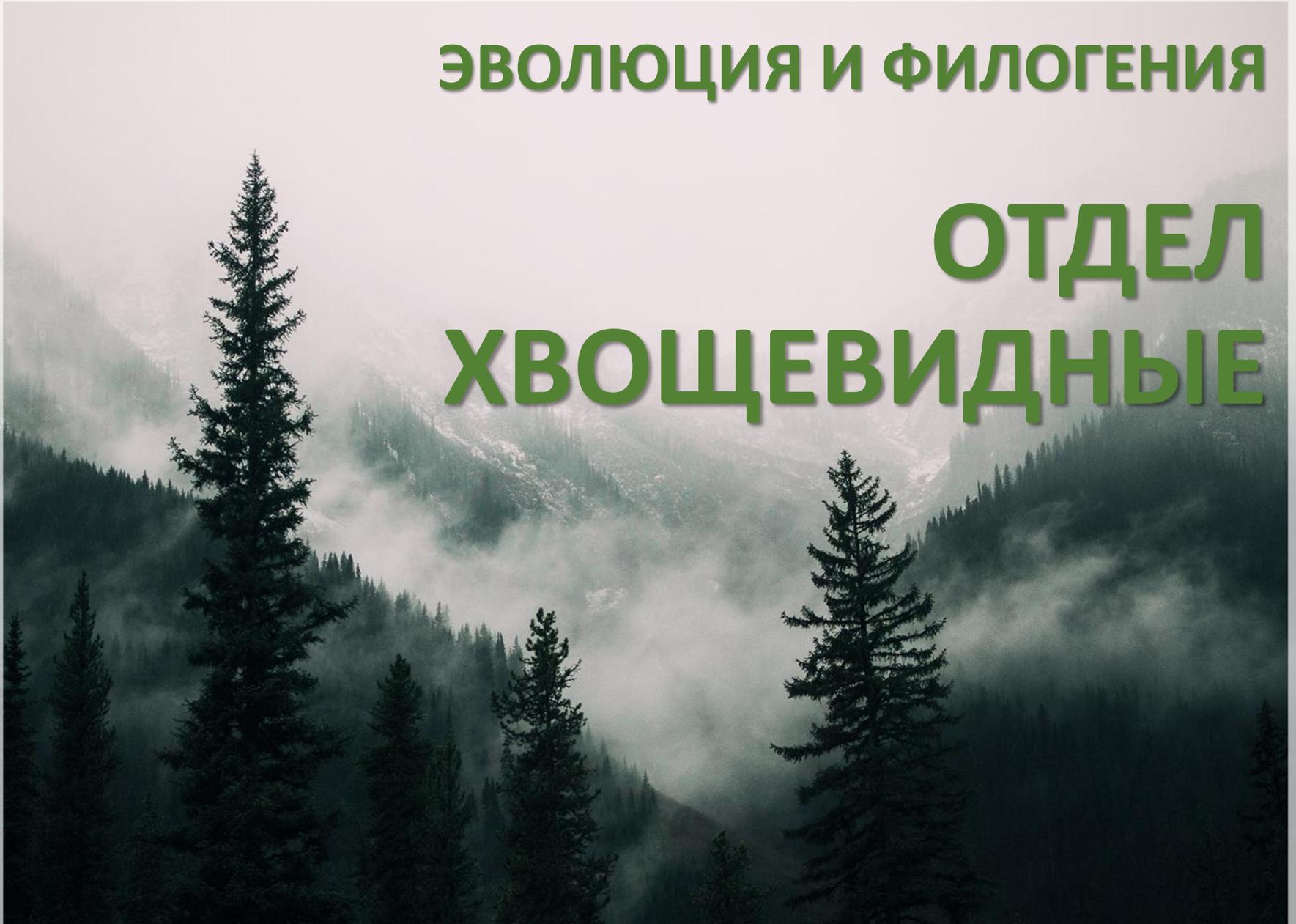


ЭВОЛЮЦИЯ И ФИЛОГЕНИЯ

**ОТДЕЛ
ХВОЩЕВИДНЫЕ**



Хвощевидные (лат. Equisetophyta) - отдел высших споровых растений.



В настоящее время:

Отдел: *Хвощевидные (Equisetophyta)*

Класс: *Хвощевые (Equisetopsoda)*

Порядок: *Хвощевые (Equisetales)*

Семейство: *Хвощевые (Equisetaceae)*

Род: *хвощ (Equisetum)*



К хвощевидным принадлежат как травянистые растения (из ныне живущих и вымерших) со стеблем длиной от нескольких сантиметров до нескольких метров, так и древовидные (только вымершие), иногда достигавшие высоты 15 м, а диаметра более 0,5 м.

Для хвощевидных характерно расчленение побегов на четко выраженные междоузлия и узлы с мутовками ветвей с чешуевидными листьями. Современные хвощевидные исключительно травянистые растения, а ископаемые хвощи могли представлять собой большие деревья до 15 м высотой.





