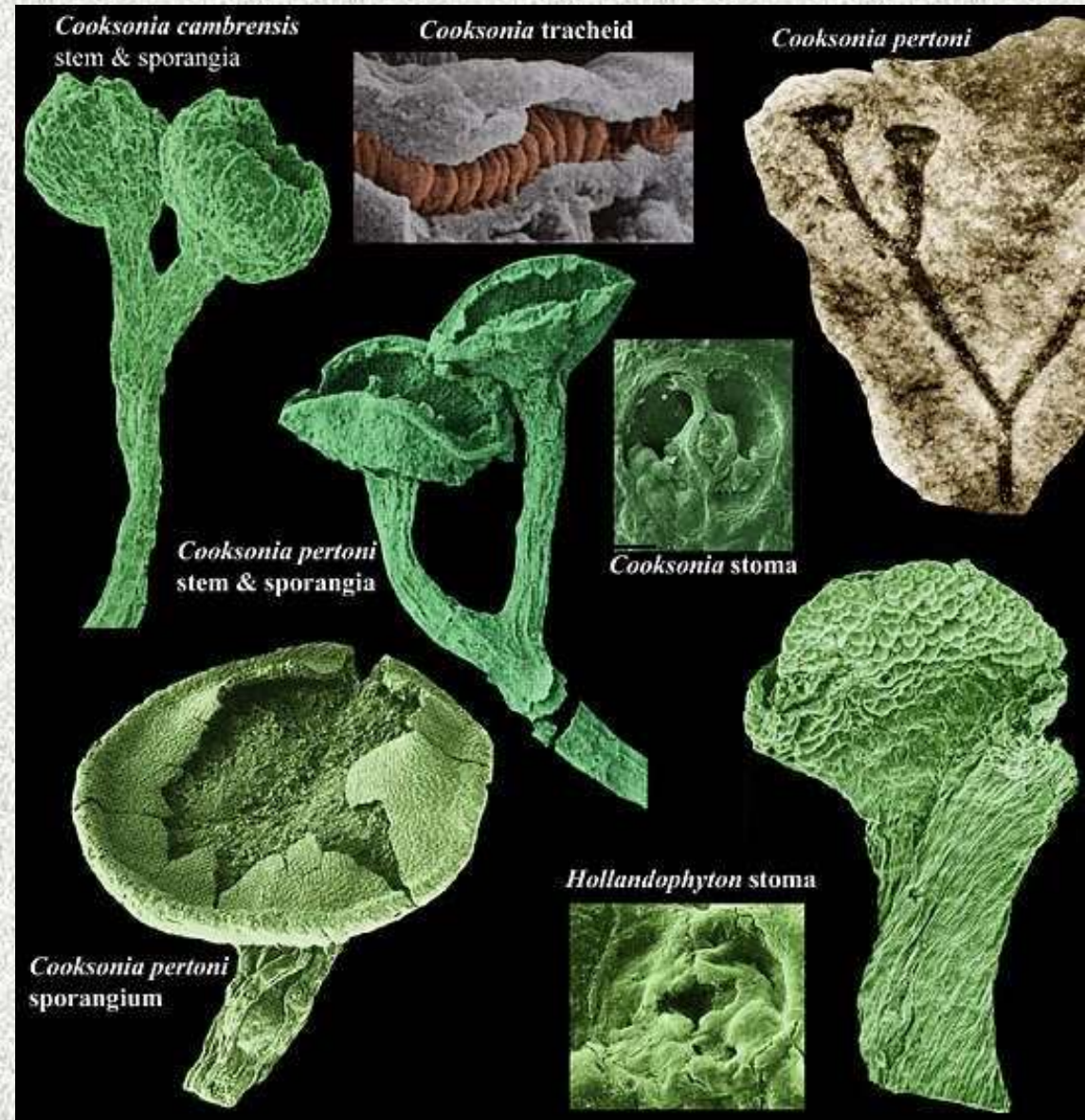


Включение в Rhyniophyta признается не всеми. Таксономическое положение неясное (*incertae sedis*).



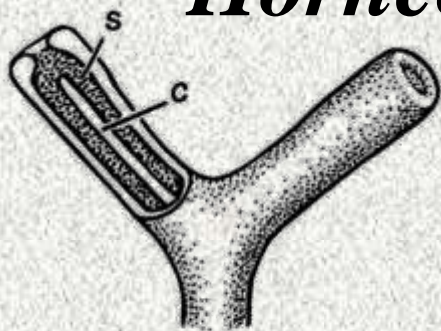
трахеиды С-типа

верхний силур –  
нижний девон

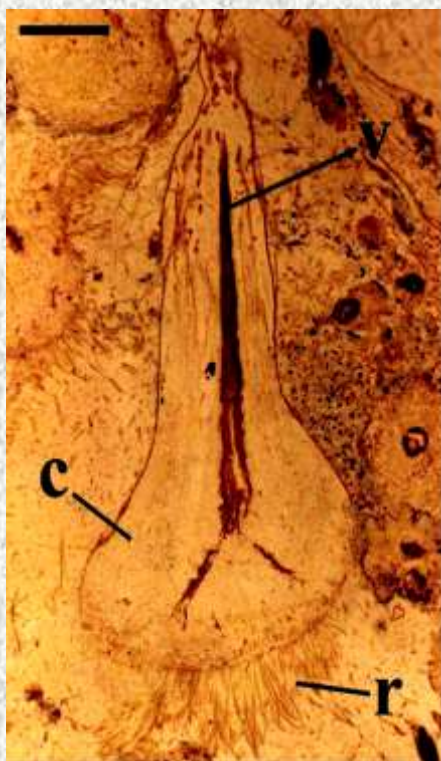


# *Horneophyton lignieri*

нижний девон



спорангии



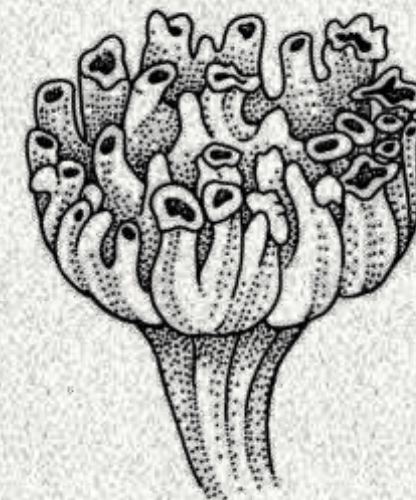
ризомойд с ризоидами

Представители Horneophytosida – *incertae sedis*.

В настоящее время предпочитают рассматривать в ранге отдела Horneophyta.

Некоторые авторы рассматривают эту группу как «Protracheophyta» – сестринскую по отношению к остальным сосудистым растениям.

