



Лекція № 6

Тема: Загальний огляд Папоротеподібних

Відділ Папоротеподібні.

Третю лінію еволюції пов'язану з риніофітами, становить відділ *Polypodiophyta*. Це крупнолисна або макрофільна лінія еволюції, представники якої виявилися найбільш життєздатними й продовжують домінувати в наш час. З'явившись у верхньому девоні палеозойської ери, досягли розквіту в мезозої, папороті відігравали велику роль у рослинності Землі. Потім палеозойські папороті вимерли, а мезозойські збереглися, і поступово пристосовуючись до різних умов середовища, вони досягли великої морфологічної й екологічної різноманітності. У цей час налічується близько 300 родів і 10.000 видів папоротей, що займають серед вищих спорових рослин перше місце.

Розповсюджені папороті досить широко, але найбільша видова різноманітність спостерігається у вологих тропічних лісах, де вони рясно виростають не тільки на ґрунті під деревами, але і як епіфіти на стовбурах і гілках дерев. Багато тропічних видів представлені деревами, іноді до 25 м висотою й 50 см у діаметрі або довгими ліанами до 30 м довжиною, деякі навпаки мають малюсінькі розміри. У помірному й холодному кліматі виростають винятково трав'янисті види папоротей, що мають дорзовентральну симетрію.

Прямостояче стебло деревоподібних папоротей, що несе на верхівці крону листків, називають стовбуром, у його основи є численне повітряне коріння, що надає стовбурові стійкість.

Якщо стебло витке або повзуче, то його називають кореневищем. Таке кореневище може бути з усіх боків покрите коріннями й листками й тоді воно буде радіальним; якщо коріння утворилося тільки на нижній стороні, а листки на верхній то кореневище буде мати дорзовентральну будову.

Листки наростають верхівкою, що вказує на їх стеблове походження.

Спорангії у папоротей виникають на нижній поверхні листка у великій кількості, рідше вони поодинокі, частіше спорангії зібрані в купки - соруси, одягнуті особливим виростом листка – покривалом, що називається індузієм. Спорангії можуть зростатися між собою в так звані синангії, або містяться в спеціальних утворах – спорокарпіях.



Спорангії виникають або на звичайних вегетативних листках, або на особливих спороносних листках (спорофілах). Спорангії можуть утворюватись з групи клітин листка, як епідермальних, так і субепідермальних. В такому випадку стінка спорангія багат шарова. Такі спорангії притаманні давнім папоротям. В інших папоротей спорангії утворюються з однієї поверхневої клітини і мають одношарову стінку, така будова спорангія властива для більшості сучасних папоротей. Зрілі спорангії відкриваються при допомозі спеціальних пристосувань, що розвиваються на їх стінках (кільця різної будови, групи клітин з нерівномірно потовщеними стінками).

У папоротей як і у більшості вищих рослин домінуючим поколінням є спорофіт, який ми перш за все спостерігаємо. Майже у всіх папоротей спорофіт багаторічний, лише у небагатьох спеціалізованих форм – однорічний (наприклад: у роду цератоптерис - це водні або болотні папороті). Спорофіт папоротеподібних має корені. Немає їх у деяких гіменофілових та у роду сальвінія, внаслідок редукції. Корені папоротей додаткові, утворюються від стебла, іноді від листків.

Папороті з рослинами інших відділів утворили великі запаси кам'яного вугілля. Сучасні папороті беруть участь в утворенні ландшафтів. Утворюють значну органічну масу. Багато сучасних видів культивують як оранжерейні, кімнатні та садово-паркові декоративні рослини (адіант венерин волос, нефролепіс, птерис, асплений, страусове перо). Молоді листки деяких видів уживають в їжу в свіжому, солоному та маринованому вигляді (орляк звичайний). Тропічну водну папороть азолу використовують як азотне добриво на рисових полях. Із кореневища щитника чоловічого отримували ліки проти паразитичних червів, які оселяються в організмі людини і тварин. Крім того, відвари та настоянки з листків щитника чоловічого використовують як знеболювальний та протизапальний засіб для загоювання ран.