Стробилы

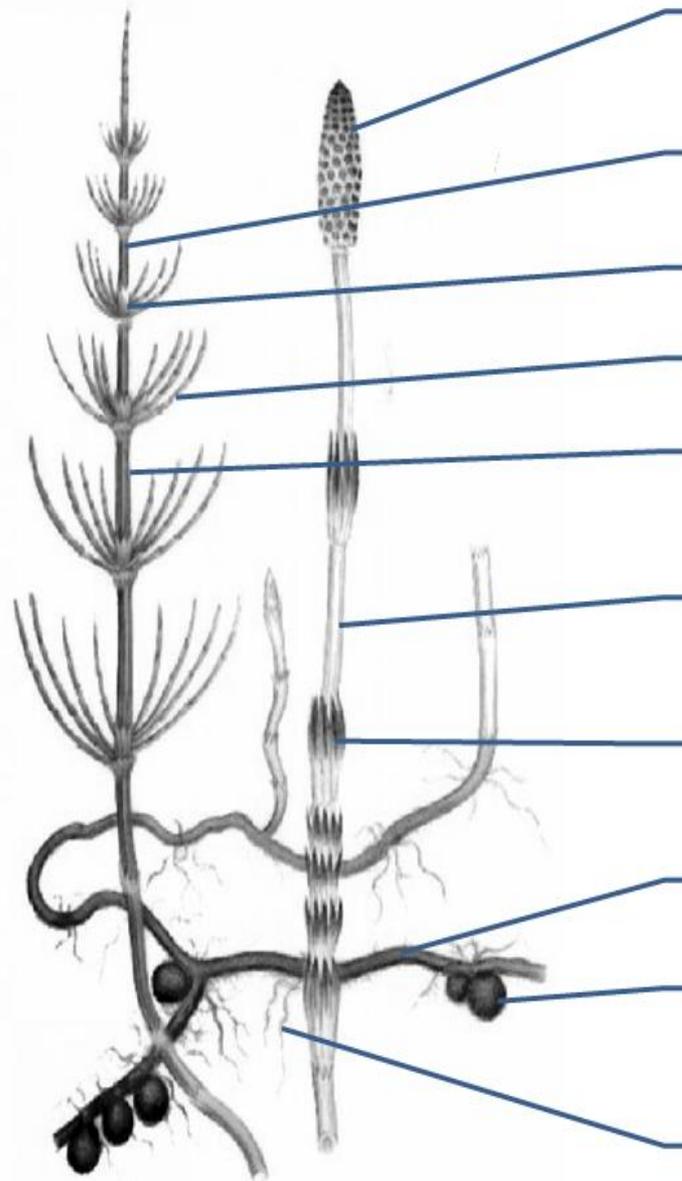


Спорангиофоры

Отличительной чертой хвощей является наличие у них особых структур, несущих спорангии - *спорангиофоров*. Мутовки спорангиофоров могут образовывать или отдельные зоны на стебле или могут быть собраны на концах побегов, образуя стробилы. Все современные хвощи равноспоровые.

Гаметофит хвощей представлен одно- или обоеполыми маленькими недолговечными зелеными заростками величиной в несколько миллиметров. На заростках образуются антеридии и архегонии. В антеридиях созревают многожгутиковые сперматозоиды. Оплодотворение происходит при наличии воды.

Название членистых отражает специфику строения их побегов, которые расчленены на четко выраженные узлы и междоузлия, легко распадающиеся на членики. Членистость обусловлена мутовчатым листорасположением и наличием в нижних частях междоузлий интеркалярной, по которой и происходит разламывание на членики.



Стробил, спороносный колосок

Междоузлие

Узел

Боковые ветви

Вегетативный (летний) побег

Спороносный (весенний) побег

Редуцированные листья

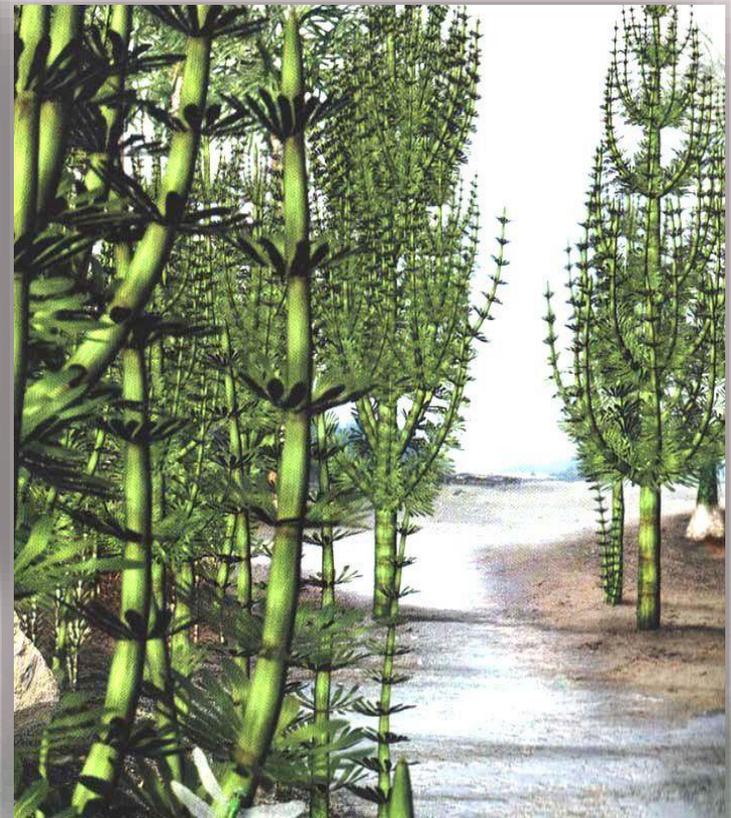
Корневище

Клубень с запасными питательными веществами

Придаточные корни

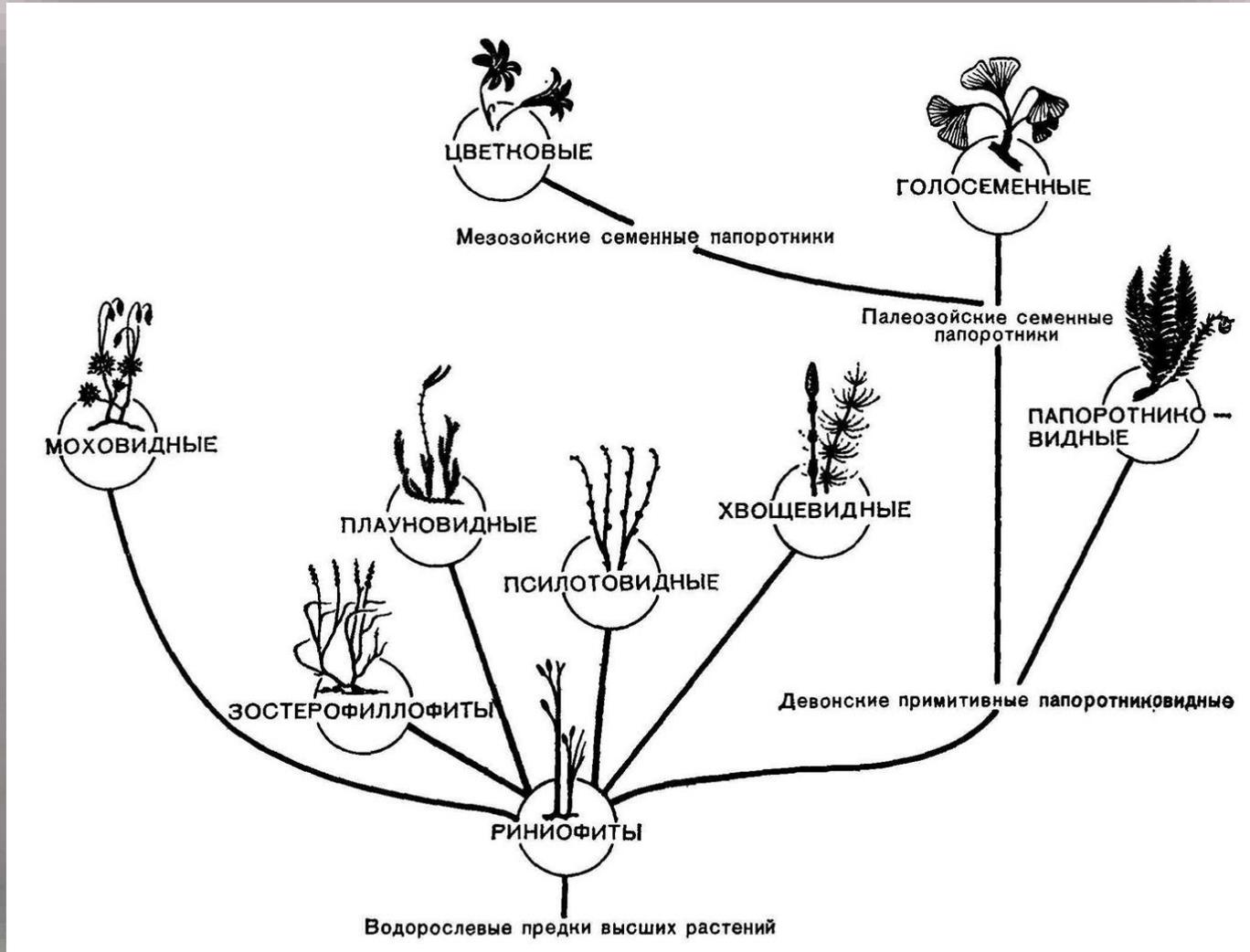
Ископаемые остатки хвощевидных известны из девонских отложений.