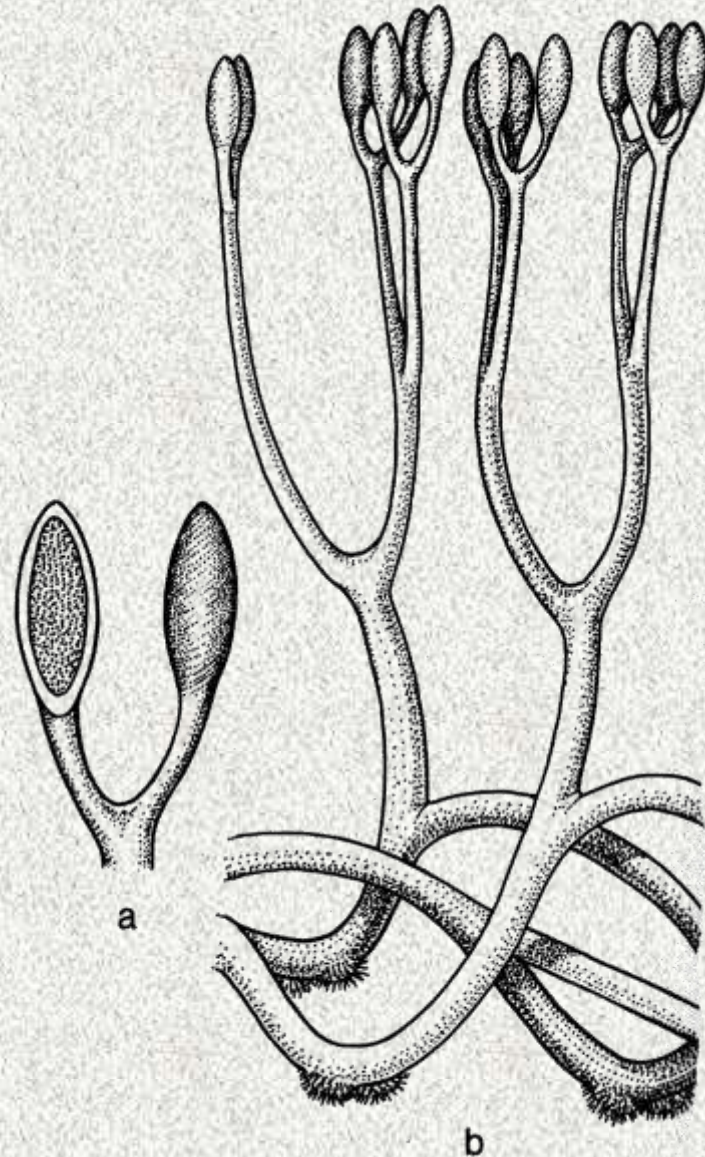
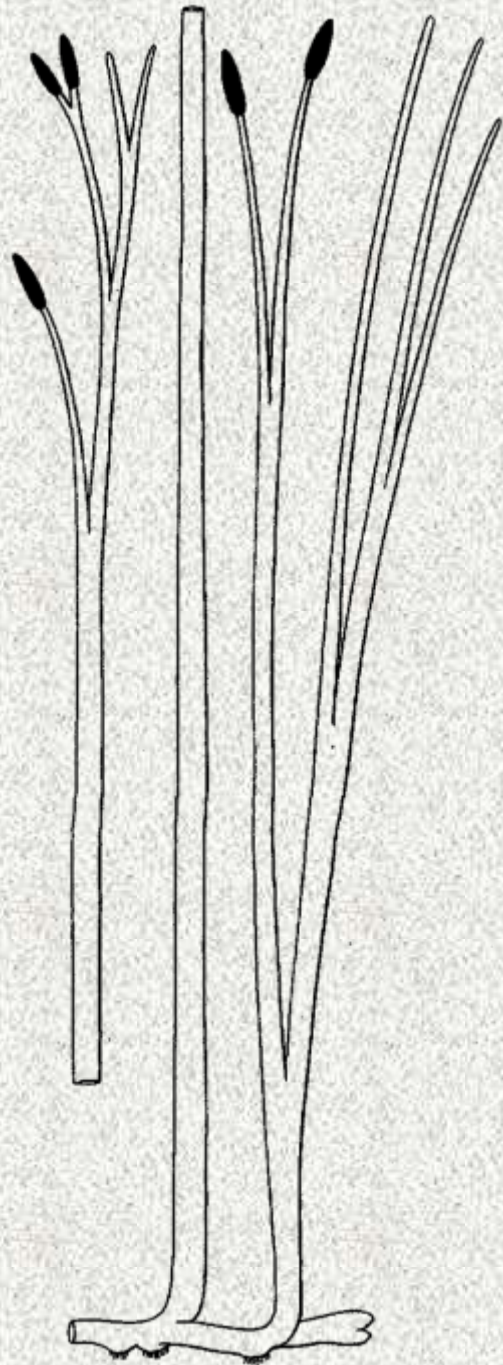
В ксилеме описывают наличие кольчатых и спиральных трахеид.



реконструкция  
вероятного  
гаметофита  
(*Langiophyton mackiei*)

реконструкция спорофита

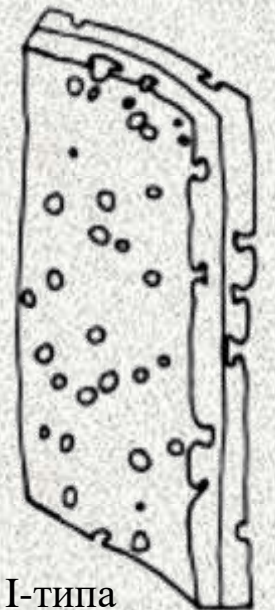
# *Aglaophyton major*



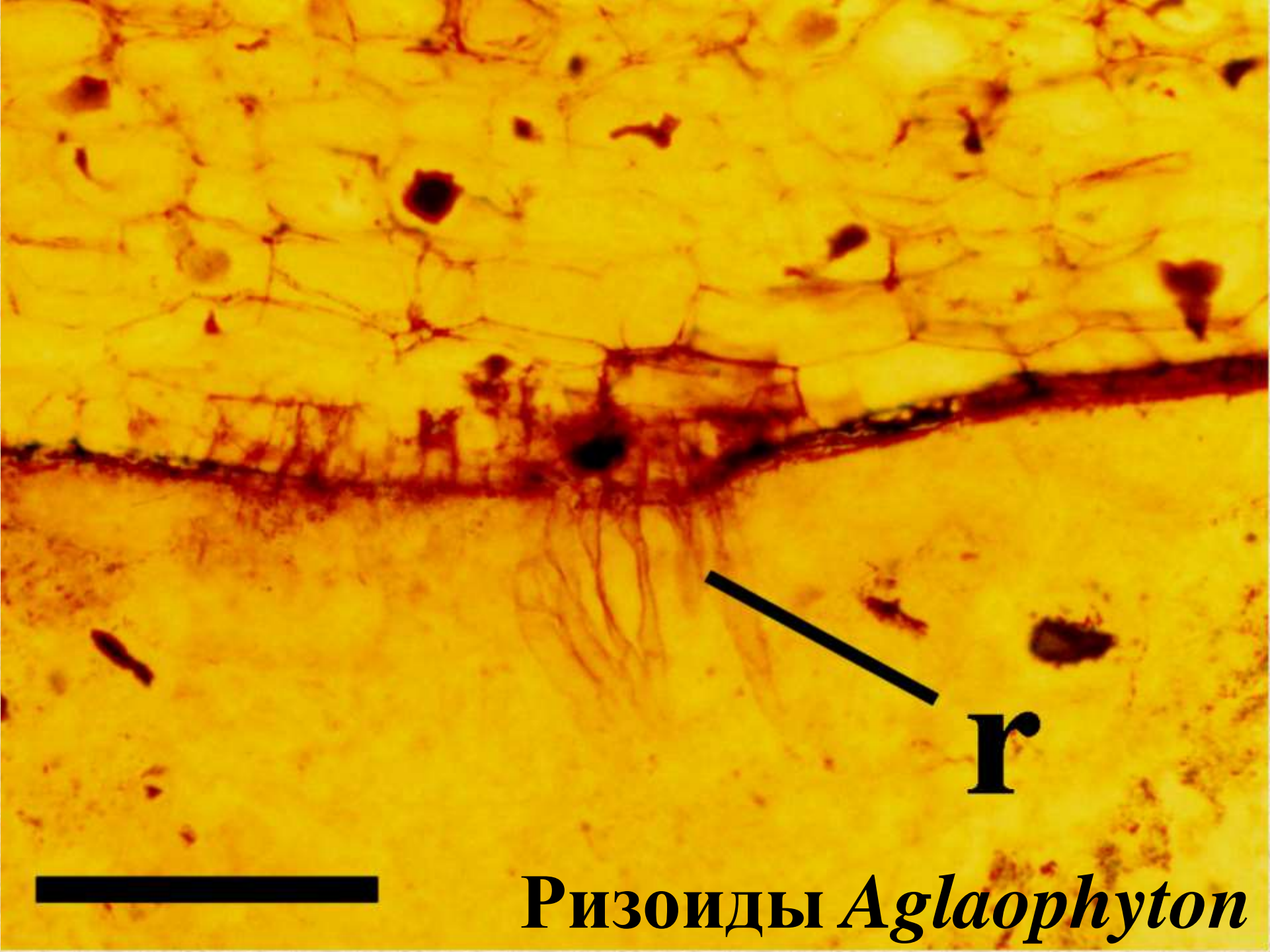
Включение в Rhyniophyta признается не всеми.

Некоторые авторы включают в отдел Horneophyta и относят к Protracheophyta.

Таксономическое положение неясное (*incertae sedis*).



