

# Отдел Polypodiophyta (папоротникообразные)

300 родов, более 12 тыс. видов. Третий после цветковых и мохообразных по числу видов.

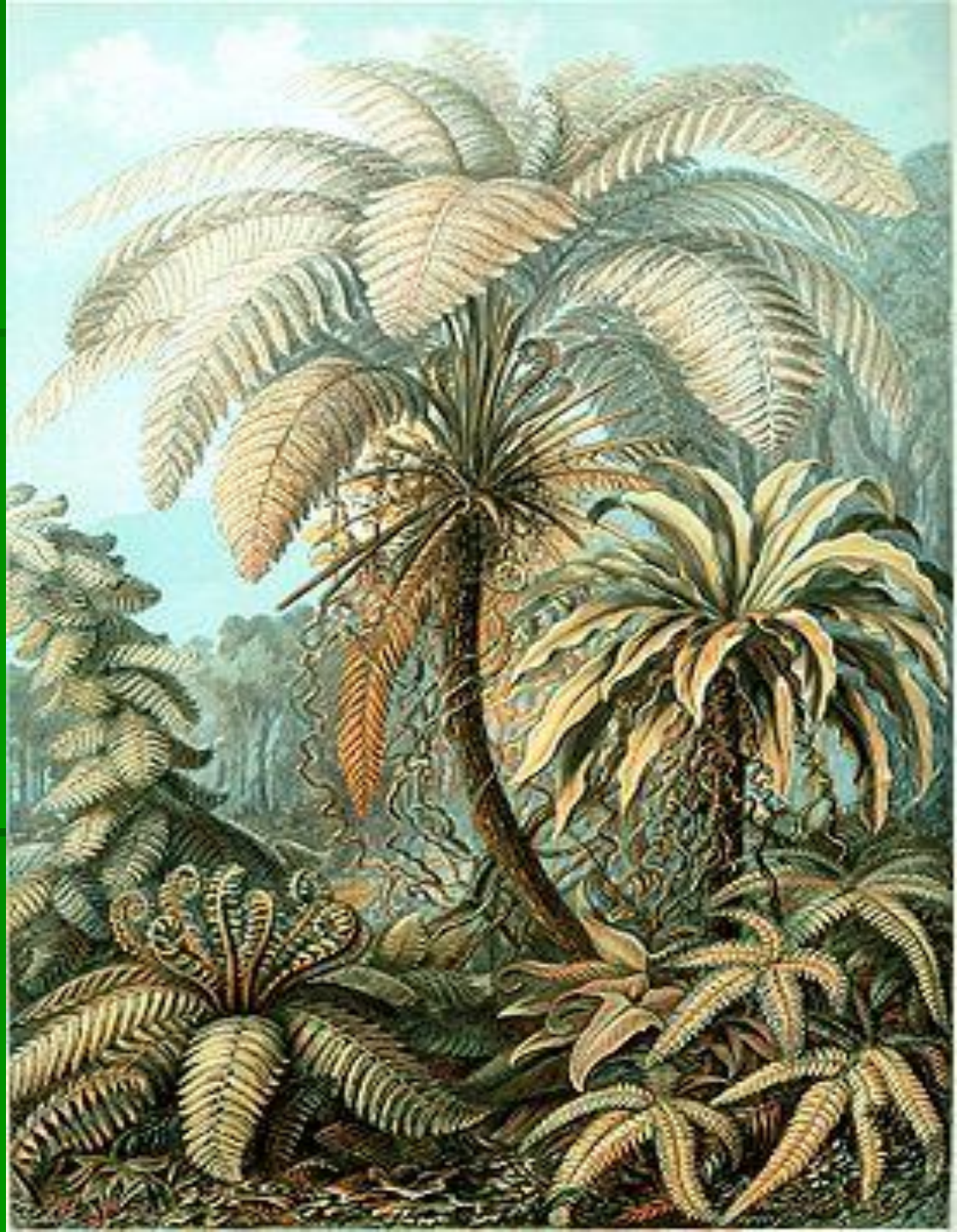
Известны с конца раннего Девона (около 400 млн. лет назад). По возрасту уступают только Rhyniophyta и Lycoperidophyta.

Один из самых дискуссионных среди высших растений отделов в отношении систематики и филогении. Спорны: геологическая история, объем отдела, систематика внутри отдела. В последние пять лет произошел существенный пересмотр как объема самого отдела папоротникообразных, так систематического положения ряда семейств (Pryer et al, 2001, 2004; Schneider et al, 2004).

Все эти разногласия отражают отсутствие четких критериев для определения «папоротника».



- В карбоне крупные древовидные папоротники наравне с другими споровыми растениями росли в обширных влажных лесах, остатки которых образовывали залежи каменного угля. Предками папоротниковидных были некоторые группы, близкие к риниофитам, возможно, какие-либо тримерофиты.



## ПАПОРОТНИКОВИДНЫЕ- POLYPODIOPHYTES

Современные папоротники распространены по всему земному шару, и встречаются в самых разнообразных местообитаниях, начиная с пустынь и заканчивая болотами, озерами, рисовыми полями и солоноватыми водами.

Поэтому папоротники очень разнообразны по внешней форме, внутреннему строению, физиологическим особенностям и размерам.

- Специалисты, которые занимаются изучением папоротников, называются птеридологи.
- Папоротники – это древняя и в то же время процветающая группа высших растений. Встречаются на земле, в воде, на деревьях (эпифитные). Отдел представлен травянистыми и древовидными формами.
- Особенности: крупнолистность (мегафилия), хорошо развита корневая система и отсутствует спороносный колосок.
- Папоротники умеренной зоны северного полушария – это наземные, многолетние растения, корневищные, травянистые. Нет стебля. Он видоизменен в корневище. Имеются придаточные корни.
- Лист называется **ВАЙЯ**, морфологически соответствует целым ветвям их предков риниофитам. Характеризуется верхушечным ростом.
- Листья перистые, перисто-сложные на черешке.



- Корни папоротника чаще придаточные. Это значит, что главный корень не получает дальнейшего развития, и вместо него развиваются корни из стебля, а иногда из основания листьев. Стебли разнообразны по строению. Ползучие или вьющиеся стебли называют корневищем. Оно может быть длинным, коротким или клубневидным. Часто на корнях образуются выводковые почки, которые служат для вегетативного размножения.



«Улитки» - это будущие вайи. Закручены, т.к. преобладает верхушечный рост. Функции вайи – фотосинтез, спороношение. С нижней стороны вайи – точки – это СОРУСЫ, в них спорангии, в спорангиях споры. СОРУСЫ – это группа спорангиев. Листья рассеченные или цельные. Папоротник можно вырастить дома!

Наибольшее их разнообразие наблюдается во влажных тропических лесах. Среди них встречаются **древовидные** представители, достигающие иногда высоты 25 м, с диаметром ствола до 50 см. У них, в отличие от остальных папоротников, имеется прямостоячий ствол, несущий на верхушке крону листьев.





Очень много во влажном тропическом лесу и разнообразных эпифитных папоротников, поселяющихся на других растениях. Наиболее известны виды рода платициериум, или олений рог (**Platyserium**), с их необычными, дихотомически ветвящимися листьями, по форме отдаленно напоминающими рога оленя (Азия, Южная Америка, Африка, Австралия).





Существует также несколько видов плавающих  
многолетних папоротников, обитающих в водоемах

FILICOPHYTA Salviniales



*Azolla sp.*

**Азолла** - мелкий плавающий папоротник в юго-восточной Азии, образующий на водной поверхности настоящий плотный ковер, похожий на кружевной мох. Плавучие стебли горизонтальные, разветвленные и покрыты чешуйками. Крошечные листья состоят из нижнего сегмента, погруженного в воду, и верхнего – плавающего сверху.