В палеозое хвощевидные отличались исключительным разнообразием: среди них встречались травы, кустарники, лианы и деревья, достигавшие 20 м высоты. Вместе с гигантскими плауновидными эти формы образовывали каменноугольные леса.



Каламиты (окаменелости)

Произошли от риниевых (Rhyniales)



Вариант 1:

Отдел: *Хвощевидные (Equisetophyta)*

```
graph TD; A[Отдел: Хвощевидные (Equisetophyta)] --> B[Класс: Гиениевые, или гиениопсиды (Heterosporales)]; A --> C[Класс: Хвощевые (Equisetopsida)]; A --> D[Класс: Клинолистовые, или сфенофиллопсиды (Sphenophyllales)];
```

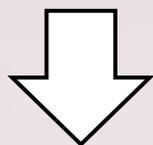
Класс: *Гиениевые, или гиениопсиды (Heterosporales)*

Класс: *Хвощевые (Equisetopsida)*

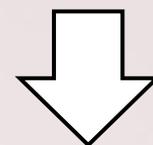
Класс: *Клинолистовые, или сфенофиллопсиды (Sphenophyllales)*

Вариант 2:

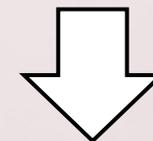
Отдел: *Хвощевидные (Equisetophyta)*



Класс: *Клинолистовые, или сфенофиллопсиды (Sphenophyllales)*



Класс: *Хвощевые (Equisetopsida)*



Порядок:

- *Каламитовые*
- *Хвощевидные*

Гиениевые, или гиениопсиды (*Hyeniopsida*)

Включает порядок гиениевые (*Hyeniales*). К этому классу относятся целиком вымершие растения, существовавшие в девоне (415-370 млн. лет назад). Представителя класса гиения (*Hyenia*) и каламофит (*Calamophyton*), существовавшие в среднем девоне, обладали неясно выраженной членистостью стеблей.



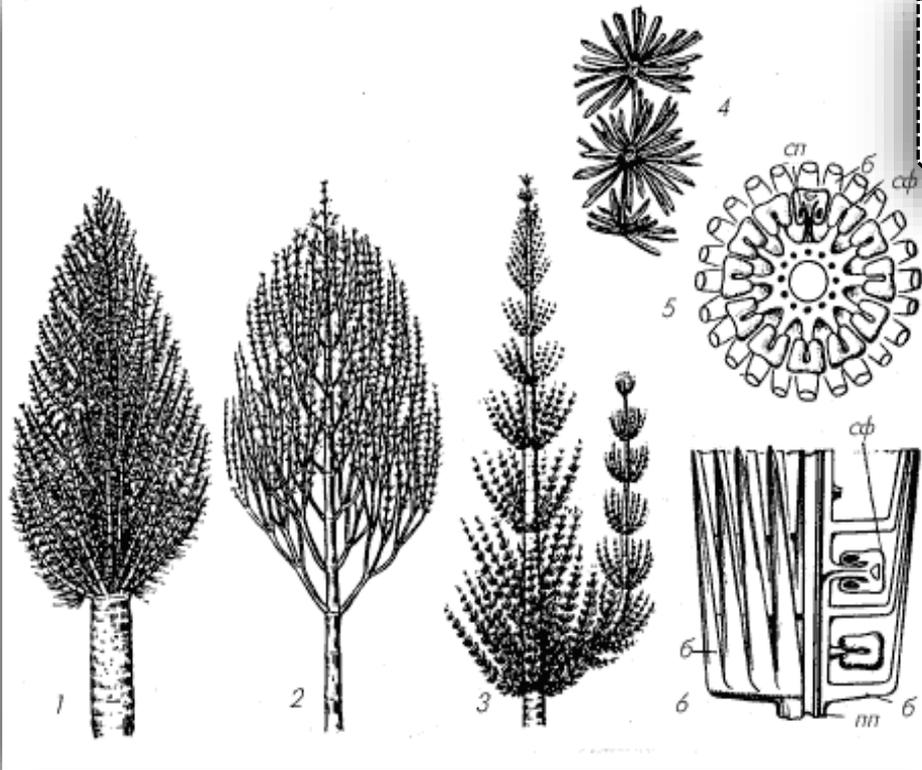
Клинолистовые, или сфенофиллопсиды (*Sphenophyllales*)

Клинолисты (род *Sphenophyllum*) образовывали густые заросли в лесах каменноугольного периода. Побеги некоторых растений этой группы достигали в длину нескольких метров при очень небольшом диаметре (0,1–0,5 см) и были либо полегающими, либо лазающими, о чем свидетельствуют прицепки, обнаруженные на стеблях одного из видов. К узлам молодых участков стебля прикреплялись мутовки из 6–9 клиновидных листьев.