Відділ Папоротеподібні підрозділяють на 7 класів, з них 4 класи - викопні папороті, а 3 - нині живучі.

Класи викопних папоротей:

1. Аневрофітопсиди - *Aneurophytopsida* рід Птілофітон - *Ptilophyton (Protopteridium)*
2. Археоптерідопсиди - *Archaeopteridopsida* рід Археоптерис - *Archaeopteris*
3. Кладоксиллопсиди - *Cladoxyllopsida* рід Кладоксилон -



Cladoxylon

4. Зігоптеридиопсиди - *Zygopteridiopsida* рід Зігоптерис - *Zygopteris*

Викопні Папоротеподібні були трав'янистими й деревними рослинами, які дуже відрізнялися від сучасних папоротей.

Клас Аневрофітопсиди. Дуже прадавня група рослин, геологічна природа якої відома з кінця раннього до середини пізнього девону (400-375 мільйонів років тому). Не мали справжніх листків, тільки "плоскогілки". Спорангії були великі, верхівкові, поодинокі або зібрані в пучки.

Археоптеридопсиди відомі з відкладень кінця середнього девону (390-360 млн. років тому). Мали справжні листки з цільною, вильчасто-, пальчасто- або перисторозсіченою пластинкою. Спорангії великі, розташовані одно- або дворядно на окремих перисторозсічених спорофілах, що чергувалися зі стерильними листками. Відома різноспоровість. Археоптерис - вимерла деревоподібна рослина з папоротевидними листками. Він розмножувався, мабуть, спорами. Скам'янілі рештки були виявлені у відкладеннях пізнього девону і раннього кам'яновугільного періодів.

Кладоксиллопсиди (*Cladoxyllopsida*) — вимерлий клас папоротеподібних рослин. Існував з кінця раннього девону до раннього карбону. Походять від псилофітів, але, очевидно, це була сліпа гілка еволюції. Це були невеликі рослини заввишки до 2 м, лише кладоксилон та *Wattieza* сягали розмірів невеликого дерева. Рівноспорові рослини. Спорангії верхівкові, без якихось спеціальних пристосувань для розкривання. Провідна система — актиностела. Листки дихотомічно розгалужені. Кладоксиллопсиди не мали камбію і, як наслідок, не утворювали вторинної деревини.

Зігоптеридиопсиди більш просунута група. Відомі з пізнього девону до пермі, хоча розквіт їх був у карбоні. Розгалуження дихотомічне - одна гілка ставала "листочком", інша продовжувала зростати як стебло. Спорангії верхівкові, досить великі, розкривалися верхівковою або поздовжньою тріщиною. Розташовувались поодинокі або утворювали примітивні верхівкові соруси. Зазвичай рівноспорові.

До сучасних папоротей відносять наступні класи:

1. Вужачкові - *Ophioglossopsida*
2. Мараттієві - *Marattiopsida*
3. Полиподиопсиди - *Polypodiopsida*



Клас Офіоглосопсиди або вужачкові (*Ophioglossopsida*)

Сучасні папороті, походять, очевидно від аневрофітопсид. Невеликі багаторічні рослини, звичайно наземні, рідше епіфіти. Спорофіти більш або менш м'ясисті, позбавлені механічних тканин. Кореневище частіше коротке, просте. Характерна диморфність листків. Спорангії мають багат шарову стінку - ознака примітивності, не мають кільця, не утворюють сорусів. Рівноспорові рослини. Гаметофіти двостатеві, м'ясисті, мікоризні, дихотомічно або неправильно розгалужені.

До класу належить лише один порядок – Вужачкові (*Ophioglossales*) з однією родиною *Ophioglossaceae*, що включає 3 роди:

1. Вужачка (*Ophioglossum*), що об'єднує близько 45 видів, поширених майже по всій земній кулі, особливо в тропіках; у нашій флорі є тільки один вид – в. звичайна (*O. vulgatum*).
2. Гронянка (*Botrychium*), що складається з 36 видів, властивих помірній смузі північної півкулі; у флорі України відомі чотири види, з яких найчастіше трапляється *B. virginianum* та г. ключ-трава (*B. lunaria*).
3. Гельмінтостахіс (*Helmintostachys*) з одним видом, що росте в лісах тропічної Азії і Австралії.