Именно у плавающего сегмента есть специальная направленная вниз лопасть (кармашек), в которой с растением сосуществует цианобактерия (Анабена – нитчатая цианобактерия- сине-зеленая водоросль) и представляет собой симбиоз, который приводит к тому, что эта бактерия усваивает свободный азот воздуха, накапливает его (50 кг с 1 га папоротника). Погибая, папоротник освобождает N.

Как и прочие растения, плавающие по поверхности, азолла усваивает питательные вещества всей поверхностью, хотя имеет и хорошо развитое корневище.



Одна из наиболее известных разновидностей – азолла каролинская, именуемая также водяным папоротником. Длина горизонтального разветвленного стебля может достигать 2,5 м. Листья чешуйчатые, посаженные супротивно, имеют зеленую окраску с бесцветным краешком, а осенью становятся бурыми.





Водный папоротник Сальвиния плавающая встречается в самых различных местах: в Африке, в тропических и умеренных широтах Азии, в южной Европе. В России сальвиния тоже растет, но только в южной части страны, в бассейнах рек Волга (в нижнем течении), Дон, Кубань.



FILICOPHYTA *Salvinales*

***Salvinia natans* – водный папоротник, нет корней.**

- По своему внешнему виду сальвиния представляет собой стебель длиной около 15 см, на котором располагаются узлы (мутовки) с тремя листочками.
- Два листа овальной формы светло-зеленого цвета постоянно находятся на поверхности воды. Их размер редко превышает 1,5–2 см в длину. Эти листочки покрыты множеством волосков, причем на нижней стороне каждого листа волоски намного гуще, чем на верхней, обращенной к свету. В этих волосках скапливаются пузырьки воздуха, за счет которых листья (и весь стебель) плавают на поверхности воды.
- Третий листочек, опускающийся вертикально вниз, совсем не похож на обычный лист: он рассечен на несколько полосок. По своему виду он напоминает корневые отростки. Находясь полностью в воде, такие отростки всасывают из воды необходимые для жизни всего растения микроэлементы.
- На стебле, около оснований подводных корней висят гроздья небольших шариков, именуемых в науке спорангиями.



## Марсилия четырехлистная – *Marsilea quadrifolia*



© 2002 Eleanor Saulys



Среда обитания марсилии – Северная Америка, Евразия, Африка. Встречается в пресноводных водоемах с медленным течением. Марсилия четырехлистная имеет ползучую корневую систему, которая стелется по грунту. От корня идет ряд отдельных побегов. На верхушке каждого побега есть жесткие, глянцевые, аккуратно разделенные на 4 равные части темно-зеленые листья, внешне напоминающие клевер. Иногда встречается 1 или 2 листка, что зависит напрямую от условий содержания (освещения и параметров воды). У листка могут быть разные характеристики:

- Черешок длиной 2-3 см, и листьями с диаметром 4-5 мм.
- Черешок длиной 10 см с листьями диаметром 2 см.
  - Каждая точка роста на корневище имеет в зоне побегов мочковатые корешки.

При тусклом и рассеянном освещении, марсилия четырехлистная даст высокие листья. Из растения можно смоделировать ковровый покров, сформировав многоуровневый дизайн. За счет ползучей корневой системы, марсилию можно прикрепить к корягам, где она прирастет.

**Папоротники стран умеренного климата**, в том числе лесной зоны европейской части России, – наземные многолетние корневищные травы без надземного стебля. Имеется лишь подземный в виде **корневища**, от которого отходят **придаточные корни**. Предпочитают сырые, прохладные тенистые леса и склоны оврагов.



В отличие от листьев прочих растений, листья папоротников длительное время продолжают верхушечный рост, образуя при этом в начале роста (а у некоторых видов – и во взрослом состоянии) характерную разворачивающуюся “улитку”, что связано с неравномерным ростом верхней и нижней сторон вайи.

FILICOPHYTA Filicales

В почке зачатки листьев улиткообразно закручены. Лист растет верхушкой.



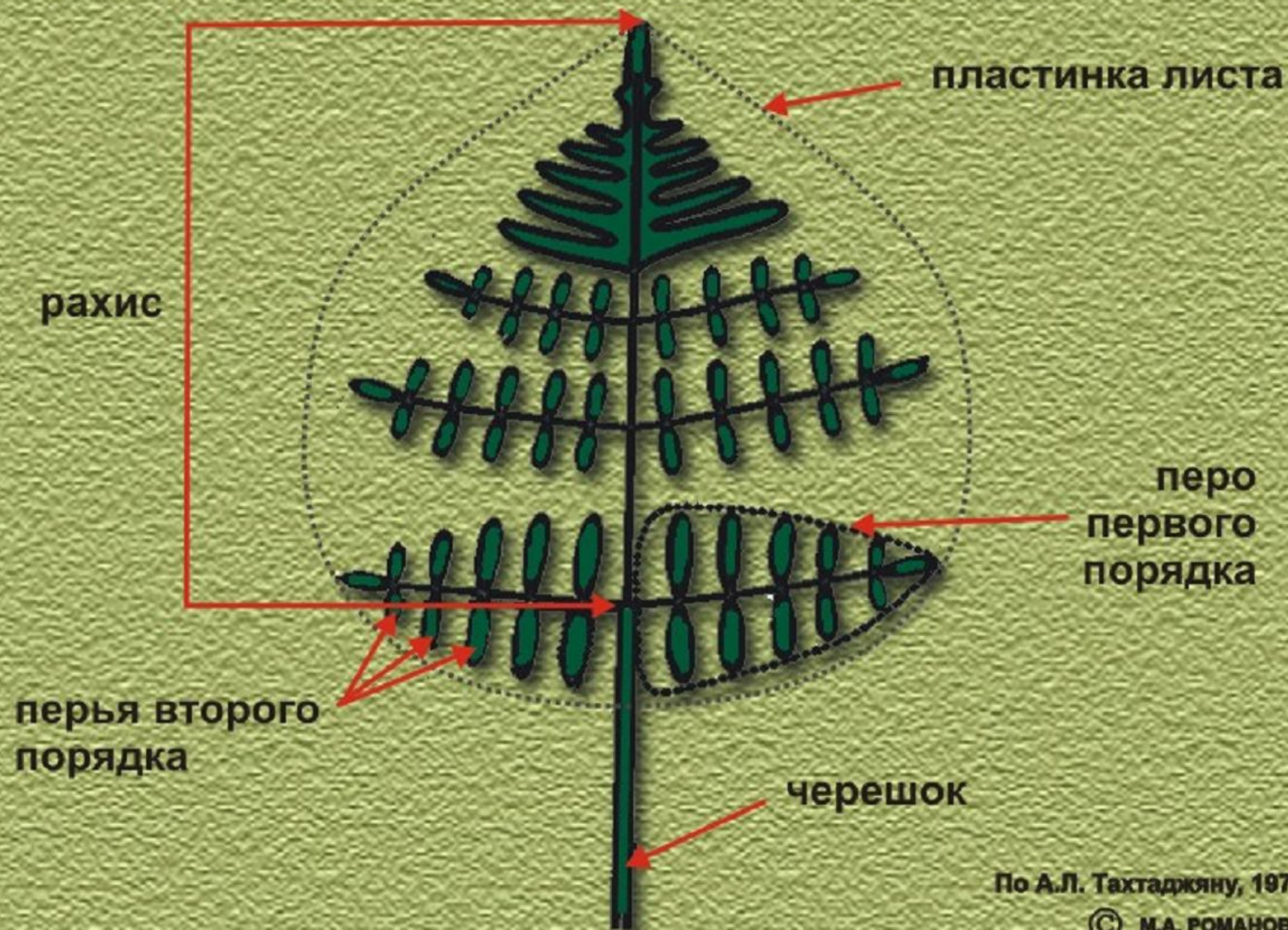


**Морфология спорофита:  
облик папоротника формируют крупные  
многократно перисто рассеченные листья**





# СХЕМА СТРОЕНИЯ ЛИСТА ПАПОРОТНИКА



По А.Л. Тахтаджяну, 1978

© М.А. РОМАНОВА



Спорангии папоротников никогда не бывают собраны в стробилы, и, обычно, находятся на листьях. Тип, способ вскрывания и расположение спорангиев – основные признаки в систематике папоротников.