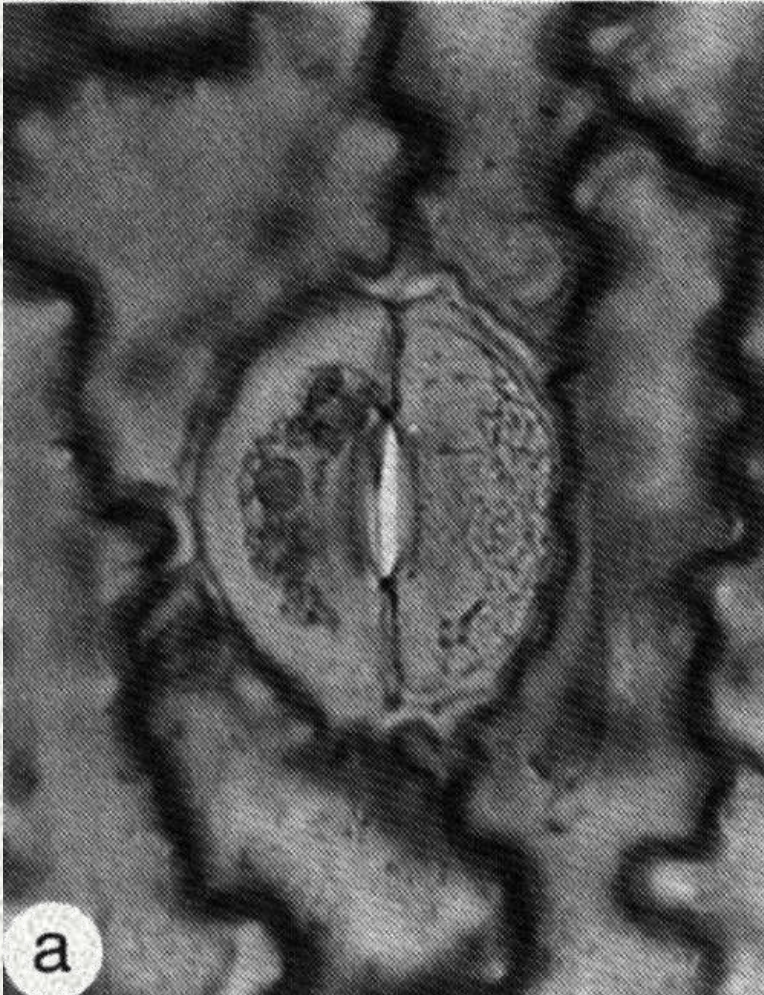
клетки I-типа



**r**

**Ризоиды *Aglaophyton***

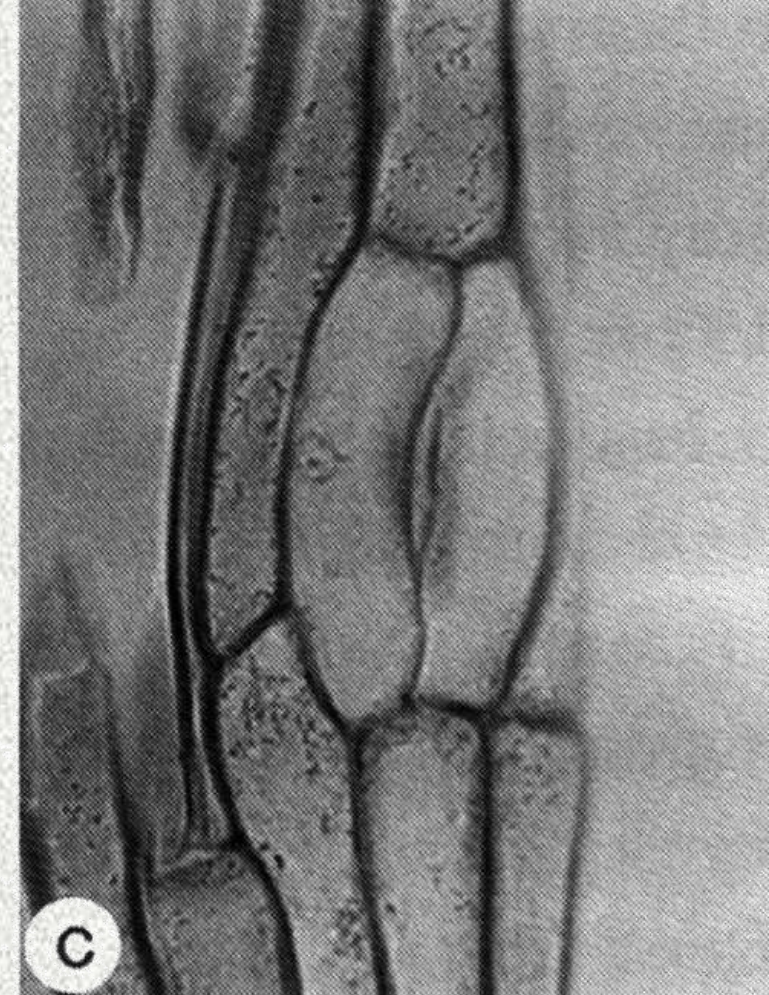
# Устьица



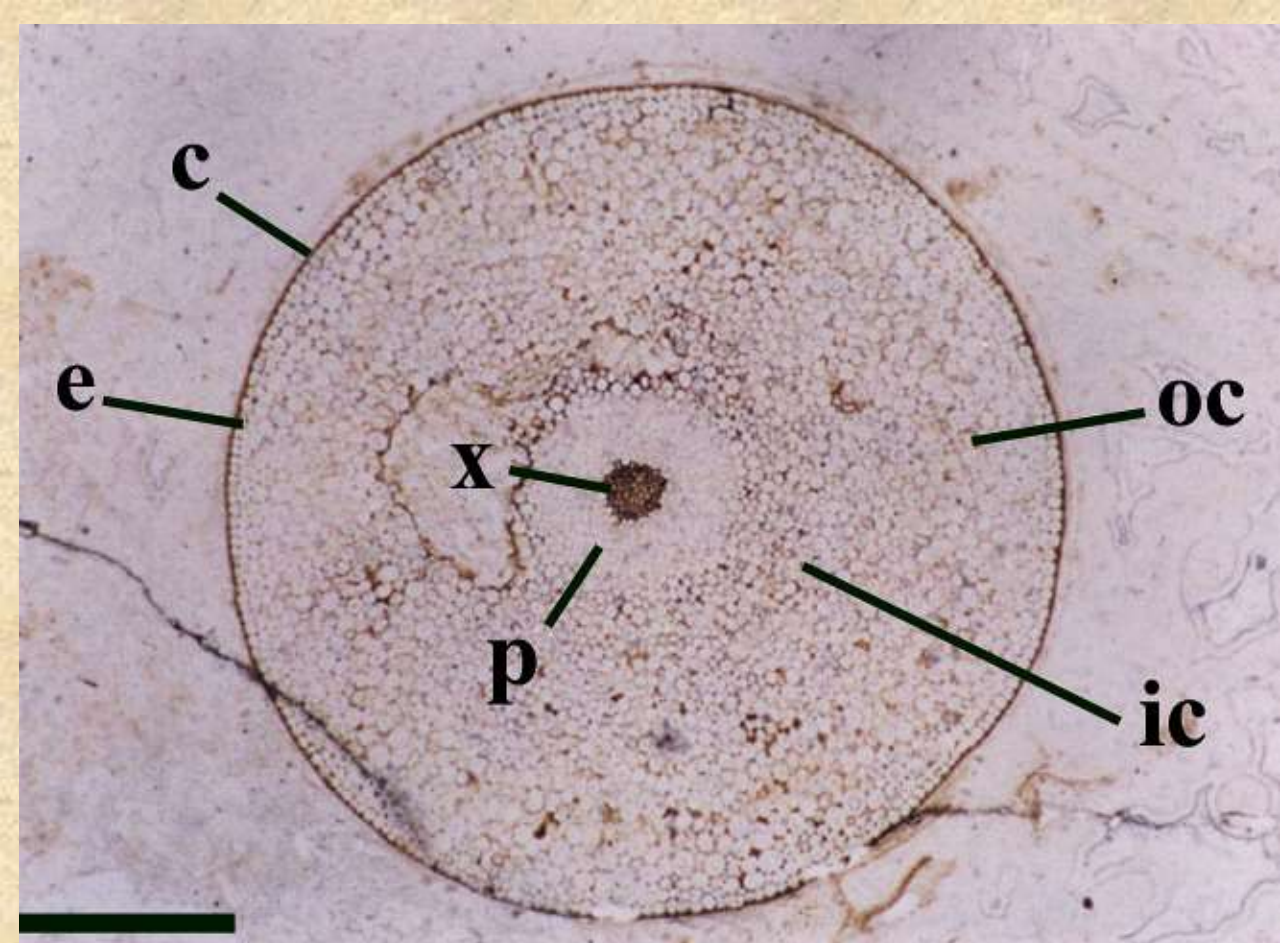
*Lycopodium*



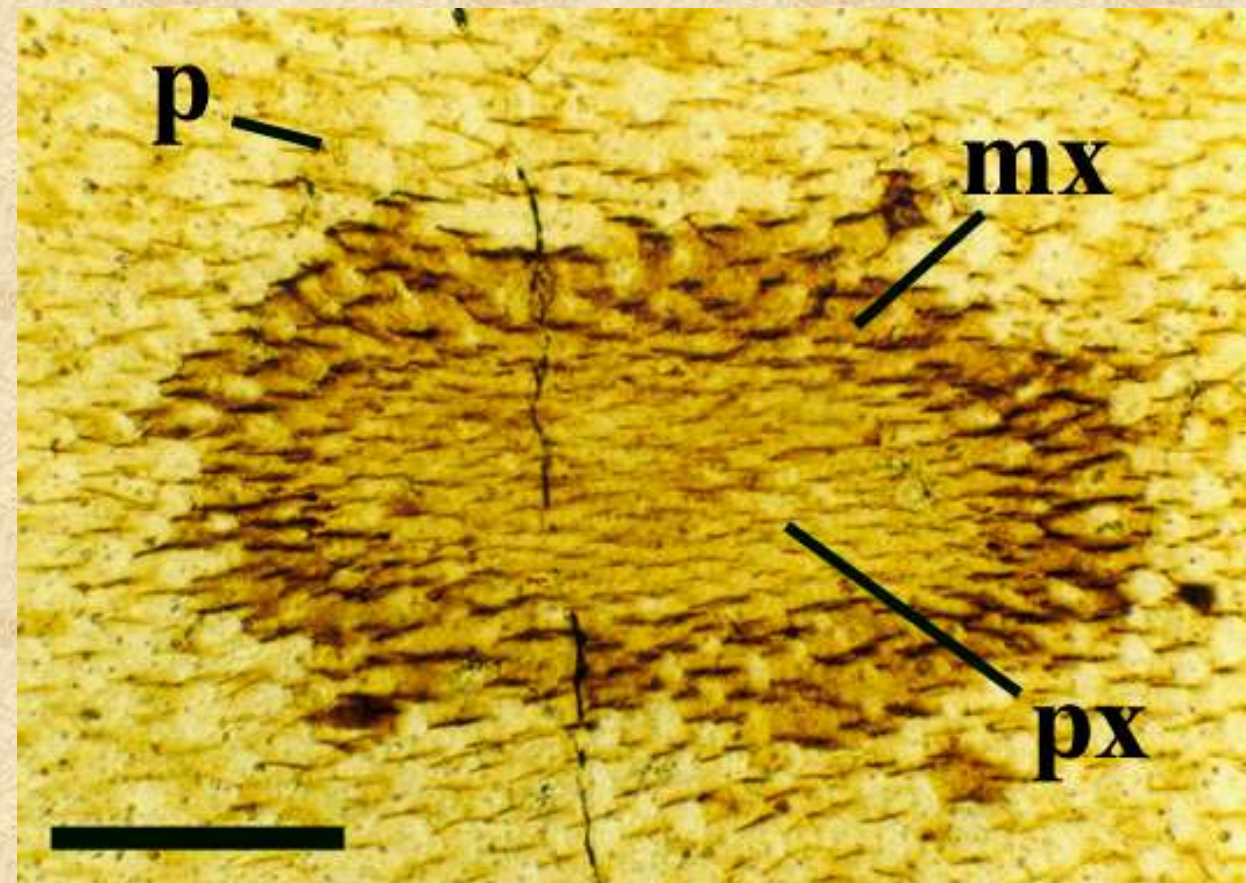
*Aglaophyton*



*Anthoceros*



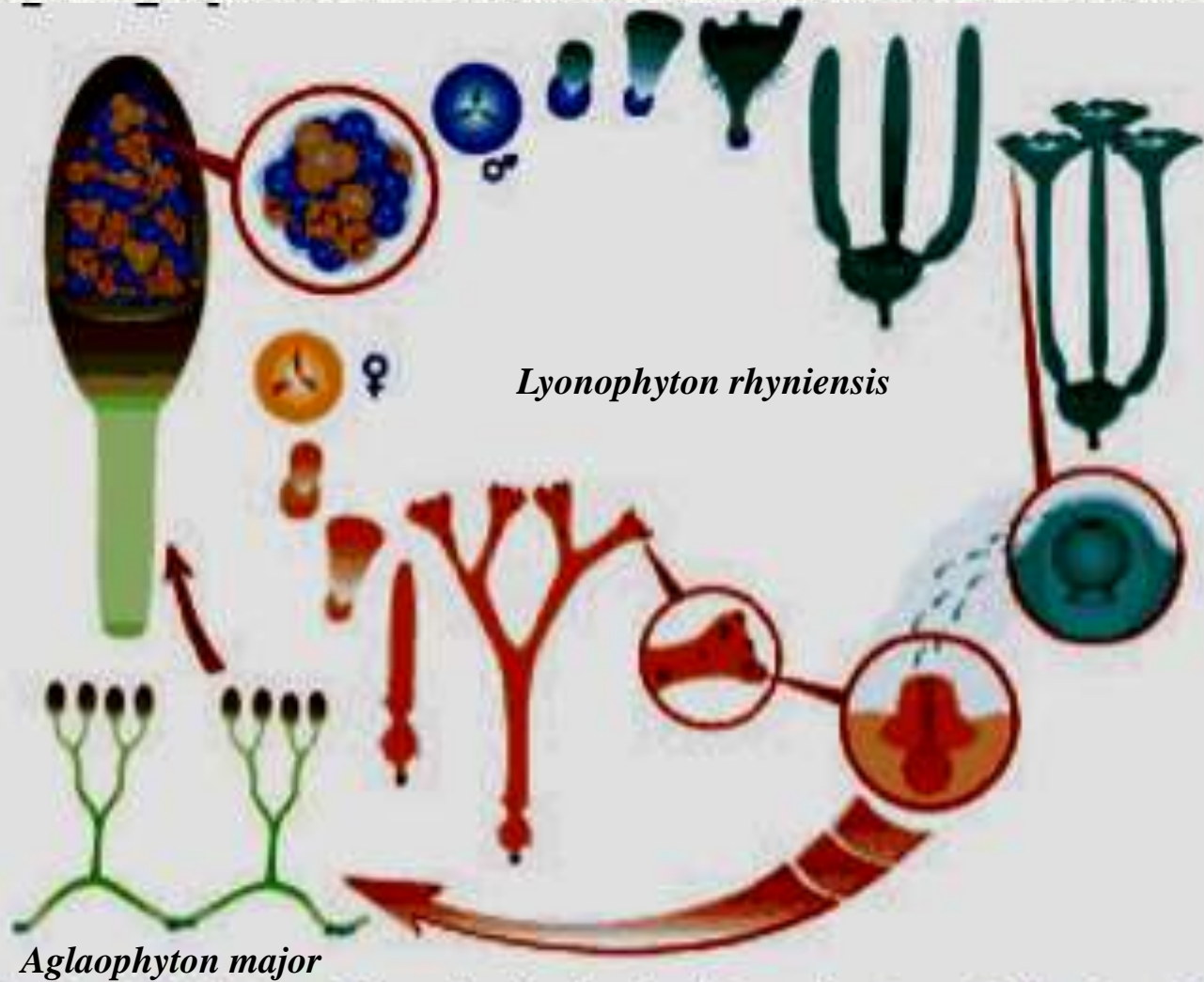
Кутикула (с), эпидерма (е),  
наружный кортекс (ос),  
внутренний кортекс (іс),  
флоэма (р), ксилема (х).