Клас Маратиопсиди (*Marattiopsida*).

Сучасні папороті, імовірно походять від зигоптеридопсид. Багаторічні рослини, розміри від дрібних до досить великих. Стебла являють собою дорзовентральні кореневища або товсті бульбоподібні стовбури. В стебла, як і в інших вегетативних органах, наявні великі лізигенні слизові ходи, що є однією з особливостей маратиопсид. Молоді листки спіральні закручені. Рівноспорові рослини. Сучасні представники зустрічаються тільки в тропіках, часто вирощують в оранжереях. Спорангії досить великі, мають багат шарову стінку. Розміщені на нижньому боці зелених листків вздовж жилок спорангії утворюють соруси або синангії. Індузія немає.

До класу входить один порядок Маратієві (*Marattiales*), який включає одну сучасну родину *Marattiaceae*. Налічує 6 родів, 200 видів.

Рід *Angiopteris* має близько 100 видів, властивих переважно тропічній флорі Південно-Східної Азії, Австралії і Полінезії.



БОТАНІКА 2024-25



Рід *Marattia* налічує близько 60 видів, поширених у вологих тропічних лісах обох півкуль.

Рід *Danaea* має 32 види, властивих флорі тропічної Америки. Інші роди налічують всього по кілька видів.

Клас Polypodiopsida ділиться на 3 підкласи:

1. Поліподіїди - Polypodiidae
2. Марсилеїди - Marsileidae
3. Сальвініїди - Salviniidae

Поліподіопсиди - наймолодша, найрізноманітніша і найчисельніша група папоротеподібних, що налічує 270 родів, біля 10 000 видів. Імовірно походять від зігоптеридопсід. Папороті помірної зони — багаторічні трав'янисті рослини з великими розсіченими (іноді цілісними) листками, що відходять від підземного видозміненого пагона — кореневища. У ґрунт від кореневища відходять додаткові корені.

Провідні елементи стебла - драбинчасті трахеїди, нерідко є судини. Листки дуже різноманітні, як за розмірами (від декількох мм до 30 м) так і за формою, жилкуванням і щільністю. Молоді листки равликоподібно закручені, листок наростає верхівкою і в процесі росту розкручується. Так виглядають особини спорофіту. На нижньому боці листкової пластинки розміщені бурі горбочки — купки спорангіїв, укритих особливим покривальцем. При дозріванні спорангії лопаються по кільцю (своєрідний утвір, допомагає розсіюванню спор) і спори розсіюються. У сприятливих умовах зі спори виростає гаметофіт (заросток).

Є рівноспорові та різноспорові папороті. Рівноспорові мають одноклітинні зелені гамети різної форми, різноспорові — двоклітинні гаметофіти. У різноспорових папоротей спостерігається значне спрощення (редукція) заростків, особливо чоловічих, вони мають мікроскопічні розміри. Чоловічі заростки втрачають здатність до самостійного життя і живлення. У лісовій рослині щитника чоловічого гаметофіт одноклітинний, серцеподібної форми з ризоїдами, утворює жіночі та чоловічі статеві органи, в них — статеві клітини. Для запліднення обов'язково потрібна вода. Із заплідненої яйцеклітини (зиготи) утворюється зародок, який проростає в нову зелену рослину — спорофіт.

У лісах України зустрічається ще папороть-орляк, безщитник жіночий тощо, у річках — водяна папороть-сальвінія плавуча.

Чоловіча папороть (щитник чоловічий) - *Dryopteris filix-mas*. Багаторічна трав'яниста рослина, має розвинуте кореневище.