*Botrychium lunaria* –  
спороносный и  
вегетативный сегменты  
листа



*Matteuccia struthiopteris* - спороносные и  
вегетативные листья



*Polypodium vulgare* –  
спорангии на нижней стороне  
листа



Спорангии могут располагаться одиночно (реже) или собраны в группы – сорусы (чаще). Иногда спорангии срастаются в синангии.



*Osmunda sp.*

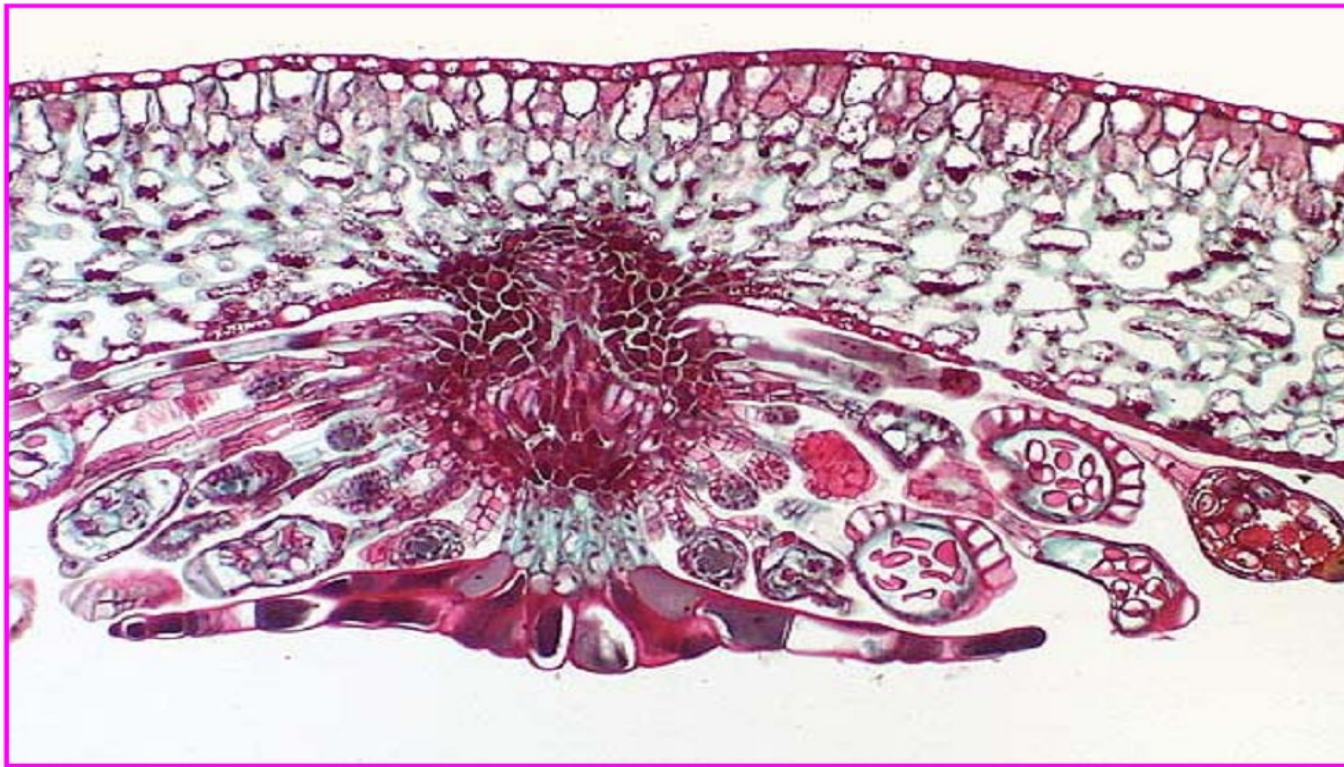


*Polypodium vulgare*



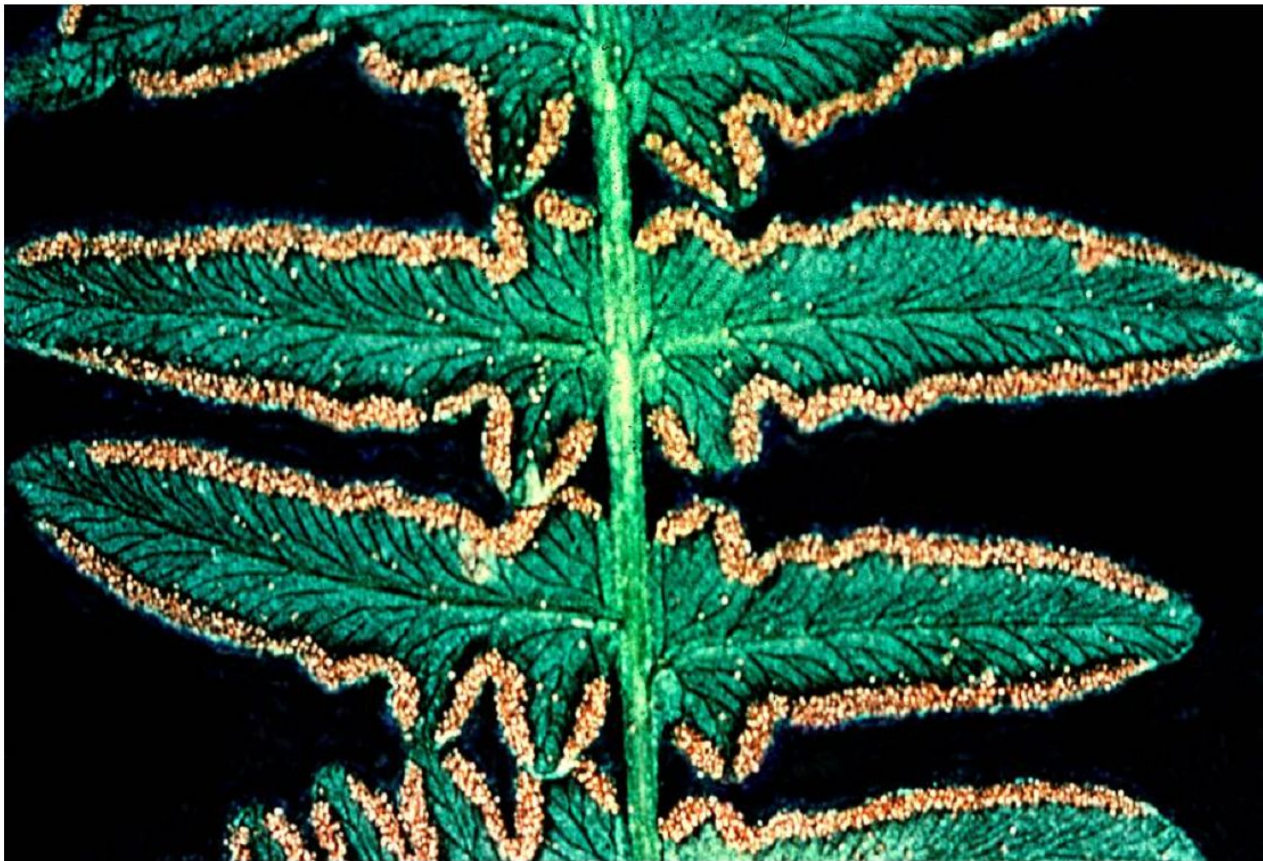
**Сорусы** расположены с нижней, лучше защищенной стороны листьев. У многих наших папоротников они состоят из выпуклого ложа (рецептакула), к которому с помощью ножек прикрепляются спорангии.