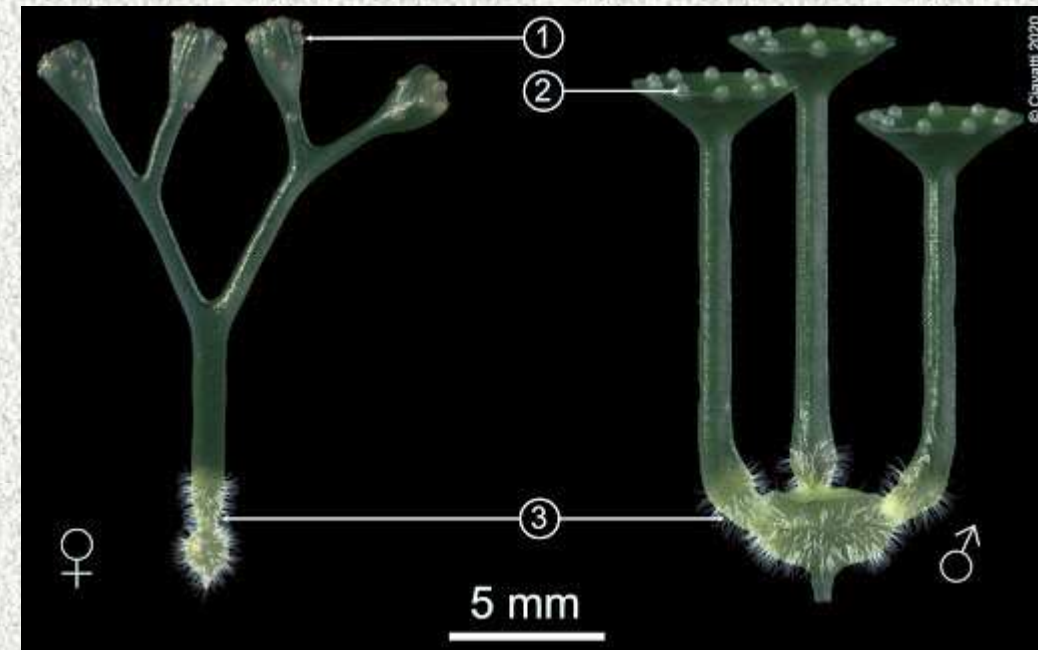
## Анатомия теломы *Aglaophyton major*



Продольный срез спорангия  
*Aglaophyton maior*



**Fig. 1.** Life history of *A. major*/*L. rhyniensis* showing stages in the development of the dimorphic gametophytes. The mature sporophyte (lower left) bears sporangia with spores of two types. Blue spores develop into mature antheridiophores; orange spores develop into archegoniophores.

