

Отдел Папоротниковидные – Pteridiophyta

Подотдел Папоротники - Pteridiophytina



Гроздовник луновидный
(*Bothyichium lunaria*)



Осмунда королевская
(*Osmunda regalis*)



Щитовник мужской
(*Dryopteris filix-mas*)

Отдел Папоротниковидные – Pteridiophyta

Подотдел Папоротники (Pteridiophytina)



Щитовник мужской
(*Dryopteris filix-mas*)
Спорофит

Общая характеристика.

Ископаемые и современные растения.

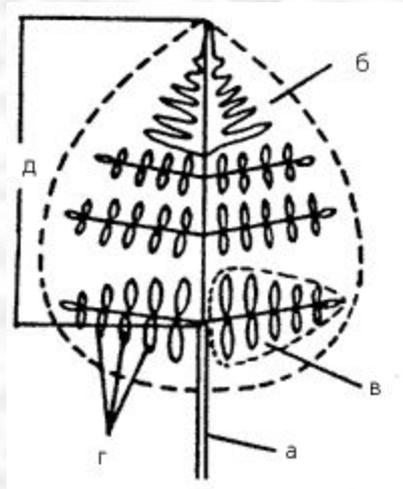
Особенности жизненного цикла: чередование поколений с доминированием бесполого поколения (спорофита).

Жизненные формы: древовидные (ископаемые и современные) и многолетние травянистые растения размерами от 5 мм до 25 м. Побеги дифференцированы на стебли и вайи, имеются **придаточные корни**. Примитивные имеют теломную организацию.

Стебли: у травянистых форм обычно укороченные, горизонтальные, проводящая система в виде **диктиостелы** или **сифноостелы**, у вымерших и в примитивных современных семействах (Схизейных, Гименофилловых, Глейхениевых) – **протостелы**. Ксилема состоит из трахеид. Листовые следы двух-, многопучковые. Над местом отхождения листового следа в стеле образуется листовая лакуна.

Отдел Папоротниковидные – Pteridiophyta

Подотдел Папоротники (Pteridiophytina)



- а – черешок;
- б – пластинка вайи;
- в – перо первого порядка;
- г – перышки (или перья второго порядка);
- д – рахис.

Листья теломной природы, крупные, обычно перисто рассеченные, они у папоротников называются **вайями**. В молодом состоянии нередко улиткообразно свернуты. Взрослые – перистые (от однажды- до многократно перистых), реже цельные или пальчатые. Вайи папоротников часто совмещают функции фотосинтеза и спороношения, но у многих (страусник, оноклея) они дифференцированы на **стерильные** (фотосинтезирующие) и **фертильные** (спороносные). В этом случае спорофиллы хорошо отличаются по форме и цвету от трофофиллов.



Кочедыжник женский
(*Athyrium filix-femina*)

Отдел Папоротниковидные – Pteridiophyta

Подотдел Папоротники (Pteridiophytina)



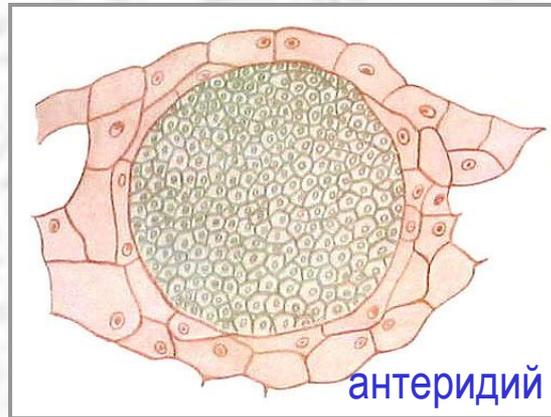
Спорангии у большинства современных папоротников мелкие, с небольшим (часто 64) числом спор. Но у уховниковых и мараттиевых они крупные и содержат до 15000 спор. Обычно снабжены механизмом для вскрывания и рассеивания спор. У некоторых мараттиевых и уховниковых они срастаются в **синангии**. У большинства папоротников спорангии тесно сближены в группы (образуют так называемые **сорусы**). Сорусы могут быть открытыми (например, у голокучника), или закрыты выростами эпидермальной ткани – **покрывальцами** (так называемыми **индузиями**).

Споры морфологически одинаковые (**равноспоровость**), иногда дифференцированы на микро- и мегаспоры (**разноспоровость**) – у сальвиниевых, азолловых и марсилеевых.

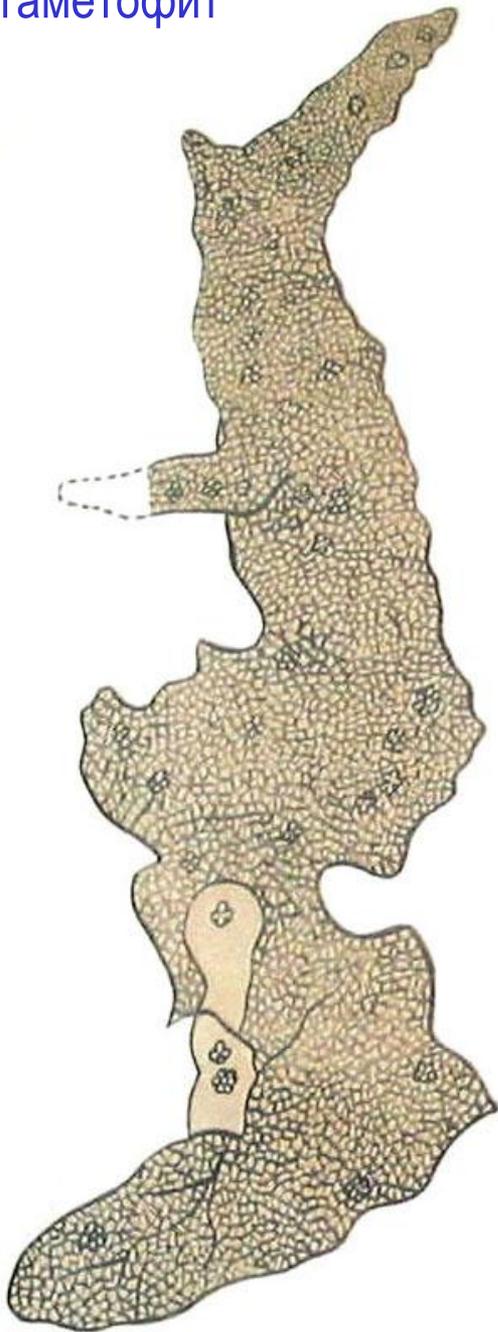
**Асплениум или
Костенец волосовидный**
(*Asplenium trichomanes*)

Отдел Папоротниковидные – Pteridiophyta Подотдел Папоротники (Pteridiophytina)

Гаметофит: из равных спор вырастает гаплоидный обоеполый гаметофит. Он представляет собой тонкие зеленые недолговечные пластиночки до 5 мм шир., с архегониями и антеридиями обычно на нижней стороне.