Обычно спорангии дополнительно защищены индузием (греч. *indusium* - покрывало). Чаще считают, что индузий – вырост ложа, или рецептакула – орган листового происхождения.



Иногда эту функцию выполняет завернутый край пластинки листа. Например, у орляка обыкновенного (*Pteridium aquilinum*).

Типы расположения сорусов и типы индузиев.



*Pteridium aquilinum* – непрерывный краевой сорус



**Cystopteris sp. – сорусы вдоль средней жилки,  
индузий почковидный.**



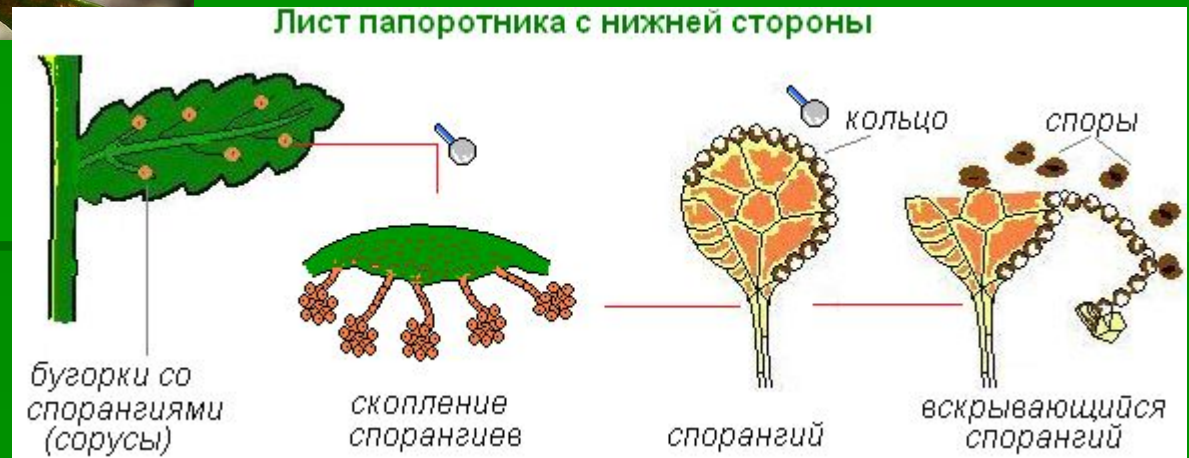
# Цикл развития папоротника



Общие черты для всех папоротников: в онтогенезе сменяют друг друга два свободно живущих поколения: спорофит (доминирующий) и гаметофит. Спорофит – это зеленое растение – образует спорангии (коричневые бугорки) на нижней стороне вайи или на специализированных листьях (спорофиллах). Спорангии рассеивают 1000 спор, в хороших условиях каждая прорастает в тонкую зеленую пластину  $d \sim 6$  мм. Это гаметофит. На нем развиваются архегонии и антеридии.



- В середине лета на нижней стороне листьев появляются группы спорангиев – сорусы, в виде коричневых точек. Спорангии имеют форму чечевицы на длинных ножках.



В спорангиях хорошо выражено механическое кольцо в виде узкой полосы, опоясывающее спорангий, не смыкающееся с одной стороны. Когда кольцо подсыхает, в его свободной части стенки спорангия разрываются и споры высыпаются. Это приспособление для распространения спор.

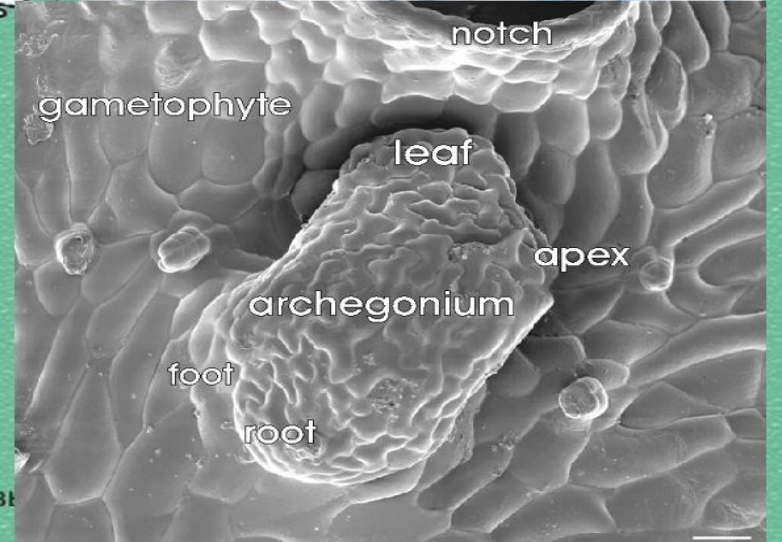
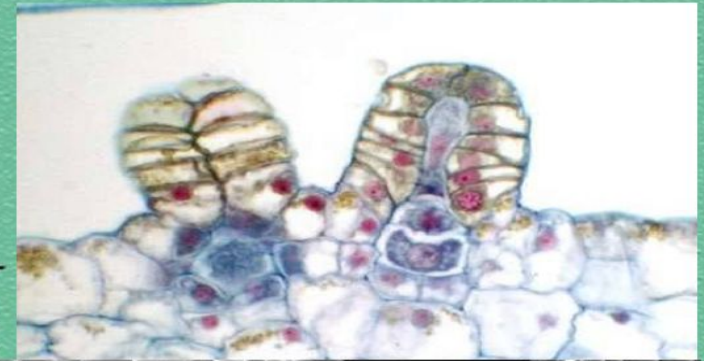
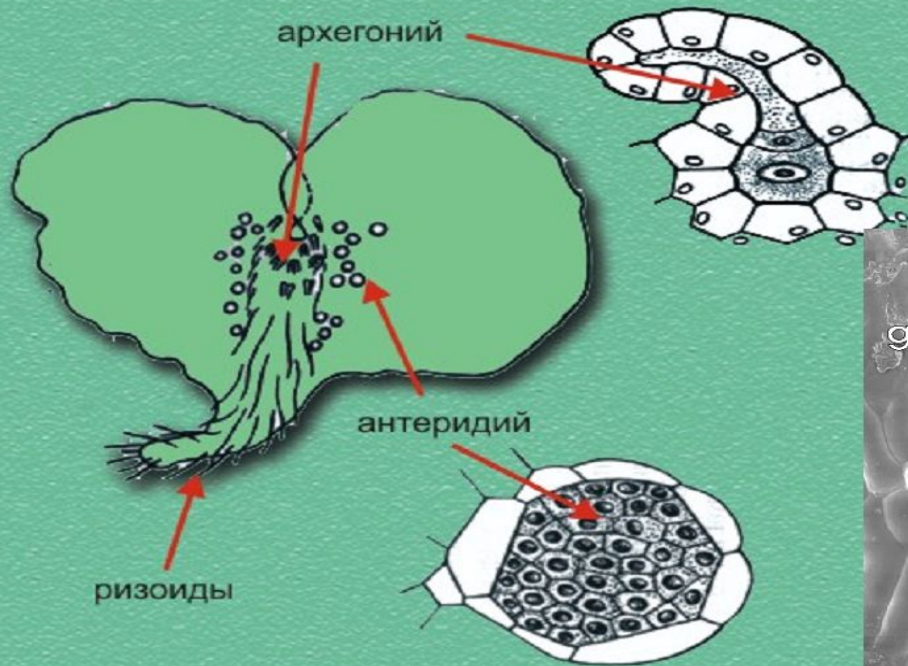
- Внутри кольца находятся споры, которые образуются путем редукционного деления. Они гаплоидны. Сорусы у многих видов папоротников покрыты сверху своеобразным покрывалом – **индузием**. Оно есть не у всех видов. Его наличие или отсутствие является определяющим фактором.
- Разрыв спорангия и освобождение спор происходит в неохваченной кольцом свободной части спорангия в момент подсыхания (потери тургора клетками) механического кольца.
- Созревшие споры разносятся ветром и в благоприятных условиях прорастают, образуя сердцевидной формы зеленую многоклеточную пластину – **заросток (обоеполый)**. Заросток крепится к почве при помощи ризоидов.
- Заросток представляет собой половое поколение – **гаметофит**. На его нижней стороне образуются половые органы гаметангии, в них гаметы – мужские - антеридии со сперматозоидами и женские - архегонии с яйцеклетками. При наличии свободной воды сперматозоиды проникают в архегоний и оплодотворяют яйцеклетку.
- Сперматозоиды – это спирально закрученные клетки, которые плавают благодаря жгутикам. Высвобождаясь из антеридия, они проникают в шейку архегония, а через нее к яйцеклетке.
- Из зиготы образуется зародыш. Постепенно зародыш начинает существовать самостоятельно, а заросток отмирает.