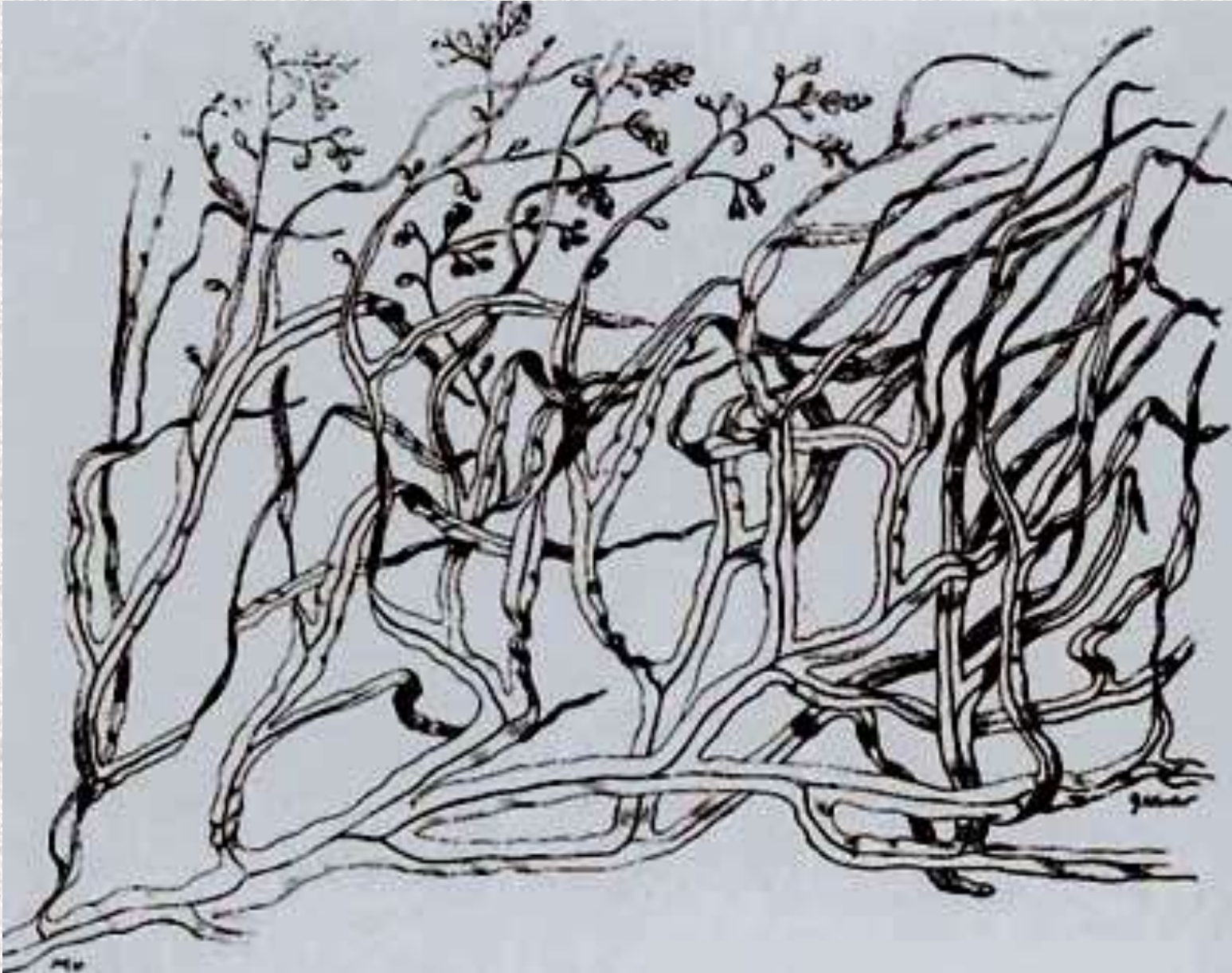


Реконструкция *Lyonophyton rhyniensis* – предполагаемый гаметофит *Aglaophyton major*

Возможный жизненный цикл *Aglaophyton major* (Taylor et al., 2005)