У тропических папоротников гаметофит долгоживущий, лентовидный. Он размножается вегетативно – выводковыми почками (**геммами**). Бывает нитчатый гаметофит, похожий на водоросли. У некоторых видов он цилиндрический, бесхлорофильный, подземный и микоризный. У разноспоровых папоротников гаметофиты раздельнополые и сильно редуцированные.



Отдел Папоротниковидные – Pteridiophyta

Подотдел Папоротники (Pteridiophytina)



Оплодотворение происходит при наличии воды.
Сперматозоиды многожгутиковые (так наз. **антерозоиды**).

География и экология. Распространены широко, но наибольшее число видов обитает в тропиках.

Наибольшее разнообразие папоротников приходится на влажные леса Юго-Восточной Азии (4500 видов), второй центр видового разнообразия – Тропическая Америка (2250 видов). Из всех регионов нашей страны наиболее богат папоротниками Дальний Восток (98 видов), причем преобладающая их часть (60 видов) сосредоточена на территории Приморского края.

Они различаются по образу жизни (наземные, наскальные, водные, эпифиты) и жизненным формам (многолетние травы, лианы, древовидные папоротники).



Осмунда королевская
(*Osmunda regalis*)

Отдел Папоротниковидные – Pteridiophyta

Подотдел Папоротники (Pteridiophytina)



Асплениум гнездовидный
(*Asplenium nidus*)



Адиантум венерин волос
(*Adiantum capillus-veneris*)

Хозяйственное значение.

Молодые листья некоторых видов (например, орляка) и сердцевину древовидных папоротников употребляют в **пищу**.

Многие папоротники выращивают в комнатах и оранжереях как **декоративные**, например, асплениум, адиантум и др.

Экстракты из щитовника обладают антигельминтным действием и используются в **медицине**.

Водные папоротники рода Азолла в тропической Азии служат **азотным удобрением** рисовых полей.

Отдел Папоротниковидные – Pteridiophyta

Подотдел Папоротники (Pteridiophytina)

Классификация:

Класс 1. **Зигоптериевые** (Zygopteridopsida)

Класс 2. **Многоножковые** (Polypodiopsida)

Это самый крупный класс, он содержит наиболее известные роды (кочедыжник, щитовник, асплениум, осмунда, страусник и др.)

Класс 3. **Псилотовые** (Psilotopsida)

Класс 4. **Мараттиевые** (Marattiopsida)

Класс 5. **Ужовниковые** (Ophioglossopsida)

Класс Зигоптериевые

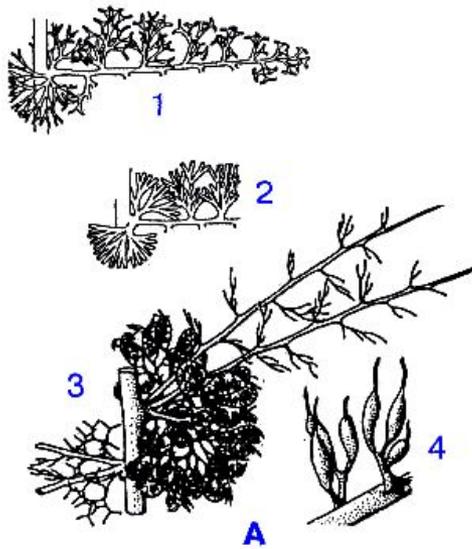


Ракофитон (Rhasophyton)

Придаточные корни с типичным для папоротниковидных радиальным пучком.

Спорангии верхушечные и на нижней стороне листа, одиночные или в синангиях; имели одно-, многослойную стенку. Вскрытие верхушечным отверстием или примитивным кольцом. Равноспоровые; у стауроптериса – разноспоровость.

Взрослые гаметофиты не найдены.

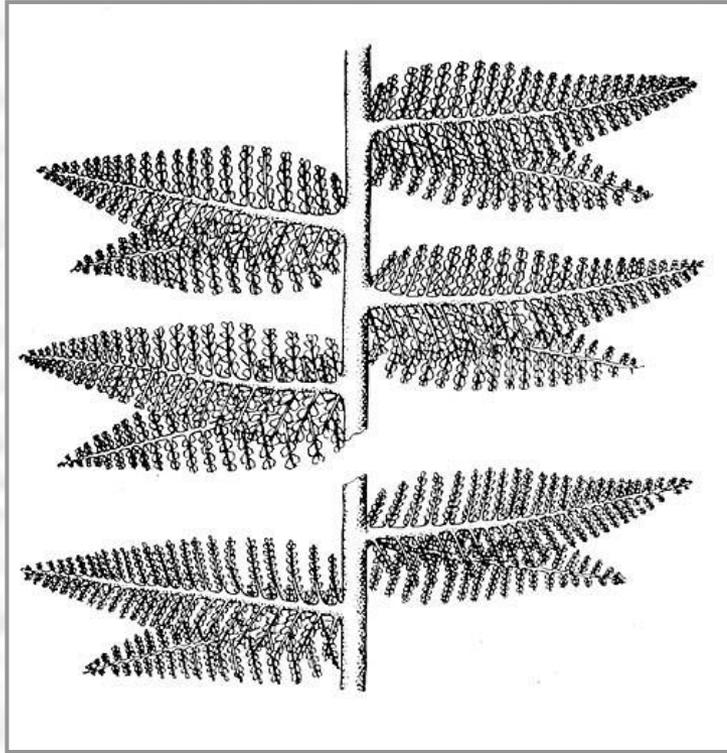


Реконструкция
Ракофитона роговидного
(*Rhacophyton ceratangium*)

Ископаемые первопапоротники: **А** - ракофитон (*Rhacophyton*) : **1** – слабоуплощенное и **2** – сильно уплощенное перо последнего порядка; **3** - спороносная вайя; **4** - спорангий;
Б - стауроптерис (*Stauropteris*); **В** - зигоптерис (*Zygopteris*).

Теломные формы. Один из наиболее примитивных – **ракофитон**. Главная ось до 1,5 м длиной и до 2 см в диаметре. На оси спирально располагались парные перистые дихотомически ветвящиеся веточки (плосковетки), которые располагались в одной плоскости и были уплощены. Свисавшие с разных узлов придаточные корни формировали вокруг оси корневую мантию. В главной оси развита актиностела. Веретеновидные спорангии располагались терминально на концевых веточках ветвей 2 порядка. Споры трилетные. **Стауроптерис** – признаков планации ветвей и формирования плосковеток не выявлено; микроспорангии многослойные, мегаспорангии однослойные, спорангии вскрывались верхушечным отверстием.

Класс Зигоптериевые



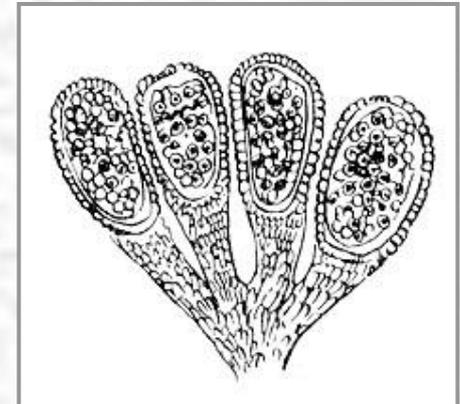
Побеговые формы.