Гаметофиты папоротников (заростки) обитают обычно на поверхности почвы. Они обоеполые, зеленые, мелкие, разные по форме, питаются самостоятельно, реже лишены хлорофилла и развиваются под землей. К почве гаметофит прикреплен многочисленными ризоидами. На нижней, брюшной, стороне гаметофита развиваются архегонии и антеридии.

## ГАМЕТОФИТ ПАПОРОТНИКОВ

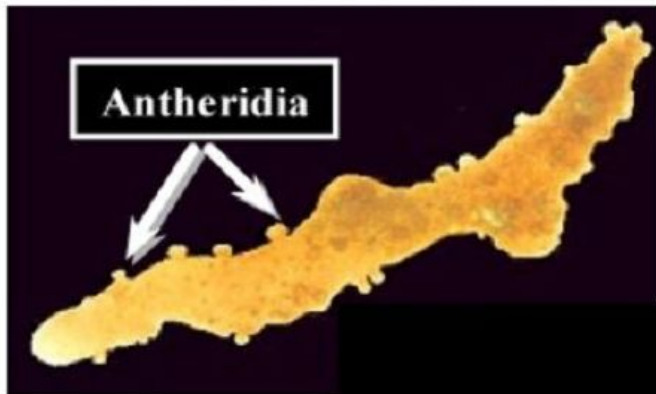
Брюшная (нижняя) сторона гаметофита



# Типы гаметофитов папоротников.

## Нитевидный гаметофит *Trichomanes*

Подземные микотрофные гаметофиты уховниковых



## Сердцевидный гаметофит *Dryopteris*



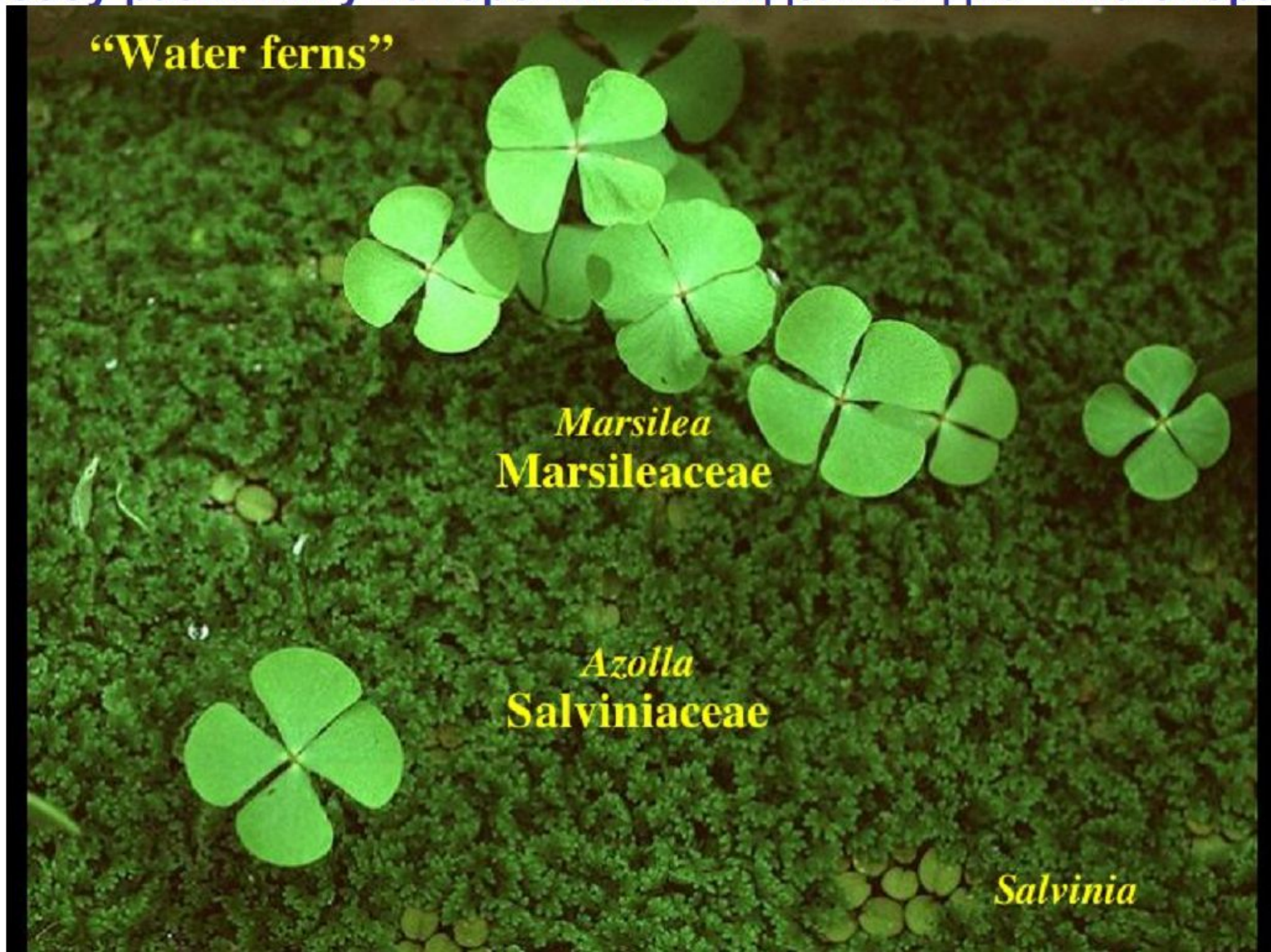


Заросток это гаметофит папоротника, так как на нем образуются половые органы архегонии и антеридии, в которых созревают гаметы.