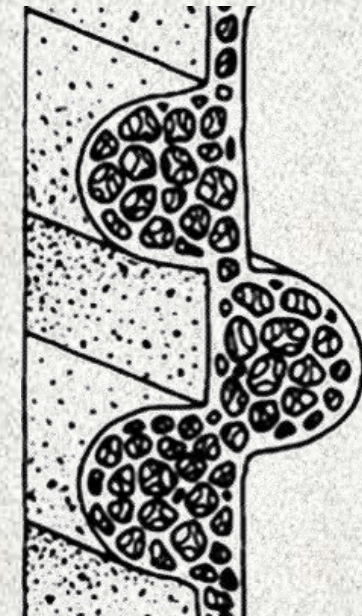


# *Taeniocrada*



**нижний девон –  
верхний девон**

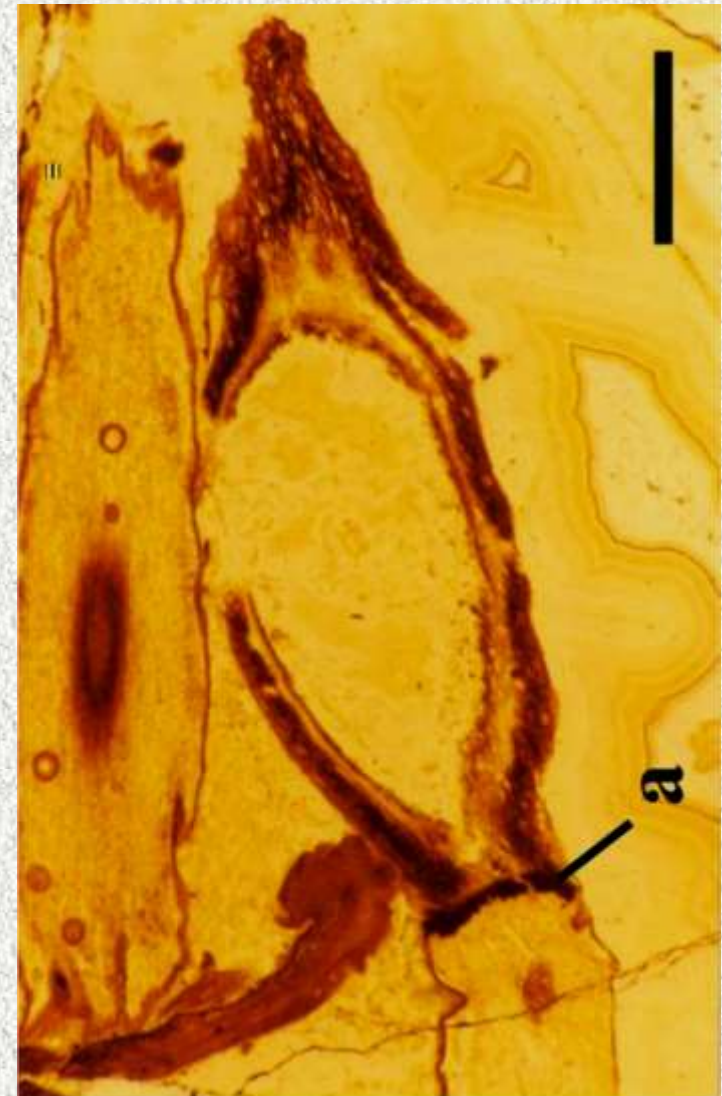
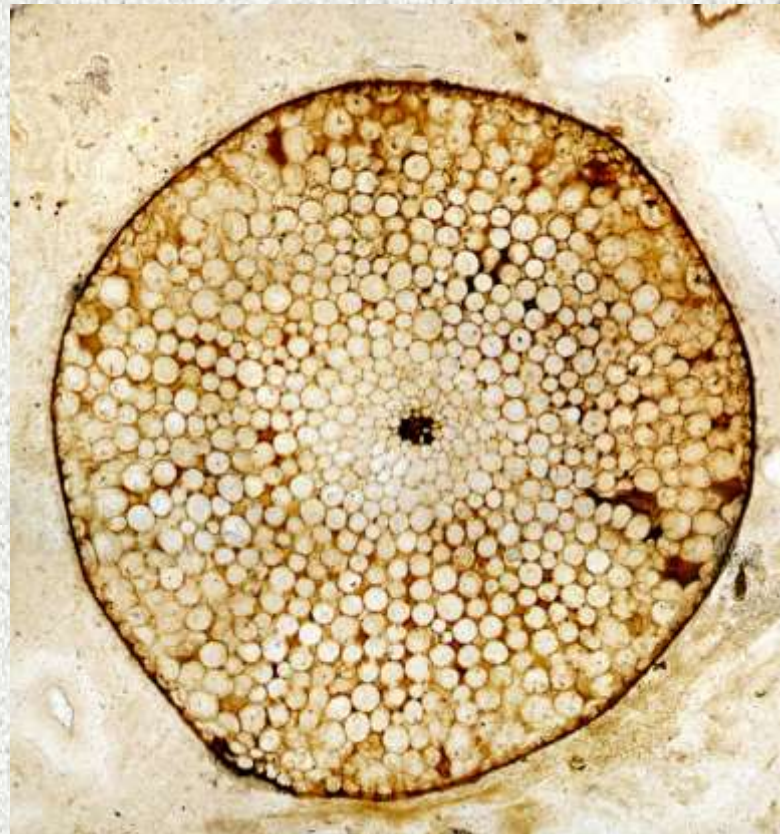
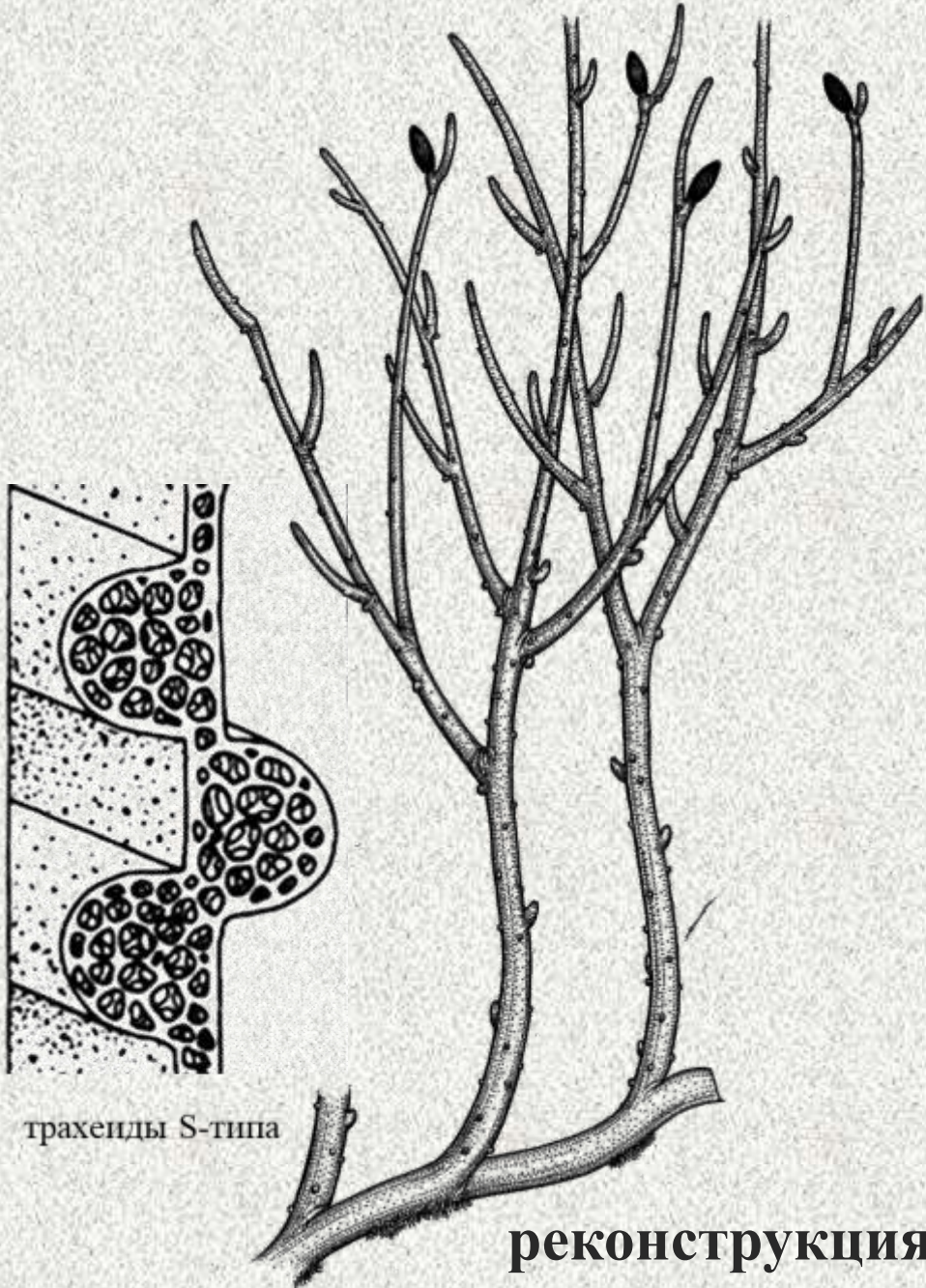
Включение в Rhyniophyta признается не всеми. Таксономическое положение неясное (*incertae sedis*). Некоторые авторы относят к бурым водорослям.



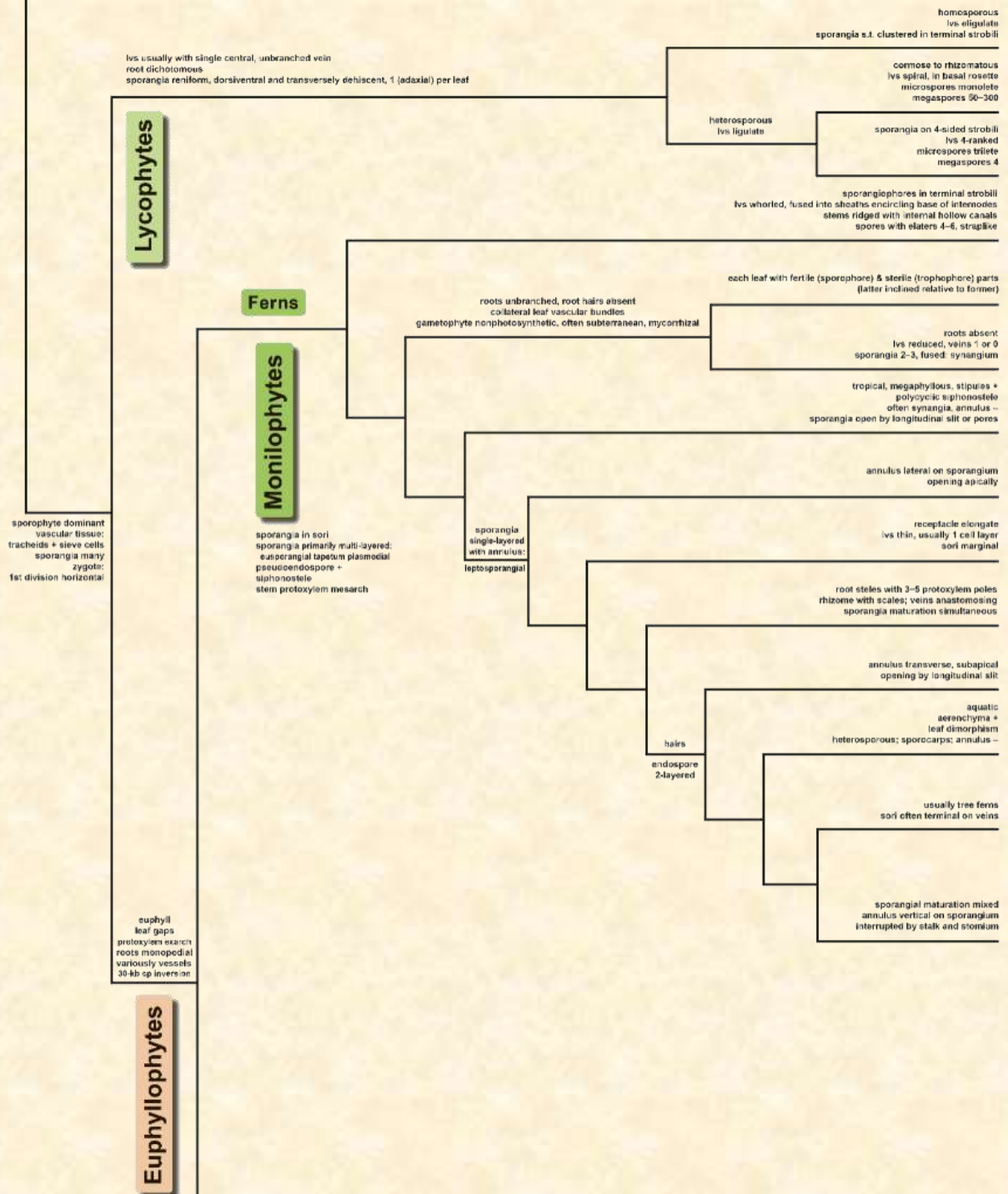
трахеиды S-типа

# *Rhynia gwynne-vaughanii*

НИЖНИЙ ДЕВОН



*Отдел*  
***ЛУСОРОДИОРНУТА***



**LYCOPODIALES** Lycopodiaceae

**ISOËTALES** Isoëtaceae

**SELAGINELLALES** Selaginellaceae

**EQUISETALES** Equisetaceae

**OPHIOGLOSSALES** Ophioglossaceae

**PSILOTALES** Psilotaceae

**MARATTIALES** Marattiaceae

**OSMUNDALES** Osmundaceae

**HYMENOPHYLLALES** Hymenophyllaceae

**GLEICHENIALES** Gleicheniaceae Matoniaceae Dipteridaceae

**SCHIZAEALES** Anemiaceae Lygodiaceae Schizaeaceae

**SALVINIALES** Marsileaceae Salviniaceae

**CYATHEALES** Cibotiaceae Cyatheaceae Dicksoniaceae Metaxiaceae  
Thyrsopteridaceae Culcitaceae Loxsomataceae Plagiogyriaceae