Зигоптерис. Стебли его толщиной до 1,5 см были окружены основаниями листьев (вай), образуя вокруг него как бы чехол.

Вайи состояли из главной оси – **рахиса**, на котором располагались перья, сидящие **парами** в двух рядах.

Зигоптерис (*Zygopteris*)

Спорангии располагались группами на толстых ножках, имели двухслойную стенку, снабженную вертикально расположенным кольцом. Споры иногда прорастали в спорангии, как у разнospоровых папоротников.



Класс Многоножковые

Около 300 родов и более 10000 видов.

Порядок 1. Осмундовые

Порядок 2. Гименофилловые

Порядок 3. Глейхениевые

Порядок 4. Схизейные

Порядок 5. Циатейные

Порядок 6. Многоножковые

равноспоровые

Порядок 7. Марсилеевые

Порядок 8. Сальвиниевые

разноспоровые

Класс Многоножковые Порядок Осмундовые

Ископаемые и современные растения. В современной флоре – 3 рода 20 видов.

Травянистые и древовидные растения с ортотропным неветвящимся стеблем 0,5-2 м высотой, несущим терминальную розетку простоперистых или дважды перистых вай.

Вайи разделены на вегетативную и спороносную части, до 2,5 м; обладают длительным апикальным ростом. Отрастающими парами в узлах стебля корни образуют «мантию».

Типы стеллы: гапlostела, диктиостела, эктофлойная сифностела с небольшими листовыми лакунами.

Спорангии собраны группами у края сегментов, соросов не образуют.

Осмунда королевская
(*Osmunda regalis*)



Класс Многоножковые Порядок Осмундовые

Все осмундовые равноспоровые растения. Их трилетные споры прорастают без периода покоя. **Гаметофиты** пластинчатые 5-30 мм длиной, живут более года, с ризоидами. У некоторых видов найден мицелий гриба. Архегонии расположены в центре, антеридии по краям.

Распространение: лесные гигрофиты теплого умеренного пояса, влажных субтропиков, среднегорных тропиков.

Происхождение: занимают промежуточное положение между зигоптериевыми и остальными многоножковыми. Представляют особую ветвь эволюции.

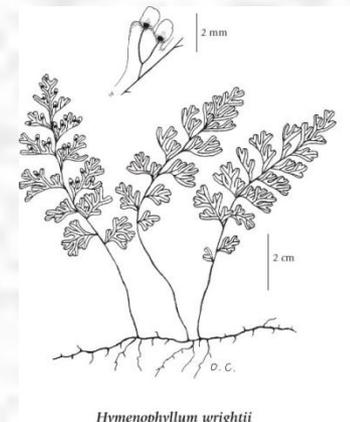
Использование: в Японии осмунду королевскую после специального приготовления используют в пищу. Измельченные стволы осмунды широко используют как субстрат для выращивания эпифитных тропических орхидей.

Осмунда королевская
(*Osmunda regalis*)



Класс Многоножковые

Порядок Гименофилловые



Гименофиллум
Райта
(*Hymenophyllum*
wrightii)

Ископаемые и современные растения. Известно 700 видов. Преимущественно мелкие травы, розеточные или с плагиотропными ползучими побегами.

Гименофилловые папоротники иногда называют «плёнчатыми папоротниками», чем подчёркивается строение их тонких, прозрачных вайй, ткани которых подверглись значительной редукции в результате жизни во влажной среде. В связи с приспособлением к подобным местообитаниям произошла редукция как спорофита, так и гаметофита.

Стебли уплощены дорсовентрально, содержат протостеллу.

Вайи до 2-3 см, у нескольких видов до 60 см длиной.

Функцию фотосинтеза выполняют разросшиеся клетки эпидермы. Устьиц нет.

Сорусы спорангиев развиваются у окончаний жилок, есть индузий. Все равноспоровые.

Гаметофиты короткоживущие, пластинчатые в виде узких ветвящихся лент. С ризоидами.

Экология. Обитают в нижних ярусах тропического леса, по берегам горных рек, на стволах околводных деревьев, на камнях водопадов и т. п.



Класс Многоножковые Порядок Глейхениевые

Ископаемые и современные растения. Известно 150 видов. Крупные травы с длинными ползучими побегами.

Стебли имеют протостелу и сифоностелу.

Вайи от одного до нескольких метров с многократно ветвящимися рахисами.

Спорофиллы у большинства сходны со стерильными вайями. Сорусы спорангиев располагаются по боковым жилкам, вдоль средней жилки, с индузиумом или без него. Все равноспоровые.

Гаметофиты сердцевидные или лентовидные, с ризоидами.

Экология. Распространены в тропиках и субтропиках, некоторые – в умеренных теплых зонах. Населяют опушки и поляны, берега рек. Большинство видов являются светолюбивыми ксерофитами.

Значение. В Юго-Восточной Азии из прочных не гниющих в воде черешков и рахисов изготавливают плетеные изделия; в рыболовстве (п-ов Малаака) для изготовления ловушек (2 года выдерживают в морской воде).