Рис. Клинолистовые (*Sphenophyllopsida*): 1, 2 – клинолист клинолистный (*Sphenophyllum cuneifolium*) (1 – общий вид части растения, 2 – листья разных узлов стебля); 3–5 – стробилы представителей порядка клинолистовых (3 – сфенофиллостаксис водяной (*Sphenophyllostachys aquensis*); 4–5 – сфенофиллостаксис Досона (*S. dawsonii*), (4 – продольный срез части стробила, 5 – поперечный срез стробила в области междуузлия; сп – спорангий, сс – стерильный сегмент спорангиофора, вс – веточка спороносного сегмента спорангиофора)

Хвощевые (*Equisetopsida*)



Древние представители класса хвощевых – каламиты (*Calamites*) – в каменноугольном периоде в значительной мере составляли древесный ярус заболоченных тропических лесов. По внешнему виду каламиты напоминали современные хвощи, только гигантских размеров. Стволы каламитов достигали 10–20 м высоты и 0,5 м в диаметре за счет способности к вторичному утолщению.

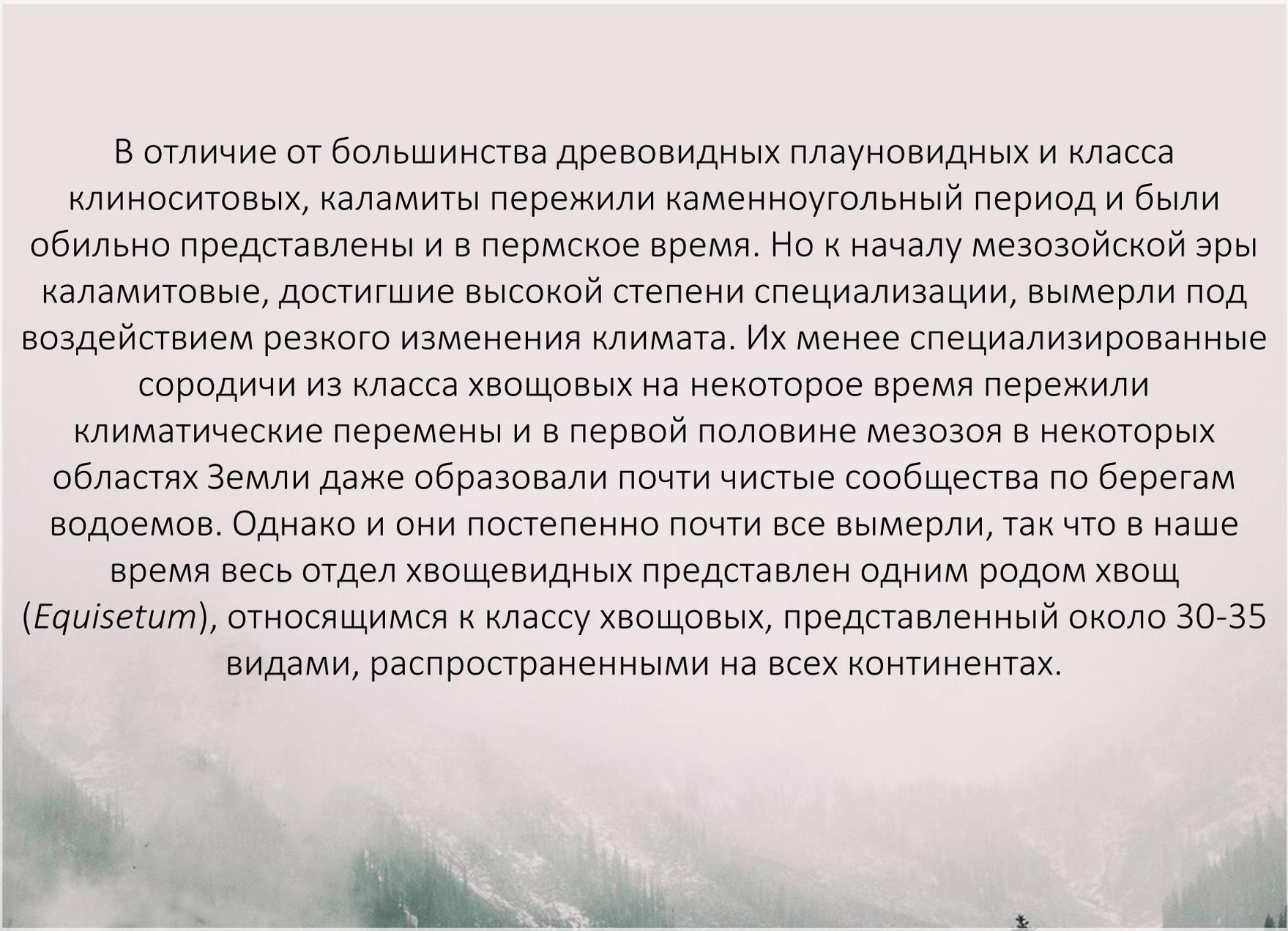
Рис. Ископаемые хвощевые (*Equisetopsida*): 1–3 – каламиты (*Calamites*) с разными типами ветвления; 4 – листья каламитов; 5 – поперечный срез стробила каламита; 6 – часть стробила, вид сбоку: слева – с поверхности, справа – в продольном разрезе (б – брактя, пп – проводящий пучок, сф – спорангиофор, сп – спорангий)

Возможно, все каламиты были разноспоровыми растениями, т.е. формировали мужские и женские споры, а на образующихся из них гаметофитах (заростках), соответственно, развивались либо только мужские, либо только женские половые клетки.

У одного из каламитов (каламокарпон замечательный – *Calamocarpon insignis*) найден мегастробил, в спорангии которого развивалась всего одна мегаспора. Она проросла прямо внутри спорангия, образуя женский гаметофит. Такая крайняя степень редукции числа мегаспор в спорангии отмечена и у древовидных плауновидных палеозоя.



В отличие от большинства древовидных плауновидных и класса клиноситовых, каламиты пережили каменноугольный период и были обильно представлены и в пермское время. Но к началу мезозойской эры каламитовые, достигшие высокой степени специализации, вымерли под воздействием резкого изменения климата. Их менее специализированные сородичи из класса хвощовых на некоторое время пережили климатические перемены и в первой половине мезозоя в некоторых областях Земли даже образовали почти чистые сообщества по берегам водоемов. Однако и они постепенно почти все вымерли, так что в наше время весь отдел хвощевидных представлен одним родом хвощ (*Equisetum*), относящимся к классу хвощовых, представленный около 30-35 видами, распространенными на всех континентах.



Хвощевидные пошли двумя независимыми путями - одна линия дала сфенофилловые, или клинолистовые, с исключительно травянистыми жизненными формами. Вторая линия эволюции - каламитовые - характеризовалась как травянистыми, так и древесными жизненными формами. От очень древних каламитовых произошли хвощовые, дожившие до настоящего времени.