**POLYPODIALES** Saccolomataceae Lonchitidaceae Pteridaceae Cystodiaceae Lindsaeaceae Dennstaedtiaceae  
Eupolypods I: Polypodiineae (incl. Polypodiaceae, Davalliaceae, Didymochlaenaceae, Dryopteridaceae, Hypodematiaceae, Lomariopsidaceae, Oleandraceae, Tectariaceae)  
Eupolypods II: Asplenineae (incl. Aspleniaceae, Athyriaceae, Blechnaceae, Cystopteridaceae, Desmophlebiaceae, Diplaziosidaceae, Hemidictyaceae, Onocleaceae, Rhachidosporaceae, Thelypteridaceae, Woodsiaceae)

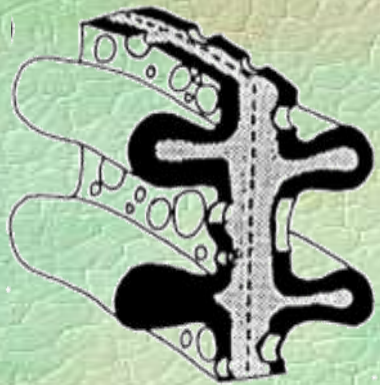
**«Класс»**

**† *Zosterophyllopsida***

*Некоторые авторы выделяют  
в отдел *Zosterophyllophyta**

Зостерофилловые –  
сосудистые растения с  
теломной организацией.  
Спорангии почковидные,  
вскрываются продольной  
щелью, занимают  
латеральное положение.

верхний силур –  
верхний девон



трахеиды G-типа



*Zosterophyllum* sp.



*Sciadophyton* – предполагаемый  
гаметофит *Zosterophyllum* (???)

# НИЖНИЙ ДЕВОН



клетки I-типа

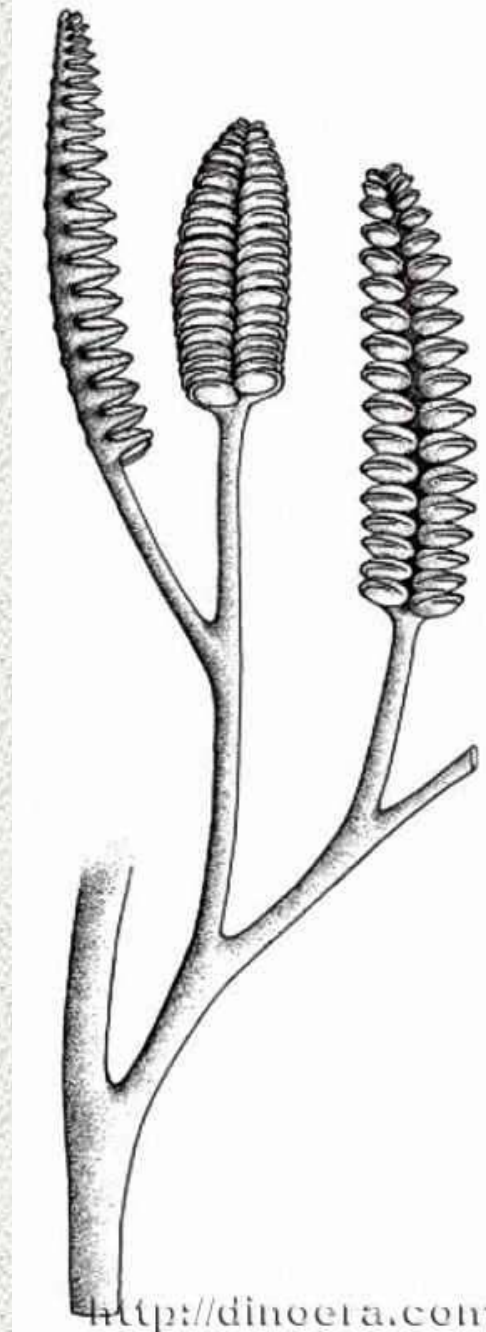


*Nothia aphylla*





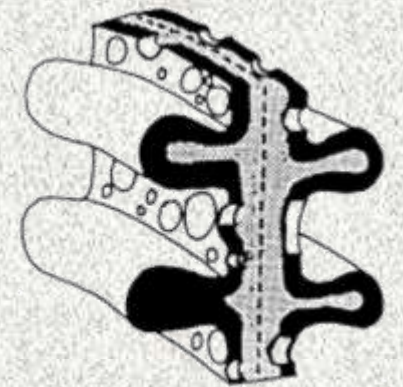
стробил



*Barinophyton sp.*

нижний девон –  
нижний карбон

Среди *Barinophytales*  
описаны  
гетероспоровые  
растения с  
уникальным  
развитием мега- и  
микроспор в одном  
спорангии