**Глейхения
мелколистная**
(*Gleichenia microphylla*)

Класс Многоножковые

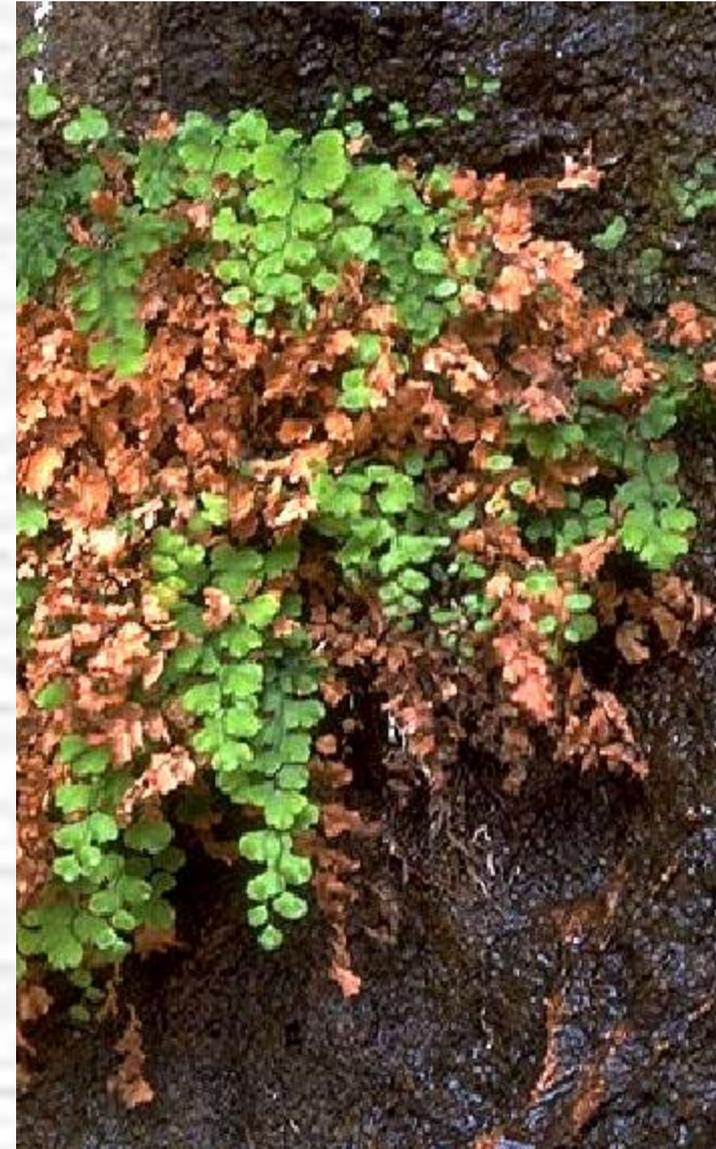
Порядок Схизейные

Около 1000 видов.

Распространение и условия обитания:
преобладают в тропиках.

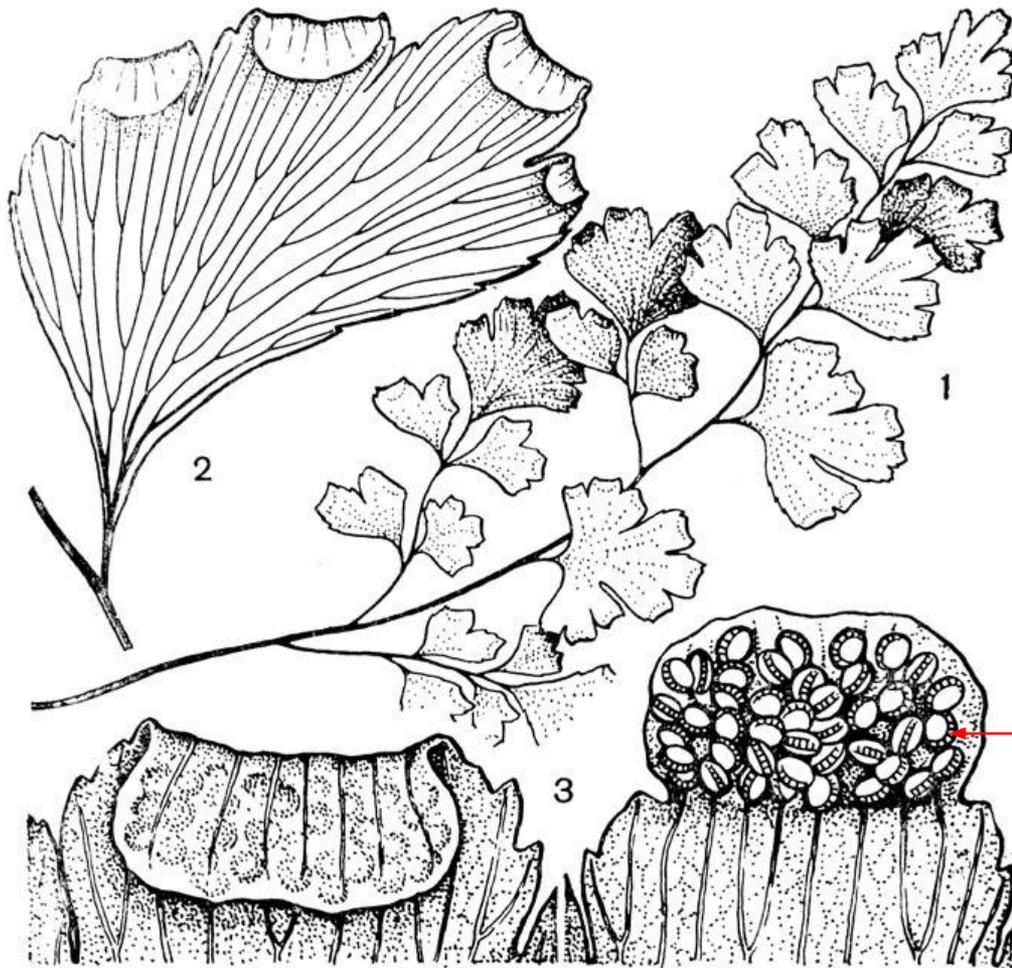
Особенности строения: мелкие незаметные растения – многолетние наземные или эпифитные травы.

Наиболее известен **адиантум венерин волос** (*Adiantum capillus-veneris*), культивируемый в домашних условиях ради декоративной ажурной листвы.



Класс Многоножковые

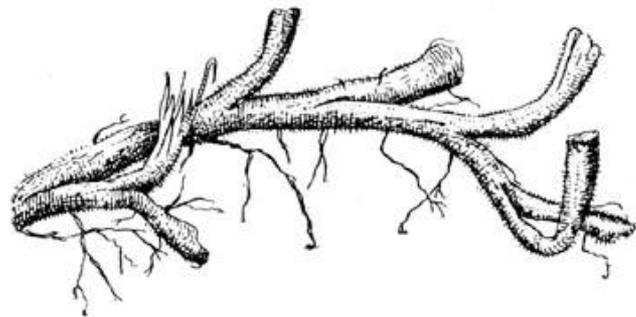
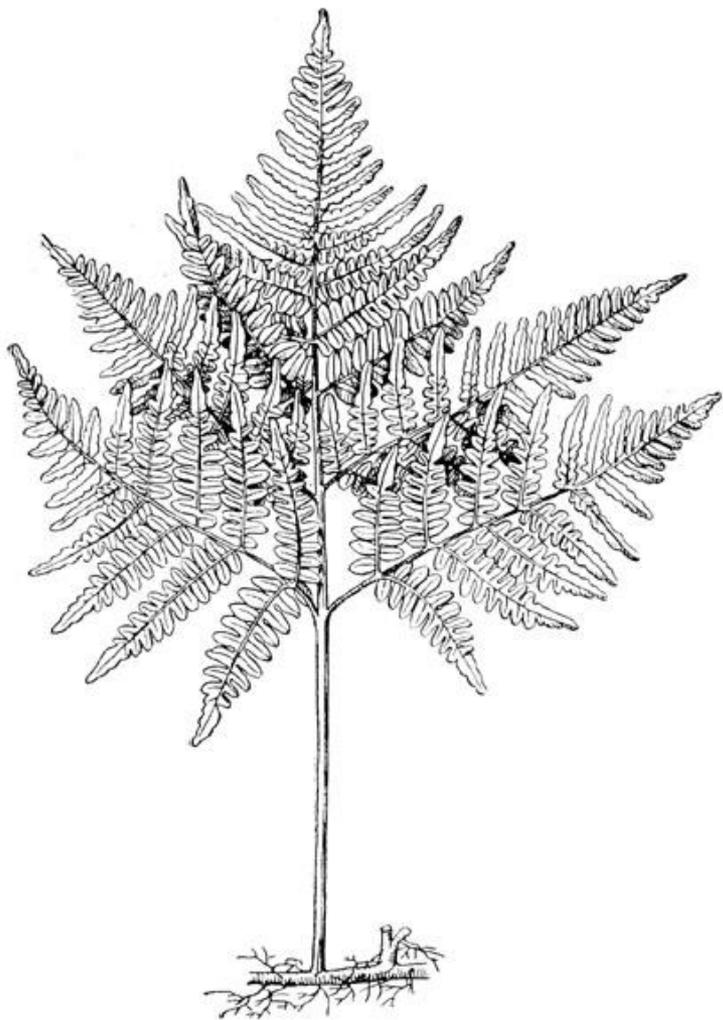
Порядок Схизейные