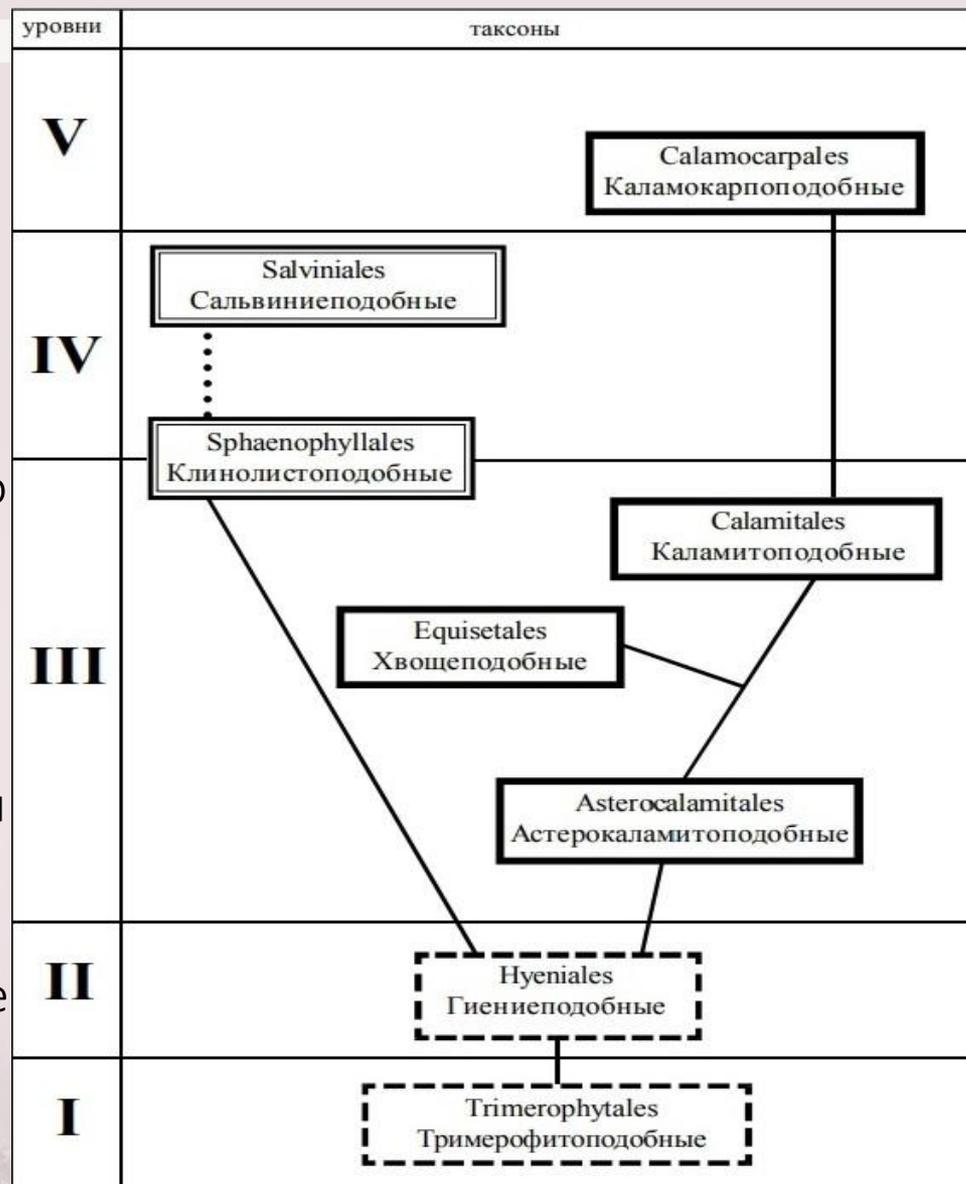
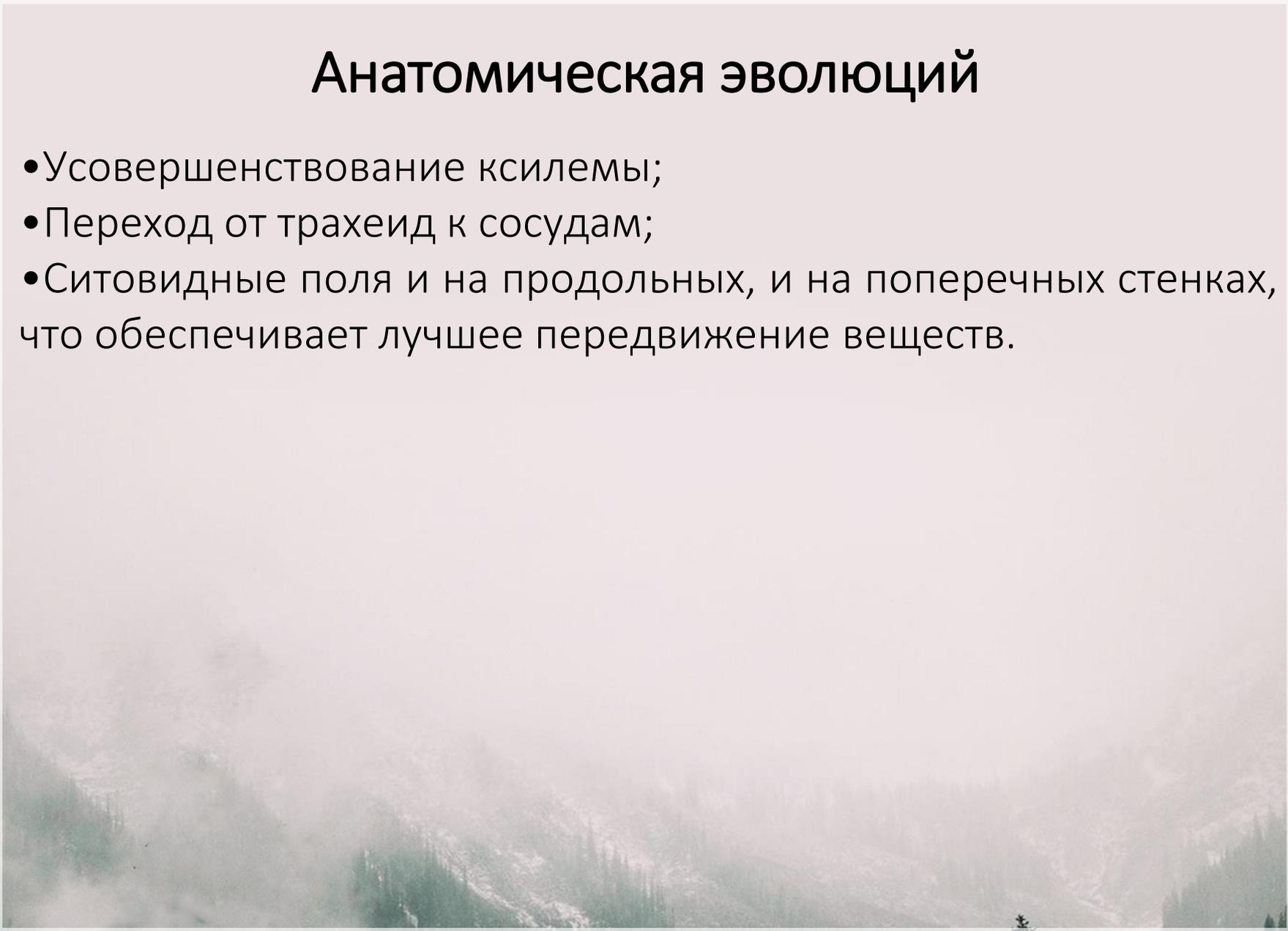