трахеиды G-типа



**ОТДЕЛ *LYCOPODIOPHYTA***

**Класс *Lycopodiopsida***

**Класс *Selaginellopsida***

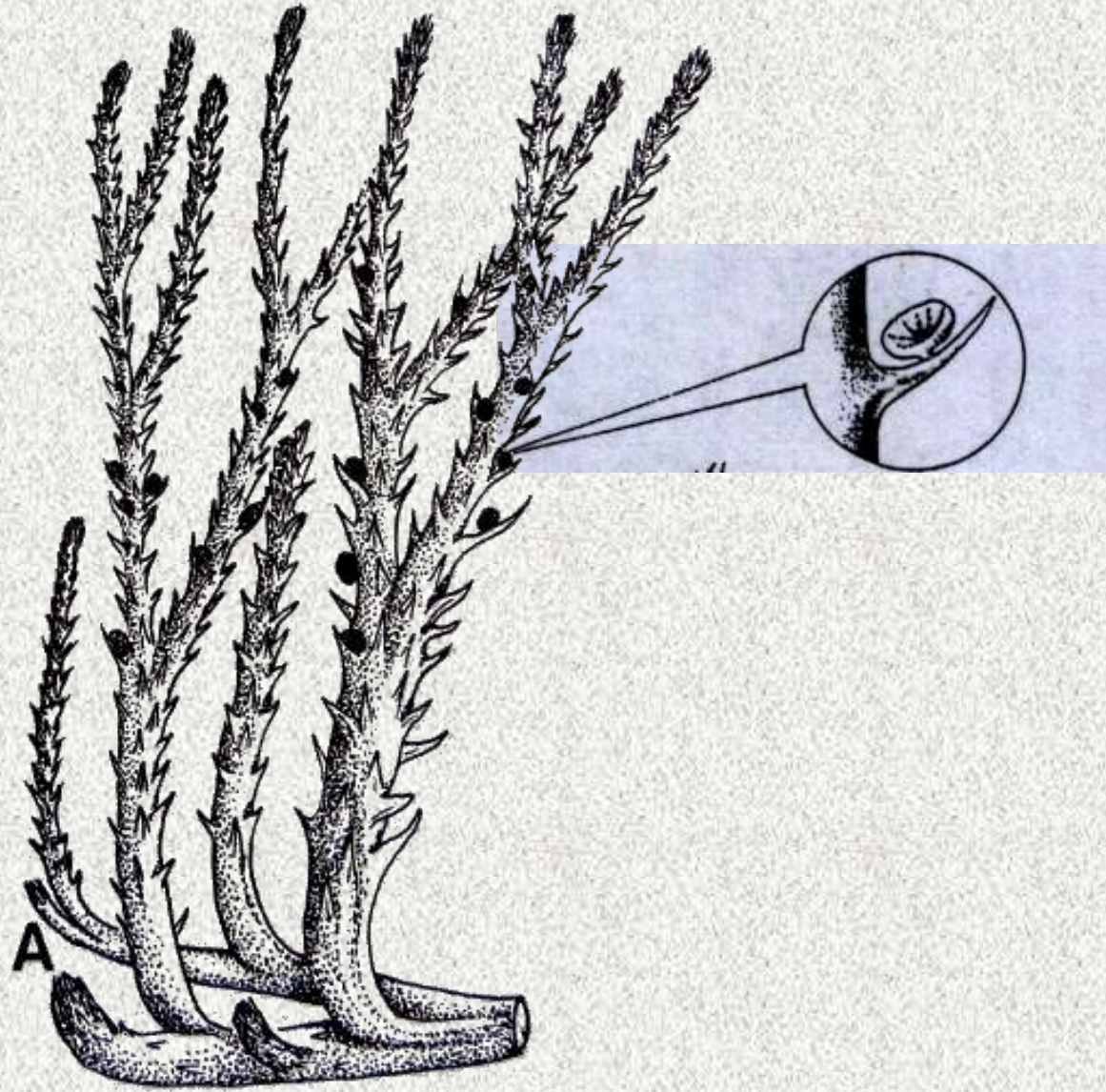
**Класс *Isoëtopsida***

*Lycoperidophyta* – **600-800** ВИДОВ

*Класс Lycorodiosida*

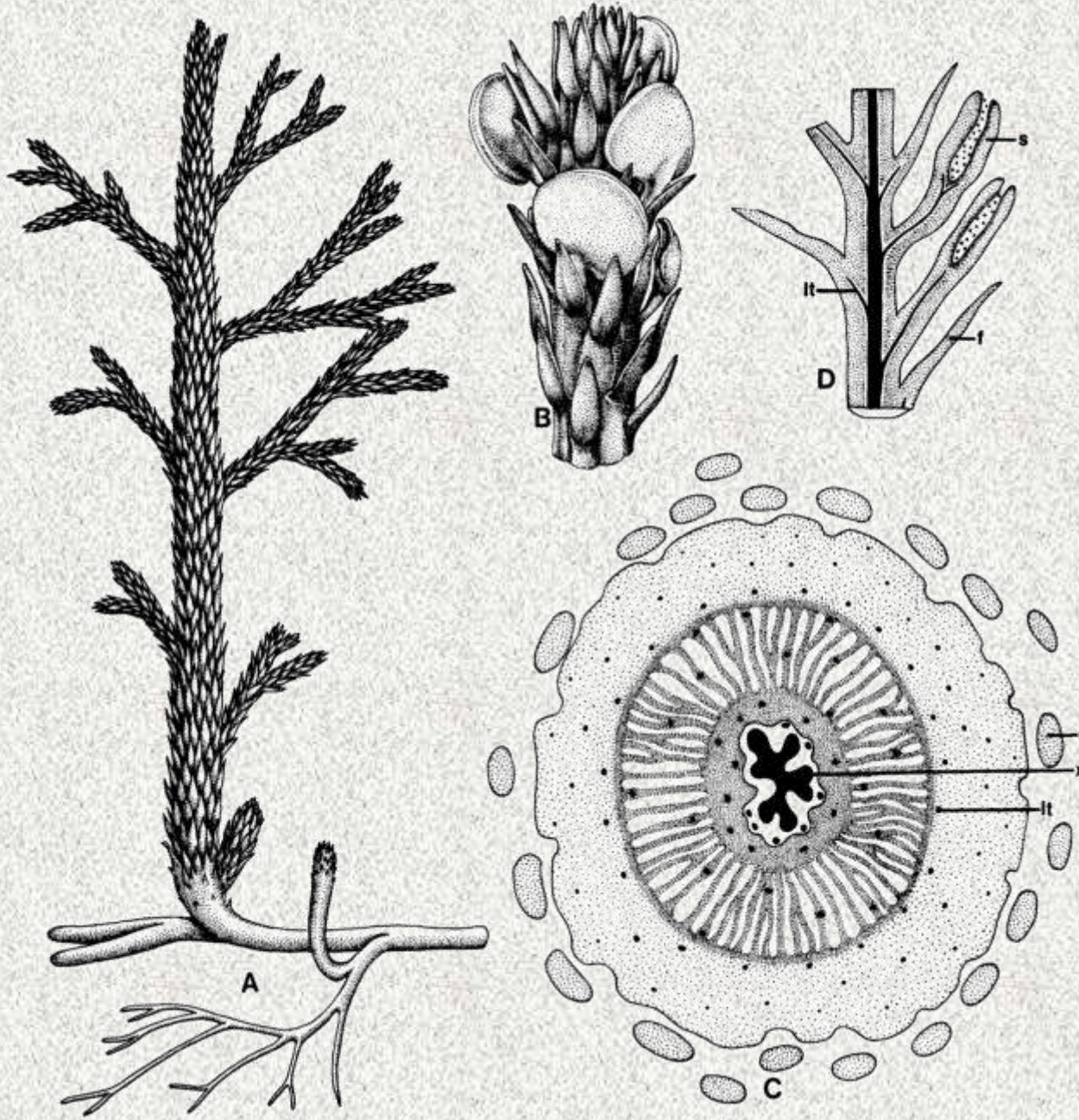
*Порядок †Drepanophycales*

нижний девон —  
верхний девон



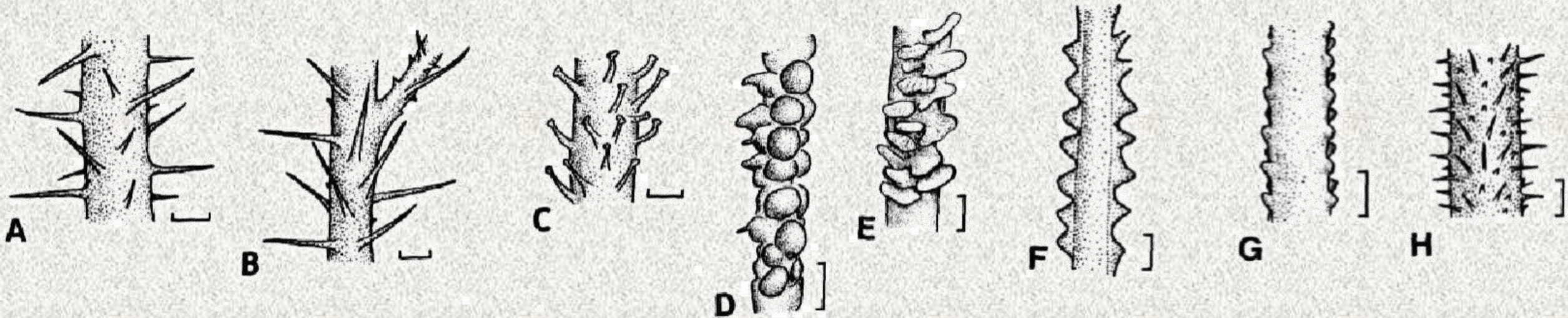
*Drepanophycus spinaeformis*

# *Asteroxylon mackiei*



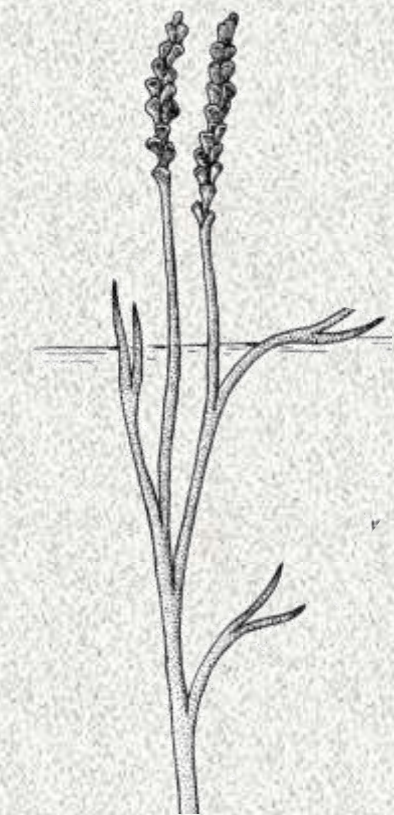
# Энации на осях древних плауновидных

верхний силур –  
нижний карбон

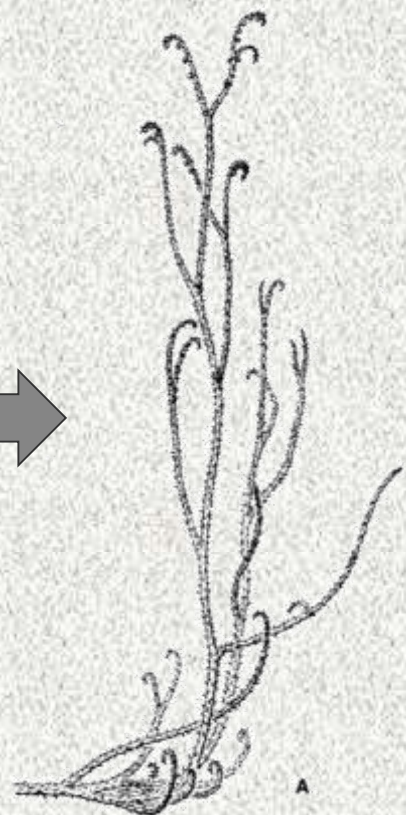


A – *Sawdonia ornata*; B – *Koniora*; C – *Discalis*; D – *Zosterophyllum* sp. type a;  
E – *Zosterophyllum* sp. type b; F – *Serrulacaulis*; G – *Crenaticaulis*; H – *Sawdonia acanthotheca*  
(масштабный отрезок 2 мм).

# Возможное происхождение листьев у Lycopodiophyta



*Zosterophyllum*



*Sawdonia*



*Asteroxylon*



*Drepanophycus*