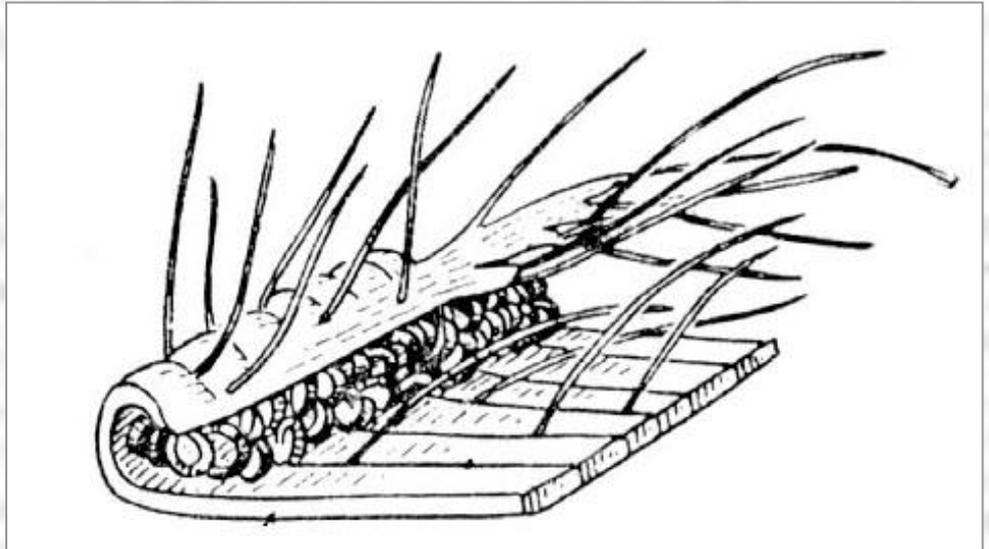
Адиантум венерин волос (*Adiantum capillus-veneris*):

1 — часть листа; 2 — сегмент с сорусами; 3 — край сегмента листа.

Сорусы расположены по всей длине жилок или на их концах, где часто сливаются в сплошную краевую линию. Они лишены настоящего покрывальца, но часто защищены загибающимся краем листа и снабжены продольным кольцом толстостенных клеток, способствующих их раскрытию.



К этому семейству относится космополитный папоротник **орляк** (*Pteridium aquilinum*). Его сорусы располагаются не одиночно, как у других циатейных, а сливаются в линию и прикрыты загнутым краем листа. Индузии редуцированы.



Корневище орляка горизонтальное, богато крахмалом. Молодые вайи съедобны, их солят и используют в салат.



Photo: Lars Hedenäs

Класс Многоножковые Порядок Циатейные Сем. Циатейные

Древовидные (выс. 15 м и более) образуют в тропиках сомкнутые древостои исключительно архаичного облика, подобные лесам юрского периода.

Стволы не обладают вторичным ростом. Их механическая прочность обеспечивается многочисленными **придаточными корнями**, плотно прилегающими к стеблю. Диаметр таких стволов достигает 2 м. Они легко переносят тропические ураганы, а также лесные пожары. Растения очень декоративны, особенно некоторые **циатеи** (*Cyathea*).

Они широко культивируются в оранжереях и зимних садах. Измельченные стволы часто используют как субстрат для выращивания декоративных эпифитных орхидей.

Класс Многоножковые
Порядок Циатейные
Сем. Асплениевые

Сорусы защищены хорошо развитыми покрывальцами (индузиями).

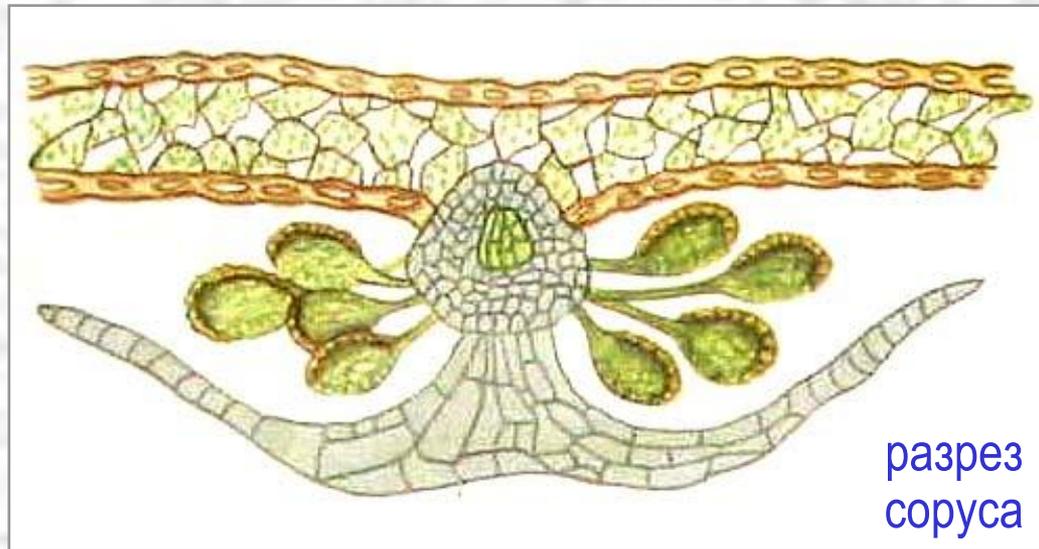
К этому семейству относятся характерные обитатели умеренных лесов Евразии – **щитовник мужской** (*Dryopteris filix-mas*), **кочедыжник женский** (*Athyrium filix-femina*), **страусник обыкновенный** (*Matteuccia struthiopteris*) и др.

На скальных выходах можно встретить **аспленiuмы**.