Схема эволюционных отношений
Хвощеобразных (*Equisetophyta*)

Анатомическая эволюция

- Усовершенствование ксилемы;
- Переход от трахеид к сосудам;
- Ситовидные поля и на продольных, и на поперечных стенках, что обеспечивает лучшее передвижение веществ.



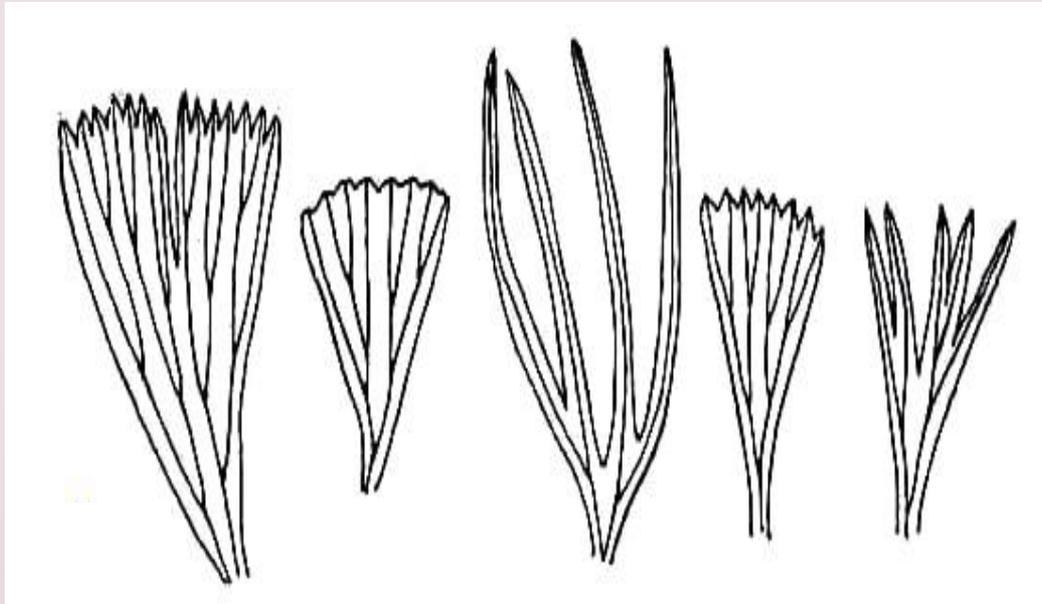
Генеративная эволюция

- Переход от одиночных спорангиев к сорусам;
- От невскрывающихся к открывающимся спорусам;
- Уменьшение количества спор;
- Укорачивание шейки архегония;
- Редукция гаметофита

Морфологическая эволюция

Листья:

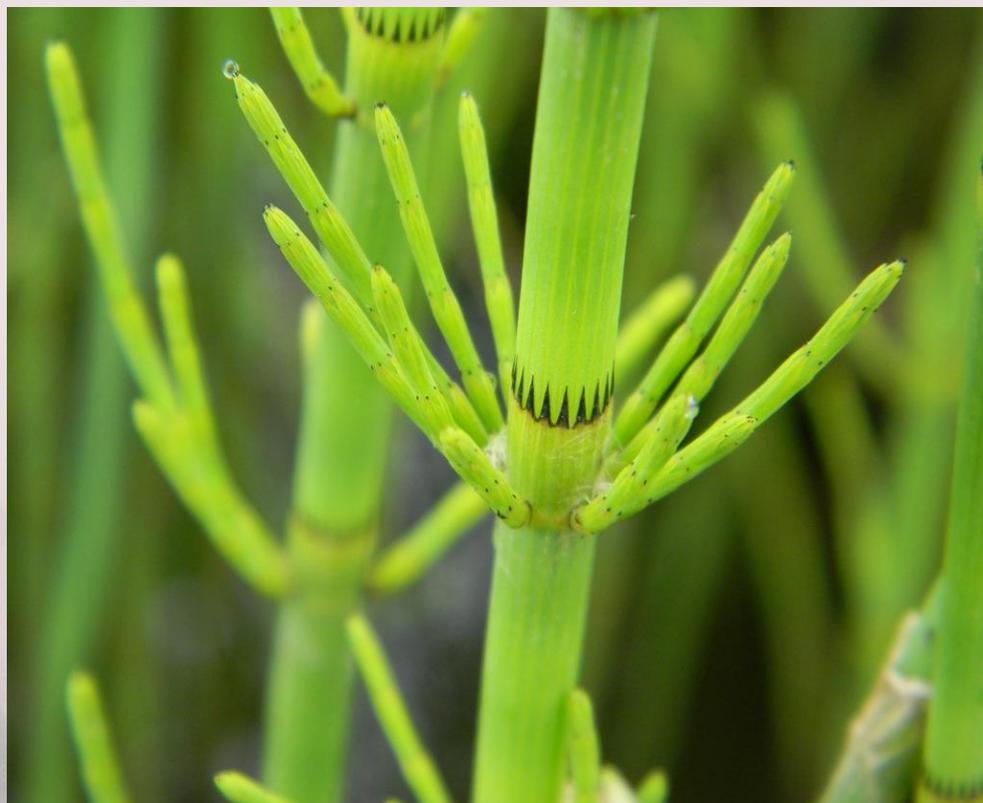
- У наиболее древних — девонских и нижнекарбоновых видов листья были почти до основания рассечены на нитевидные доли, в которые входили дихотомически ветвившиеся жилки.
- У средне- и верхнекарбоновых видов листья имели вид клиновидной пластинки, за что и получили название клинолистных. У одних видов их расширенная вершина была вильчато-раздельная или лопастная, у других видов — цельная, но у всех листьев имелась дихотомически ветвившаяся система жилок. В пределах одного растения листья могли варьировать и по форме, и по степени расчленения листовой пластинки.