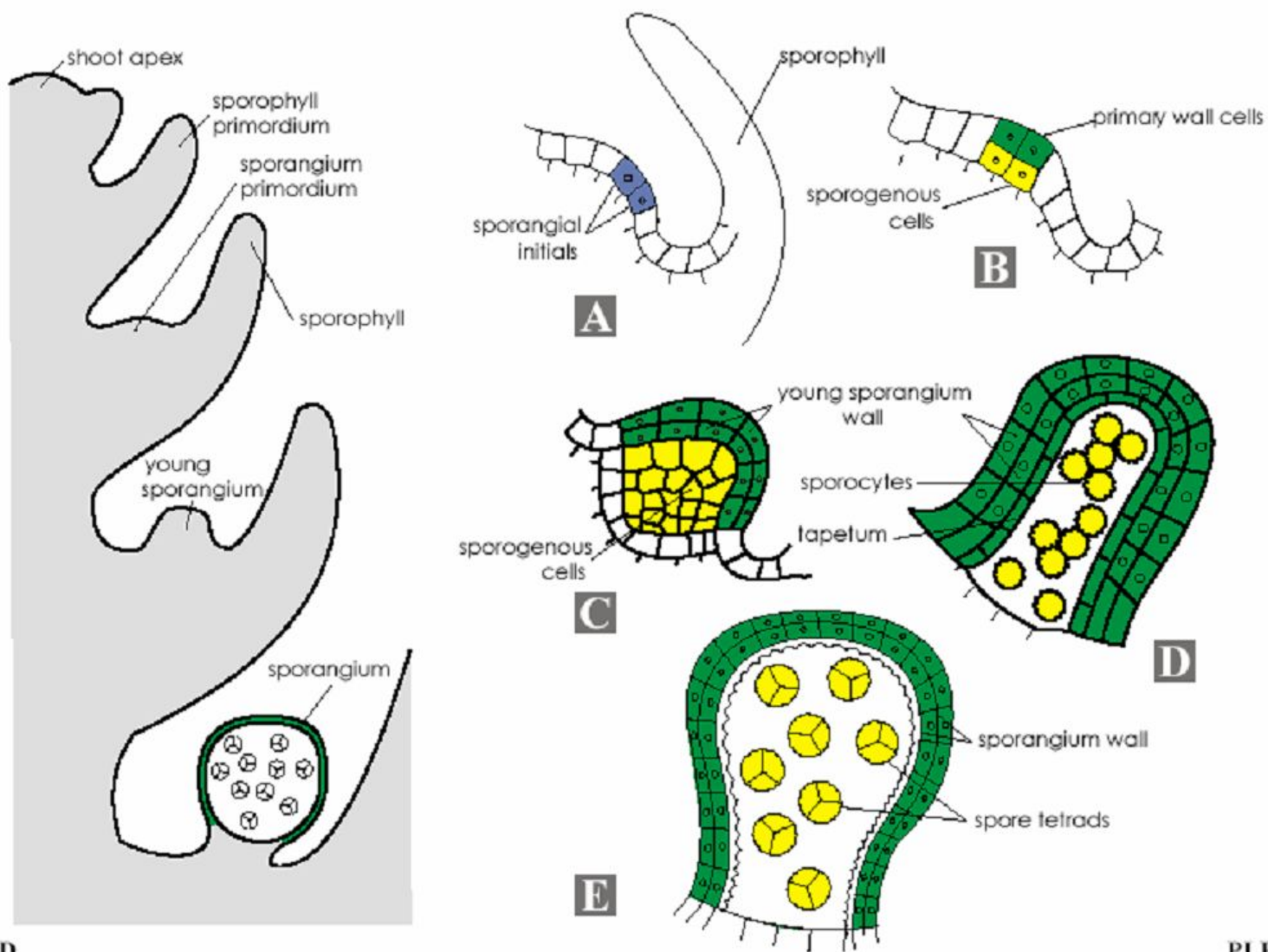
Здесь происходит оплодотворение.



**Папоротники** могут быть равно- (большинство нынеживущих папоротников) и разноспоровыми (многие ископаемые папоротники, несколько семейств нынеживущих водных папоротников). По способу развития у папоротников выделяют два типа спорангиев.







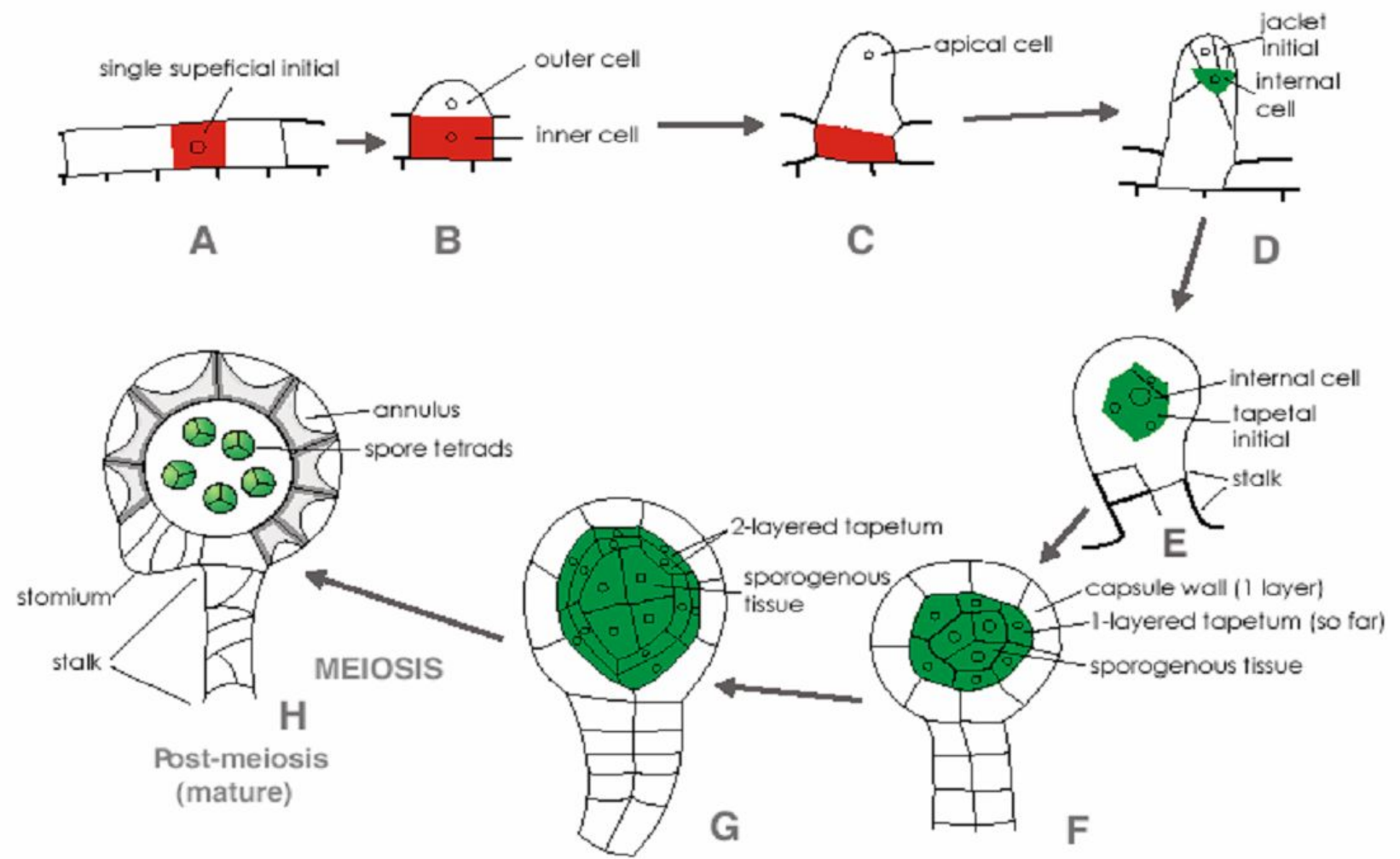
UCD

PLB116

**ЭУСПОРАНГИЙ.** Образуется из группы инициальных клеток, имеет многоклеточную стенку. Спороангии такого типа характерны для всех остальных несеменных растений, но лишь для небольшого числа примитивных папоротников.

**ЛЕПТОСПОРАНГИЙ.** Спорангий образуется из одной инициальной клетки, его стенка толщиной в одну клетку. Спорангии такого типа характерны для большинства современных папоротников, но больше ни для одной группы несеменных растений.