БОТАНІКА 2024-25



Листки прикореневі, великі, двічіперисторозсічені, називаються **вайями**. У молодому віці листки спіральньо закручені в спіраль, ростуть верхівкою, вважаються гомологами стебла. Розмножується папороть вегетативно, безстатево (спорами) і статевим способом. В другій половині літа на нижній стороні листка утворюються спорангії. Вони зібрані в соруси. В спорангіях дозрівають спори; висипаються і розносяться вітром. Під час утворення спор відбувається редуційний поділ. Спора має дві оболонки екзину та інтину. Спори в сприятливих умовах проростають в двостатевий гаметофіт (заросток), що має округло-серцевидну форму (площею 1 см²). Кріпиться до субстрату ризоїдами. Ризоїди утворюють на нижній стороні заростка, тут же утворюються антеридії (всередині заростка) та архегонії (ближче до краю з виїмкою). Розкриваються антеридії під час дощу або рясної роси; сперматозоїди штопороподібно закручені з пучком джгутиків на передньому кінці проникають в архегоній і запліднюють яйцеклітину. Запліднена яйцеклітина проростає в заросток, який до утворення кореня і асимілюючих органів, живиться за рахунок заростка (гаметофіта), пізніше заросток відмирає. Отже, в циклі розвитку переважає спорофіт, гаметофіт недовговічний.

Підклас Сальвініїди (*Salviniidae*), порядок Сальвінієві (*Salviniales*), рід Сальвінія (*Salvinia*).

Сальвінія плаваюча (*S. natans*) є типовим представником різноспорових папоротей. Це невеличка однорічна рослина, що вільно плаває на поверхні води. Стебло тонке, горизонтальне, розгалужене. Листки розміщені на стеблі кільцями по три листки, два з них виконують асиміляційну функцію і підтримують рослину на поверхні води, третій розсічений на ниткоподібні частки і виконує функцію коренів та зрівноважує рослину у воді.

Сальвінія характеризується наявністю двох типів спор: мікро- і мегаспор, що утворюються в мікро- (утворюється 64 мікроспори) і мегаспорангіях (утворюється одна мегаспора), розміщених в кулястих спорокарпіях. З мікроспор розвиваються чоловічі заростки, які несуть тільки антеридії, а з мегаспор утворюються жіночі заростки, що несуть тільки архегонії.

Різноспорові папороті відрізняються від рівноспорових не тільки наявністю різноспоровості, але і розвитком заростків. У різноспорових папоротей (сальвінії) проростання спор і розвиток заростків відбувається у самому ж спорангії, а не поза ним, як це проходить у рівноспорових. Тому гаметофіт у різноспорових



БОТАНІКА 2024-25



папоротей сильно редукований, чоловічий заросток утворюється при проростанні мікроспори. В результаті перших поділів мікроспори утворюється 3 клітини, далі нижня клітина ділиться на дві клітини: дрібну ризоїдальну, та більшу вегетативну. Остання розростається і виносить дві верхні клітини через розрив оболонки мікроспорангія на поверхню. Обидві верхні клітини діляться і кожна з них утворює по одному дуже спрощеному антеридію. В антеридії виділяється спермагенна клітина, яка в результаті поділу утворює 4 багатоджгутикових сперматозоїди. Сперматозоїди звільняються і плаваючи у воді, переміщуються до жіночих заростків.

Мегаспора, проростаючи, утворює жіночий заросток, який також не залишає мегаспорангій. При проростанні ядро мегаспори ділиться, утворюючи дві клітини: маленьку - верхівкову, і більшу - нижню, базальну. З верхньої утворюється заросток, а нижня розростається, заповнюється поживними речовинами для розвитку зародка. Заросток складається із зелених клітин, він розриває оболонку мегаспорангія, виходить на поверхню у вигляді пластинки, на ній розвивається 3-5 архегоніїв.

Після запліднення із зиготи розвивається невеликий зародок, який довгий час пов'язаний з заростком. Із зародка поступово розвивається доросла рослина - спорофіт. Сальвінієві походять від рівноспорових папоротей.