Эти древние вымершие виды позволяют проследить, как в результате срастания и редукции теломов происходило формирование мелких простых листьев.

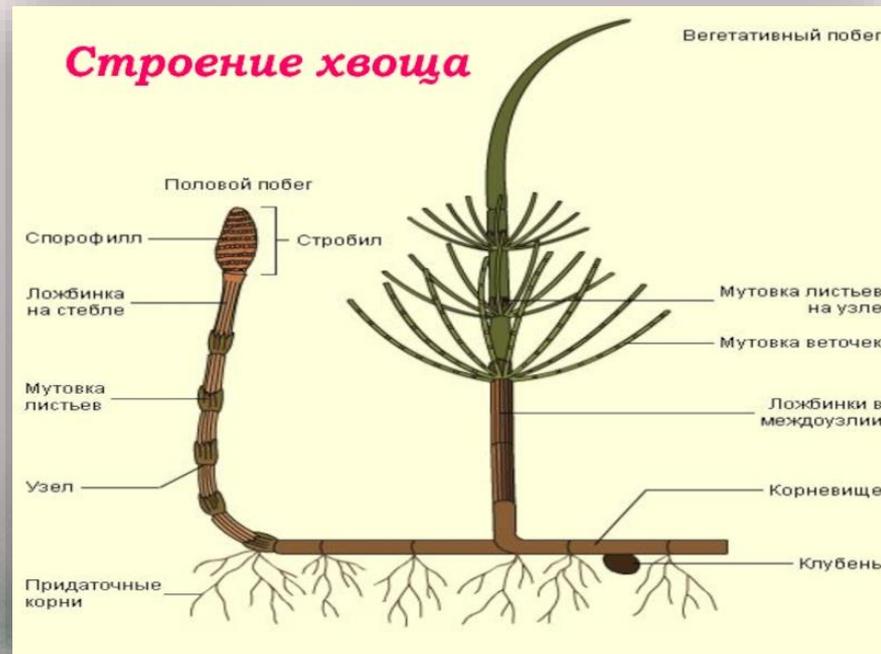
У хвощей и плаунов, листья принадлежат уже спорофиту и имеют нормальное строение, но они очень малы и работа их невелика. У хвощей ассимиляция углерода производится главным образом стеблями и веточками, листья в ней почти не участвуют, их значение иное, они охраняют от света растущую зону каждого междоузлия, чем задерживают в ней дифференцировку тканей, а отсутствие дифференцировки сохраняет неизменною зародышевую ткань, главная функция которой — деление клеток и рост всего органа.

- Для современных хвощей характерны весьма своеобразные листья - их листовые пластинки сильно редуцированы до небольших темных, иногда зеленых или бесцветных зубчиков, а хорошо выраженные влагалища срослись в общее пленчатое влагалище.



Корень:

Подземная часть хвощей представлена сильно развитым корневищем, в узлах которого формируются придаточные корни. У некоторых видов (хвощ полевой) боковые ветви корневища превращаются в клубни, которые служат местом отложения запасных продуктов, а также органами вегетативного размножения. Очень мощная корневая система.



Ткань:

Тканевое строение хвощей по сравнению с плаунами несколько усложняется, а внутри их стебля находятся воздухоносные полости. Их проводящие пучки очень бедны ксилемой. Самые старые части их ксилемы вскоре исчезают, и на их местах образуются крупные полости, которые на поперечном срезе стебля выглядят как кольцо так называемых каринальных полостей. В расширенной сердцевине возникает большое воздухоносное межклеточное пространство (сердцевинная полость), а в первичной коре — кольцо из так называемых валлекулярных (ложбиночных) полостей (под ложбинками на поверхности побега).



Развитие стеллы:

- **Стела** – совокупность первичных проводящих пучков вместе с заключенными между ними прочими тканями и примыкающим к коре перициклом.
- **Артростела** (характерна для хвощей) является разновидностью эустелы, представлена закрытыми пучками, расположенными вокруг центральной полости стеллы и соединяющимися в узлах. Последнее звено в эволюции стеллы стебля представляет собой *атактостела* однодольных растений.
- В оболочках клеток эпидермы и на их поверхности откладывается **кремнезем** в виде гомогенного прочного слоя, покрытого кутикулой с восковым налетом .