### Leptosporangium Development





## Отдел **Polypodiophyta** – 9 классов, из них только в пяти – современные представители.

- Класс офиоглоссовые, или ужовниковые (**Ophioglossopsida**), наиболее древняя группа современных эуспорангиатных папоротников (3 семейства по 1 роду)
- Класс Мараттиевые (**Marattiopsida**), эуспорангиатные папоротники
- Класс Полиподиевые (**Polypodiopsida**) – равноспоровые, лептоспорангиатные папоротники
- Класс Марсилеевые (**Marsileopsida**), водные разноспоровые
- Класс Сальвиниевые (**Salviniopsida**), водные, разноспоровые

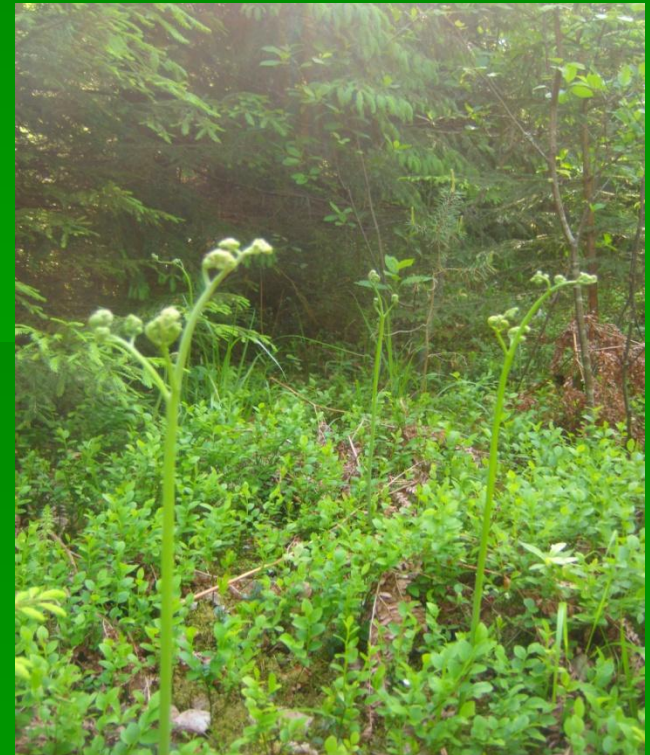
# Диагностические признаки папоротников, используемые при их определении

- **Количество листьев, отходящих от корневища:**
  - 1 или 2 (сем. Ophioglossaceae, *Pteridium aquilinum*, *Polypodium vulgare*)
  - листьев несколько, не собраны в розетку (*Gymnocarpium dryopteris*, *Thelypteris* и др.)
  - листьев несколько, собраны в розетку (*Matteuccia struthiopteris*, *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris filix-mas*)
- **Типы листьев по расположению спорангиев:**
  - Все листья несут спорангии, которые располагаются на их нижней стороне по жилкам (большинство папоротников)
  - Все листья несут спорангии, которые располагаются по краю листа узкой каймой (*Pteridium aquilinum*)
  - Имеется 2 типа листьев: ассимилирующие и спороносные (*Matteuccia struthiopteris*)
  - Пластинка листа состоит из двух частей : неспороносной, зеленой и спороносной, желтоватой
- **Типы покрывалец (индузий):**
  - Разделено на волосовидные доли (*Woodsia*)
  - Не разделенное на доли
  - Отсутствует или очень рано облетает (*Polypodium*, *Thelypteris*, *Gymnocarpium*)
- **Форма покрывалец и сорусов**
- **Форма листьев и отдельных перышек**
- **Рассеченность листьев:**
  - Цельные (*Phyllitis*)
  - Дихотомически или дважды дихотомически раздельные (*Asplenium*)
  - Дважды- или трижды перисто-рассеченные
  - Особенности размеров и отклоненность нижних долей первого порядка
- **Расположение корневища:**
  - Горизонтальное
  - Вертикальное



# ПАПОРОТНИКОВИДНЫЕ- POLYPODIOPHYTA

Папоротниковидные - важный компонент растительных сообществ. Многие - индикаторы разных типов почв. Самым широко распространенным является орляк обыкновенный.



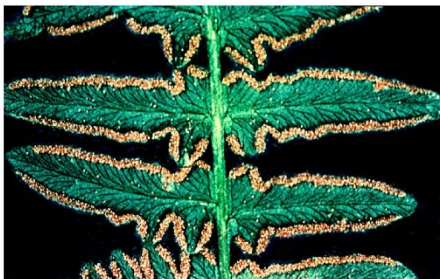


# Орляк обыкновенный – *Pteridium aquilinum*



На различных почвах, но чаще на сухих и бедных песчаных почвах. Образует заросли в редкостойных, сухих светлых лесах, на вырубках, пустошах и гарях.

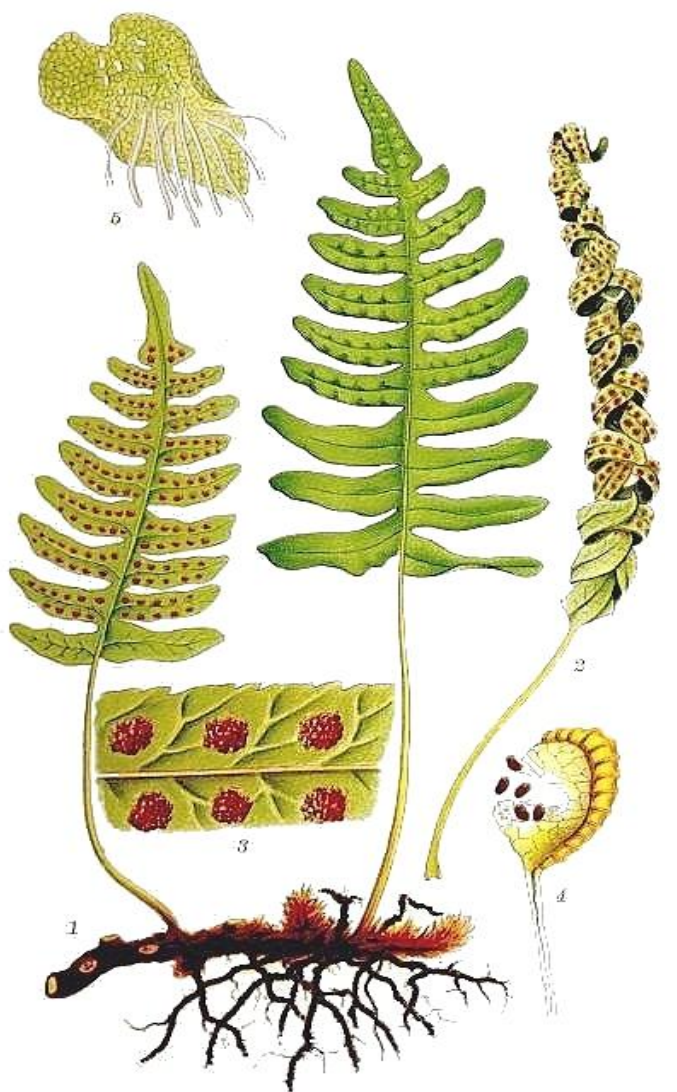
Типы расположения сорусов и типы индусиев.



*Pteridium aquilinum* – непрерывный краевой сорус



# Многоножка обыкновенная – *Polypodium vulgare*



STENSÖTA, POLYPODIUM VULGARE L.



© - lubomir hlasek  
www.hlasek.com  
*Polypodium vulgare* dl264

На тенистых замшелых обнажениях коренных пород, в расщелинах скал, на крупных валунах, по крутым и обрывистым лесным склонам.



# Страусник обыкновенный – *Matteuccia struthiopteris*



На почвах, богатых гумусом и минеральными веществами. Особенно часто на перегнойно-торфянистой почве с избыточно проточным увлажнением, на аллювиальных почвах, по берегам рек и ручьев и в широколиственных лесах.



# Кочедыжник женский – *Athyrium filix-femina*



На почвах среднего плодородия,  
достаточного или избыточно  
проточного увлажнения.  
В сырых тенистых лесах,  
по облесненным окраинам болот.



# Щитовник мужской – *Dryopteris filix-mas*



На почвах, богатых гумусом и минеральными веществами, средней влажности или избыточного проточного увлажнения. Чаще в хвойно-лиственных и лиственных лесах.



# Щитовник шартский или игольчатый – *Dryopteris carthusiana*



*Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs  
© Евгения Таткина

В лесах, зарослях  
кустарников,  
на вырубках



# Голокучник Линнея, или трехраздельный – *Gymnocarpium dryopteris*



В зеленомошных  
еловых, сосновых  
и смешанных лесах.