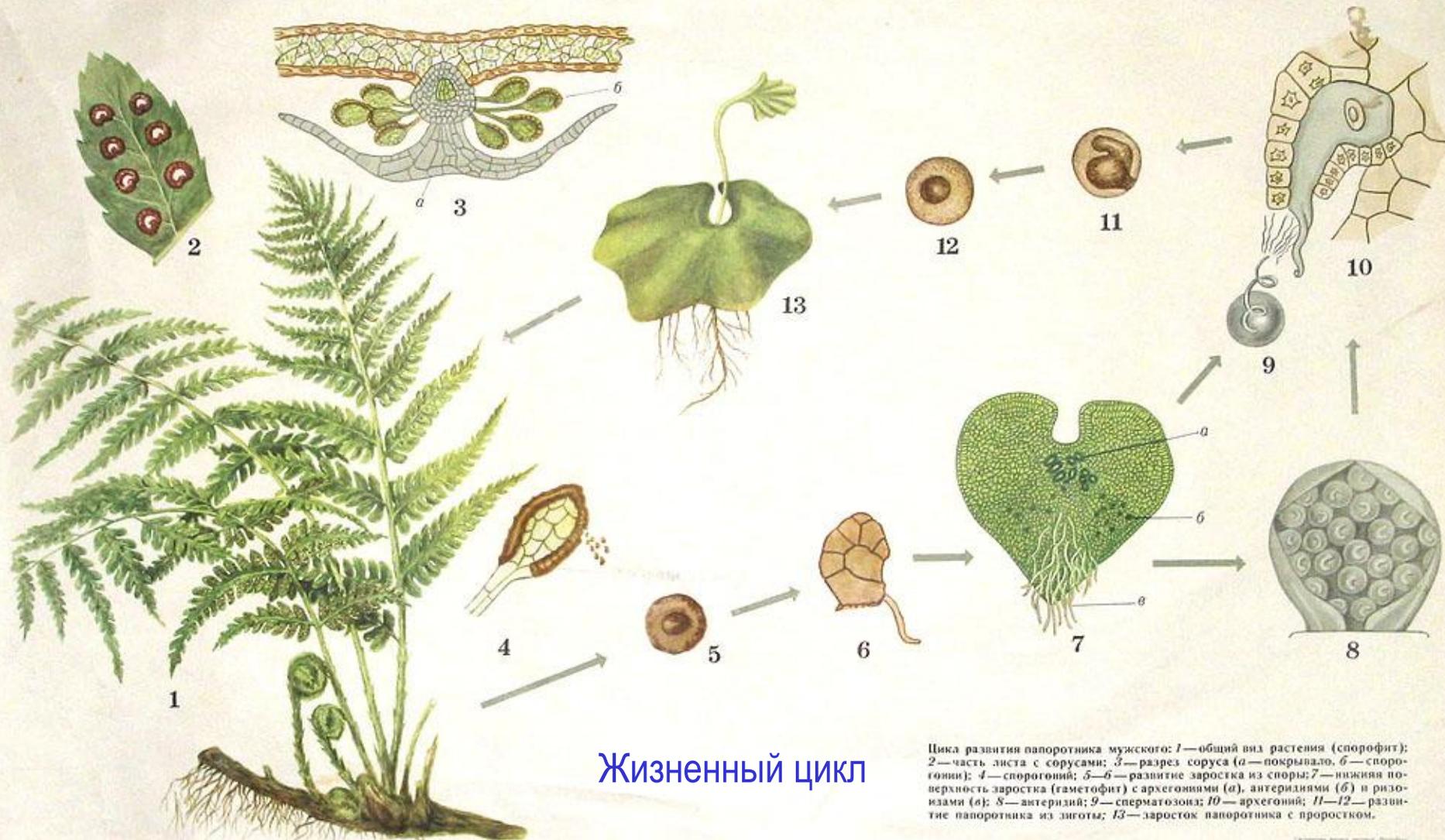
сорусы

Щитовник мужской
(*Dryopteris filix-mas*)



разрез
соруса

ПАПОРОТНИК МУЖСКОЙ (*Dryopteris filix-mas*)



Жизненный цикл

Цикл развития папоротника мужского: 1—общий вид растения (спорофит); 2—часть листа с сорусами; 3—разрез соруса (а—покрывало, б—спорогонии); 4—спорогоний; 5—6—развитие заростка из споры; 7—нижняя поверхность заростка (гаметофит) с архегониями (а), антеридиями (б) и ризоидами (в); 8—антеридий; 9—сперматозоида; 10—архегоний; 11—12—развитие папоротника из зиготы; 13—заросток папоротника с проростком.

Класс Многоножковые

Порядок Многоножковые



Foto: Arne Anderberg

Особенности строения: многолетние наземные или эпифитные травы с мясистым ползучим или укороченным корневищем и двурядно отходящими вайями.

Сорусы округлые или овальные, **без покрывалец**. Иногда их защищают волоски, чешуи или стерильные спорангии, называемые парафизами.



Foto: Arne Anderberg

Многоножка обыкновенная (*Polypodium vulgare*)

Класс Многоножковые Порядок Полиподиевые



Платицериум двураздельный,
или олений рог
(*Platycerium bifurcatum*)

У **платицериума** нижние вайи специализированные, они образуют подобие корзины, где скапливаются растительные остатки, способствующие питанию растения.

Использование: многие полиподиевые **декоративны**, при этом хорошо переносят сухость воздуха.

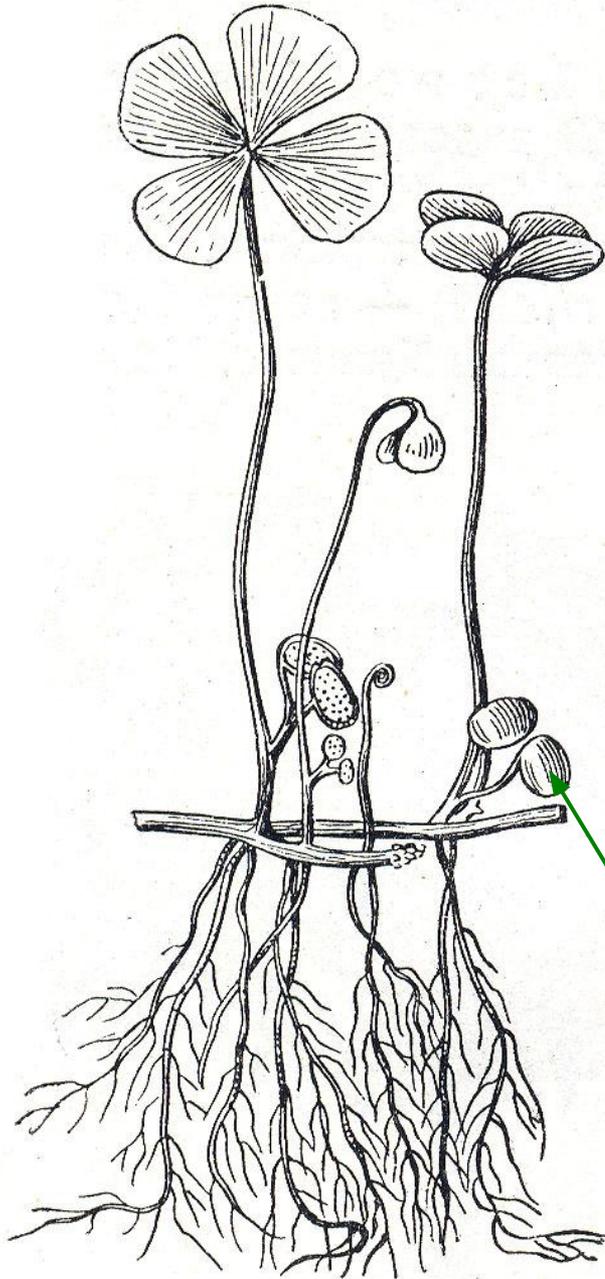


Класс Многоножковые Порядок Марсилеевые

Мелкие земноводные и плавающие травянистые растения. Корневище ползучее. Вайи с длинным тонким рахисом и четырьмя листочками наверху. Они напоминают листья клевера, поэтому **марсилею** называют «водяным клевером».