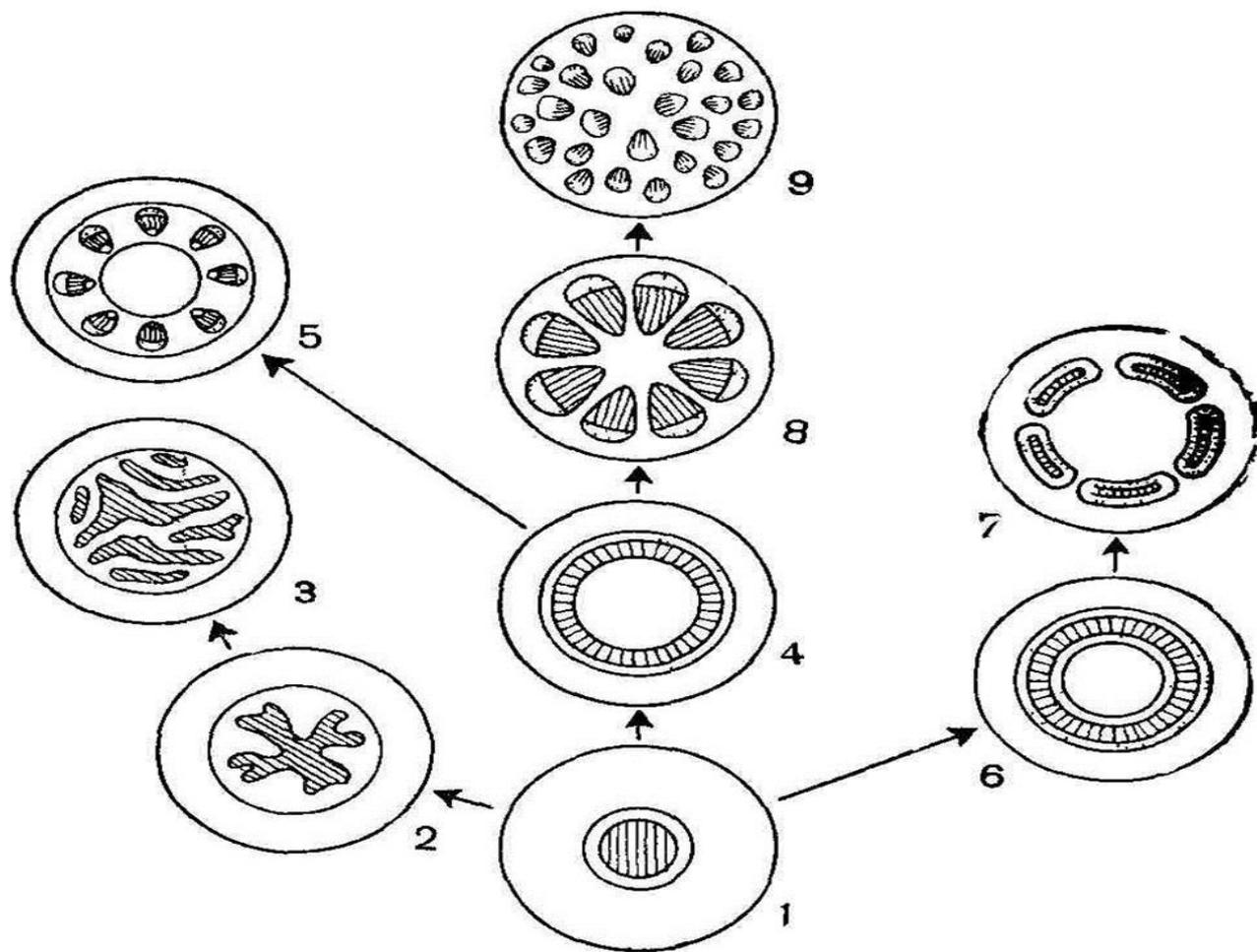
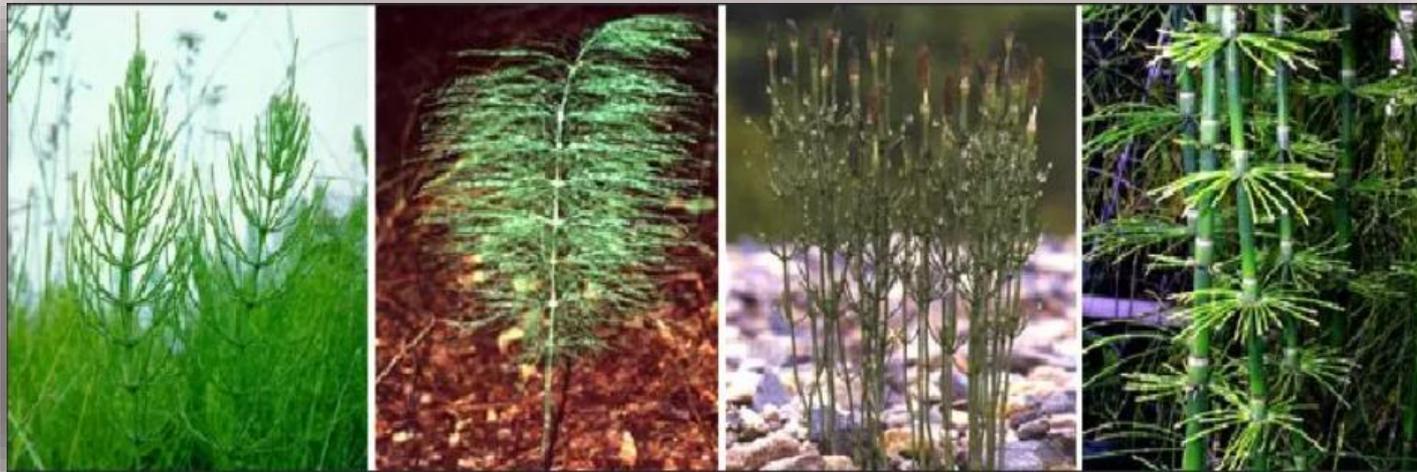


Рис. 13. Схема эволюции стелы:

1 — протостела; *2* — актиностела; *3* — плектостела; *4* — эктофлойная сифоностела; *5* — артростела; *6* — амфифлойная сифоностела; *7* — диктиостела; *8* — эвстела; *9* — атактостела.

Адаптация к экологическим условиям

Хвощи, растущие в условиях избыточного увлажнения, обладают признаками гигрофитов – у них слабо развита водопроводящая система, но хорошо представлена воздухоносная ткань. Одновременно эти растения могут нести и признаки ксерофитов – погруженные под поверхность эпидермы замыкающие клетки устьиц, закрытые устьица на старых участках стебля, сильно развитая механическая ткань, фотосинтезирующие стебли, редуцированные листья.



Хвощи распространены довольно широко на Земле. Наибольшее их разнообразие сосредоточено в Северном полушарии. Аборигенных видов нет в Австралии, Новой Зеландии и тропической Африке.

Причины вымирания

К концу палеозоя - началу мезозоя *каламитовые*, достигшие, вероятно, крайней степени специализации, при резком изменении климата Земли вымерли.

Менее специализированные родичи каламитовых - хвощовые (*Equisetaceae*) пережили эпоху резкого изменения климата и в первой половине мезозоя в некоторых областях Земли даже образовывали почти чистые сообщества по берегам водоемов. В конце концов почти все представители хвощевидных также вымерли, и от некогда процветавшего на Земле отдела до наших дней дошел лишь род хвощ.



Современные представители

Типичным представителем Хвоцевидные является хвощ полевой:





Equisetum arvense L. (семейство Equisetaceae)

Хвощ полевой

Equisetum sylvaticum L.
(семейство Equisetaceae)
Хвощ лесной



Equisetum hyemale L. (семейство Equisetaceae)
Хвощ зимующий





Equisetum palustre L.
(семейство Equisetaceae)
Хвощ болотный

Equisetum pratense Ehrh.
(семейство Equisetaceae)
Хвощ луговой



Equisetum fluviatile L. (семейство Equisetaceae)
Хвощ приречный



Выводы

- Отдел Хвощевидных (*Equisetophyta*) – высшие споровые растения с особой морфологией листьев, членистыми побегами, особым расположением спорангиев. Обладают большой морфологической пластичностью.
- Их далекими предками были древние риниофиты. Хвощевидные рано отделились от общего корня и представляют довольно обособленный отдел высших споровых растений.

A misty mountain landscape with evergreen trees and a valley. The scene is hazy, with soft light filtering through the fog. The mountains are covered in dense evergreen forests, and a valley is visible in the distance. The overall atmosphere is serene and quiet.

Спасибо за внимание!