# Буковник связывающий – *Thelypteris phegopteris* (*Phegopteris connectilis*)



На почвах, богатых гумусом и минеральными веществами. Во влажных, тенистых, зеленомошных и разнотравных, преимущественно еловых и смешанных лесах.



## Телиптерис болотный – *Thelypteris palustris*



На черноольховых болотах,  
на заболоченных берегах.



По обрывам и скальным россыпям умеренных широт встречаются виды рода асплениум, или костенец – *Asplenium*, которые очень декоративны и могут использоваться при создании каменистых садов (рокариев), в декоративном цветоводстве.



Костенец северный

– *Asplenium septentrionale*



## Костенец волосовидный – *Asplenium trichomanes*



Распространён в Евразии, Африке, Северной Америке.

В России встречается в европейской части (Карело-Мурманский, Ладожско-Ильменский, Верхне-Днепровский флористические районы, в Крыму и на Северном Кавказе), в Западной Сибири (Алтай).

Растёт в трещинах скал.



В тропиках очень часты эпифиты из этого рода, наиболее популярным среди которых является костенец “птичье гнездо” – *Asplenium nidus*



В горах Кавказа можно встретить очень близкий  
аспленуму наземный папоротник-листовик олений язык  
– ***Phyllitis scolopendrium***





## Костенец зеленый – *Asplenium viride*





# Костенец постенный – *Asplenium ruta-muraria*



© - josef hlasek  
www.hlasek.com  
*Asplenium ruta-muraria* ab8489



## Пузырник ломкий – *Cystopteris fragilis*



На сыроватых тенистых обнажениях коренных пород по обрывистым берегам рек, в расщелинах скал и крупных валунов



# Нефролепис - **Nephrolepis**



© 2006 G. Vandaele. All rights reserved.



# Венерин волос – *Adiantum capillus-veneris*



Вид папоротников из рода Адiantум (*Adiantum*), семейства Птерисовые (*Pteridaceae*).



# ПАПОРОТНИКОВИДНЫЕ- POLYPODIOPHYTA

Щитовник мужской используется в медицине (обладает противогельминтным действием), а орляк обыкновенный в пищу.

В Китае, Корее, Японии и России, некоторых странах Южной Африки, на островах Полинезии молодые ещё не развернувшиеся листья и побеги орляка (рахисы папоротника), называемые «улитками», используют в пищу как овощ наподобие спаржи или маслин в европейских странах или, предварительно вымочив в солёной воде, жарят; употребляют также для салатов, начинок, приправ; впрок заготавливают в солёном и маринованном виде.





## *Lygodium japonicum*. Сем. Схизейные — Schizaeaceae.

Родина - Япония, Китай.

Папоротник лиановидной формы, с тонкими ветвящимися наземными побегами. Листья расположены двумя рядами на верхней поверхности корневища. Их иногда принимают за стебли, так как они представляют одно из интереснейших явлений в мире растений, а именно — черешки листа напоминают лиановидные структуры и достигают в длину нескольких метров. Благодаря неограниченному росту черешки образуют длинный вьющийся стержень, на котором формируются перистые листочки с пильчатым краем.



У живородящих видов папоротников (аспленум живородящий) на жилках появляются меристематические бугорки, которые дают начало выводковой почке. Из почки развивается дочернее растение с расчлененными листьями и короткими черешками. Отделяясь и опадая, они переходят к самостоятельному существованию. Можно также отламывать выводковые почки вместе с кусочками вайи и укоренять их в рыхлом субстрате. Также можно воспользоваться уже укоренившимися самостоятельно, молодыми растениями.





Платицериум (Олений рог, Плоскорог) – лат. *Platyserium* . Название рода происходит от греческих слов *platus* – плоский и *keras* – рог и связано с тем, что листья по форме напоминают олени рога.

Род насчитывает 15 видов травянистых многолетних растений, распространенных в тропиках Азии, Австралии, на островах Индийского океана, Малайском архипелаге, Филиппинах, в Африке и на острове Мадагаскар.

Платицериум – эпифитный папоротник, в тропических странах олений рог растет на деревьях. В Австралии платицериумы иногда достигают такого размера, что под их тяжестью падают гигантские стволы! В комнате его обычно разводят на кусках коры либо в подвесных корзинках, этот папоротник растет медленно и не грозит обрушить декоративную опору, к которой их подвешивают.

Листья двух типов – стерильные и спороносные. Стерильные вайи округлые, широкораспростертые, плотно прижаты нижней и боковой кромками к субстрату, верхняя часть листа отходит от опоры, образуя воронку. Биологическое назначение этих листьев, помимо фотосинтеза, – улавливание листового опада и других органических веществ. Вновь образующиеся стерильные вайи скрывают под собой старые, которые со временем разлагаются, таким образом идет увеличение ловушки для органических веществ и рост самого растения. На концах листьев с нижней стороны образуются многочисленные спорангии.



# ПАПОРОТНИКОВИДНЫЕ- POLYPODIOPHYTES

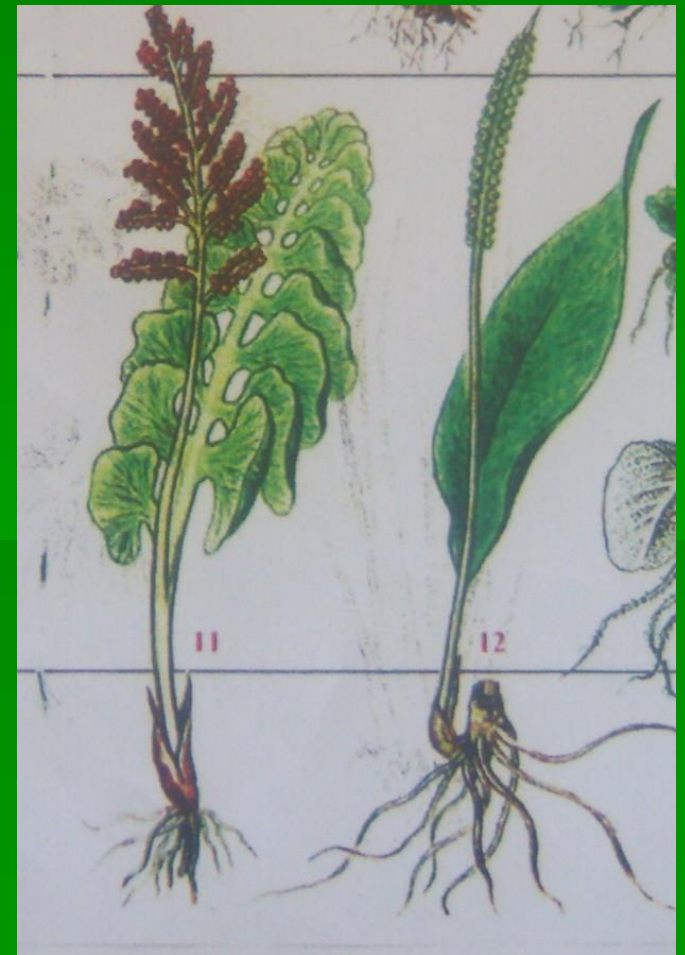
Многие виды: нефродиум, щитовник душистый имеют запах яблока, лимона, розы. В Европе долгое время ими перекладывали белье.





# ПАПОРОТНИКОВИДНЫЕ- POLYPODIOPHYTA

В 19 веке появилась мода на папоротники, так называемая птеридомания. Такое коллекционирование привело к исчезновению некоторых видов. В настоящее время под охраной находятся: гроздовник и ужовник.



# Листья папоротников, называемые вайями, произошли в результате уплощения крупных осей.

Папоротники – обладатели теломных листьев (прототип для создания «теломной теории»). Лист папоротника – система теломов гипотетического безлистного предка («плоскоцветка»).