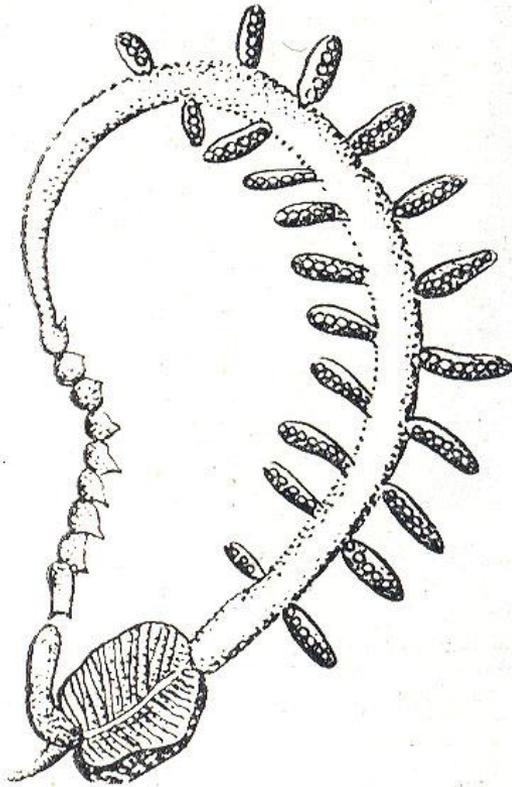
Споры разные, развиваются в микро- и мегаспорангиях. Они собраны в сорусы, которые заключены в общее вместилище – уникальную структуру – **спорокарпий**. Спорокарпии располагаются парами на рахисе.

Марсилея четырехлистная
(*Marsilea quadrifolia*)



Класс Многоножковые

Порядок Марсилеевые



Марсилея четырехлистная
(*Marsilea quadrifolia*)
Спорокарпий

Стенка спорокарпия прочная, выполняет защитную функцию. Спорокарпии способны выдерживать длительную засуху. При увлажнении они быстро раскрываются, вынося наружу **слизистый тяж** (рис.) На его конце расположен ряд мегаспорангиев, а по бокам – два ряда микроспорангиев. Мегаспорангии содержат по одной мегаспоре, микроспорангии – по 64 микроспоры.

Гаметофиты сильно редуцированные, развиваются очень быстро (оплодотворение происходит в течение суток).

Марсилея культивируется как декоративное аквариумное растение.

Класс Многоножковые Порядок Сальвиниевые



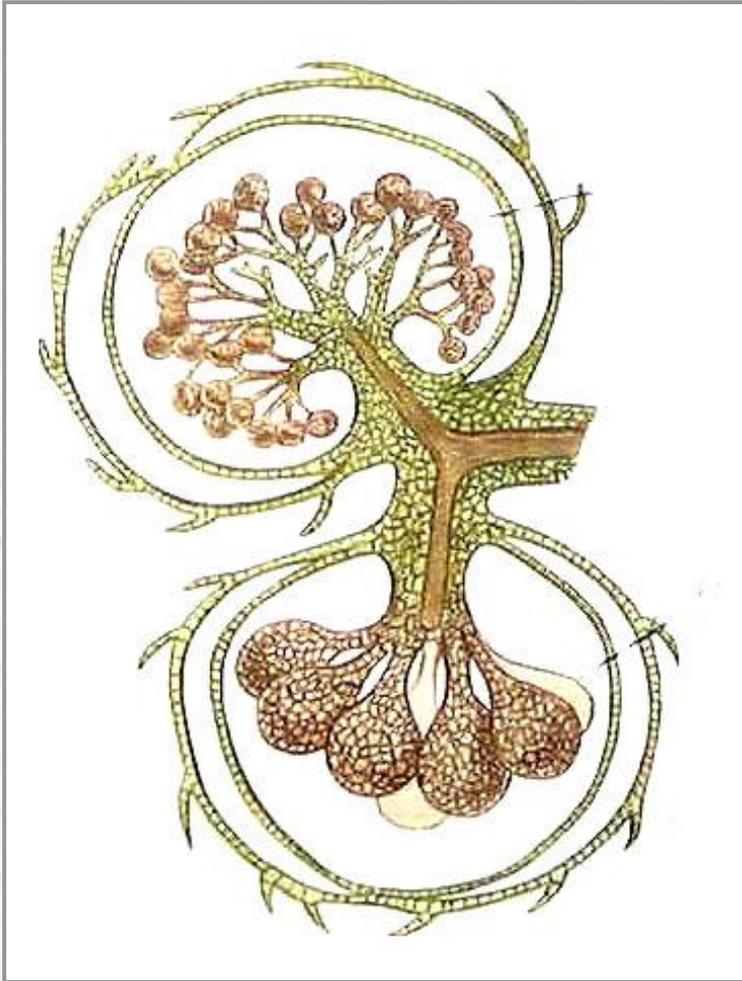
Сальвиния плавающая
(*Salvinia natans*)

Мелкие водные травянистые растения. Корневища полностью лишены корней. Вайи расположены мутовчато по три: две верхние плавающие, листовидные, третья погружена в воду и рассечена на тонкие корневидные дольки, которые выполняют функцию корня. На них образуются **микросорусы** и **мегасорусы**.



Класс Многоножковые

Порядок Сальвиниевые



Сальвиния плавающая
(*Salvinia natans*)

Мегасорус состоит из немногочисленных (до 25) мегаспорангиев. **Микросорус** объединяет до 500 микроспорангиев. В мегаспорангии созревает одна мегаспора, в микроспорангии – 32 или 64 микроспоры. Созревшие сорусы отрываются и погружаются на дно, а после сгнивания покрывальца поднимаются на поверхность. Споры прорастают внутри спорангия.

Гаметофиты сильно редуцированы. Развитие зародыша происходит после оплодотворения без периода покоя.

Полезные свойства. Выращиваются как декоративные аквариумные растения.

Азолла вступает в симбиоз с цианобактериями, поэтому легко усваивает атмосферный азот. Она используется на рисовых полях как зеленое удобрение.



Salvinia
и Azolla

Класс Ужовниковые

Современные папоротники. Основные роды: *ужовник* (*Ophioglossum*) и *гроздовник* (*Botrychium*).

Жизненные формы: многолетние травы небольших размеров.

Улиткообразное закручивание боковых ветвей отсутствует.

Вайи разделены на вегетативную (листовидную) и спороносную части. У *ужовника* листовидная часть цельная, у *гроздовника* перистая. В основании ветвей имеются особые выросты, прикрывающие почку.

Ужовник обыкновенный
(*Ophioglossum vulgatum*)



Класс Ужовниковые

Тип стели: протостель, эктофлойная сифнобель и диктиобель. В стебле гроздовника имеется **камбиальное кольцо**. Камбий откладывает к центру стебля вторичную ксилему, а снаружи – вторичную флоэму.

Способность ко вторичному утолщению резко отличает ужовниковые от остальных современных папоротников.

Гроздовник луновидный
(*Bothyichium lunaria*)



Ophioglossopsida

Класс Ужовниковые



Происхождение: от равноспоровых предков археоптерисовых, у которых произошла дифференциация ветвей на вегетативную и спороносную зоны.

Очень древняя группа, о чем свидетельствует строение гаметофитов, сходных с гаметофитом **ПСИЛОТОВЫХ**, и наличие в стеблях вторичного утолщения.

Ужовник обыкновенный
(*Ophioglossum vulgatum*)

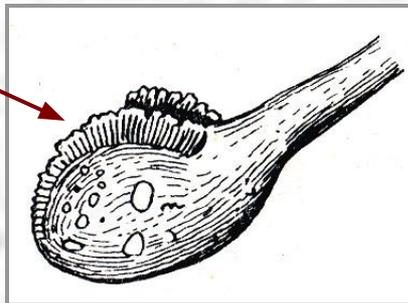
Класс Мараттиевые

Современные и ископаемые папоротники. Характерные представители – **мараттия** (*Marattia*, типовой род) и **ангиоптерис** (*Angiopteris*). Их геологическая история началась в карбоне.

Многолетние травы небольших размеров.

Ангиоптерис (*Angiopteris evecta*) Общий вид

Молодые ветви спирально закрученные, с удлиненным цилиндрическим основанием. Внизу расположены два крупных гребневидных выроста (**афлебии**).

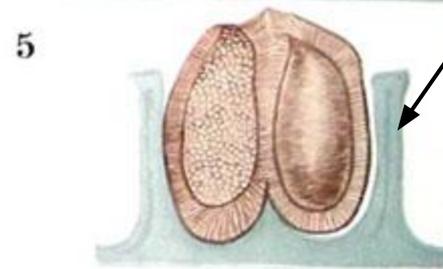
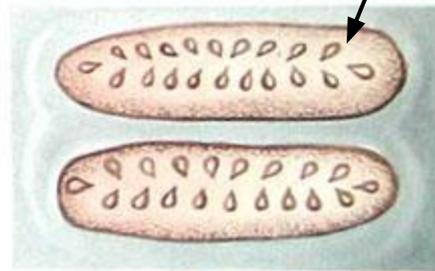
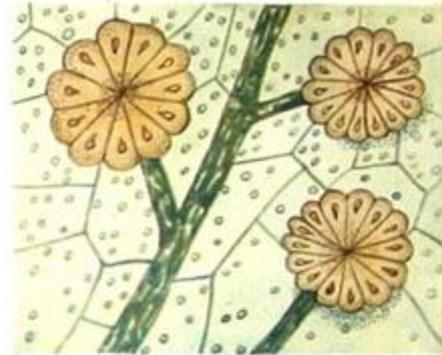
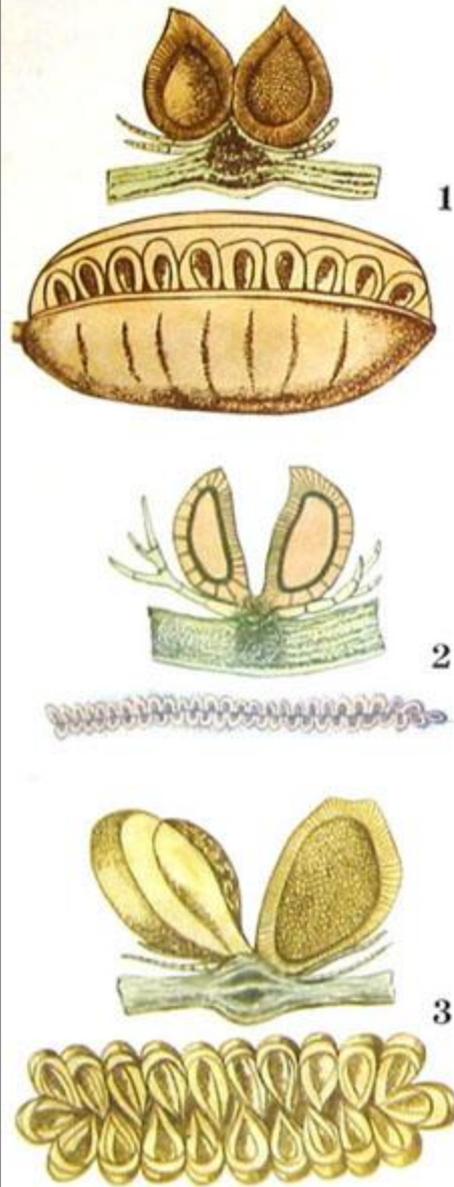


Класс Мараттиевые

Спорангии располагаются на нижней стороне листа. Они свободные или сросшиеся в **синангии** как у **данеи** (род *Danaea*). Имеют многослойную стенку. В них развивается большое число одинаковых спор. Вскрываются продольной трещиной. Покрывальце (индузий) отсутствует, но часто имеются волоски у основания. У **данеи** синангии дополнительно окружены выростом тканей листа.

Сорусы и синангии мараттиевых:

- 1 – мараттия;
- 2 – архангиоптерис;
- 3 – ангиоптерис;
- 4 – христенсенция;
- 5 – данея.



Сорусы и синангии у разных видов мараттиевых (вид сверху и в разрезе):
1—мараттия (*Marattia*); 2—архангиоптерис (*Archangiopteris*); 3—ангиоптерис (*Angiopteris*); 4—христенсенция (*Christensenia*); 5—данея (*Danaea*).

Виды, внесенные в Красную книгу Республики Марий Эл

Семейство Костенцовые – Aspleniaceae

Костенец алтайский – *Asplenium altajense* (Kom.) Grub.

Кривокучник сибирский – *Camptosorus sibiricus* Rupr.

Семейство Телиптерисовые – Thelypteridaceae

Ореоптерис горный – *Oreopteris limbosperma* (All.) Holub

Телиптерис болотный – *Thelypteris palustris* Schott

Семейство Щитовниковые – Dryopteridaceae

Многорядник копьевидный – *Polystichum lonchitis* (L.) Roth

Щитовник мужской – *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott