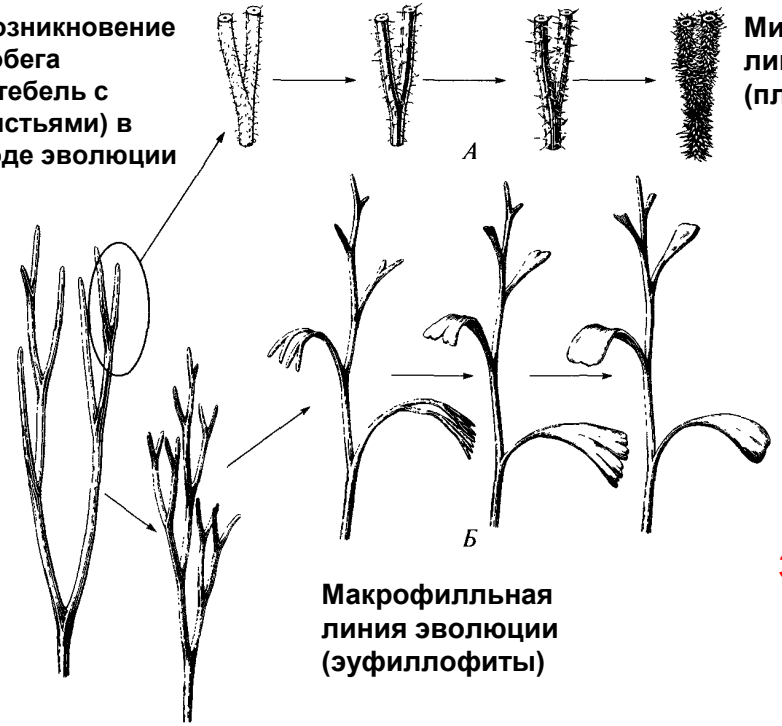
Возникновение побега (стебель с листьями) в ходе эволюции



Микрофилльная линия эволюции (плаунообразные)

Макрофилльная линия эволюции (эуфиллофиты)

Bateman et al. 2006, J. Exp. Bot.

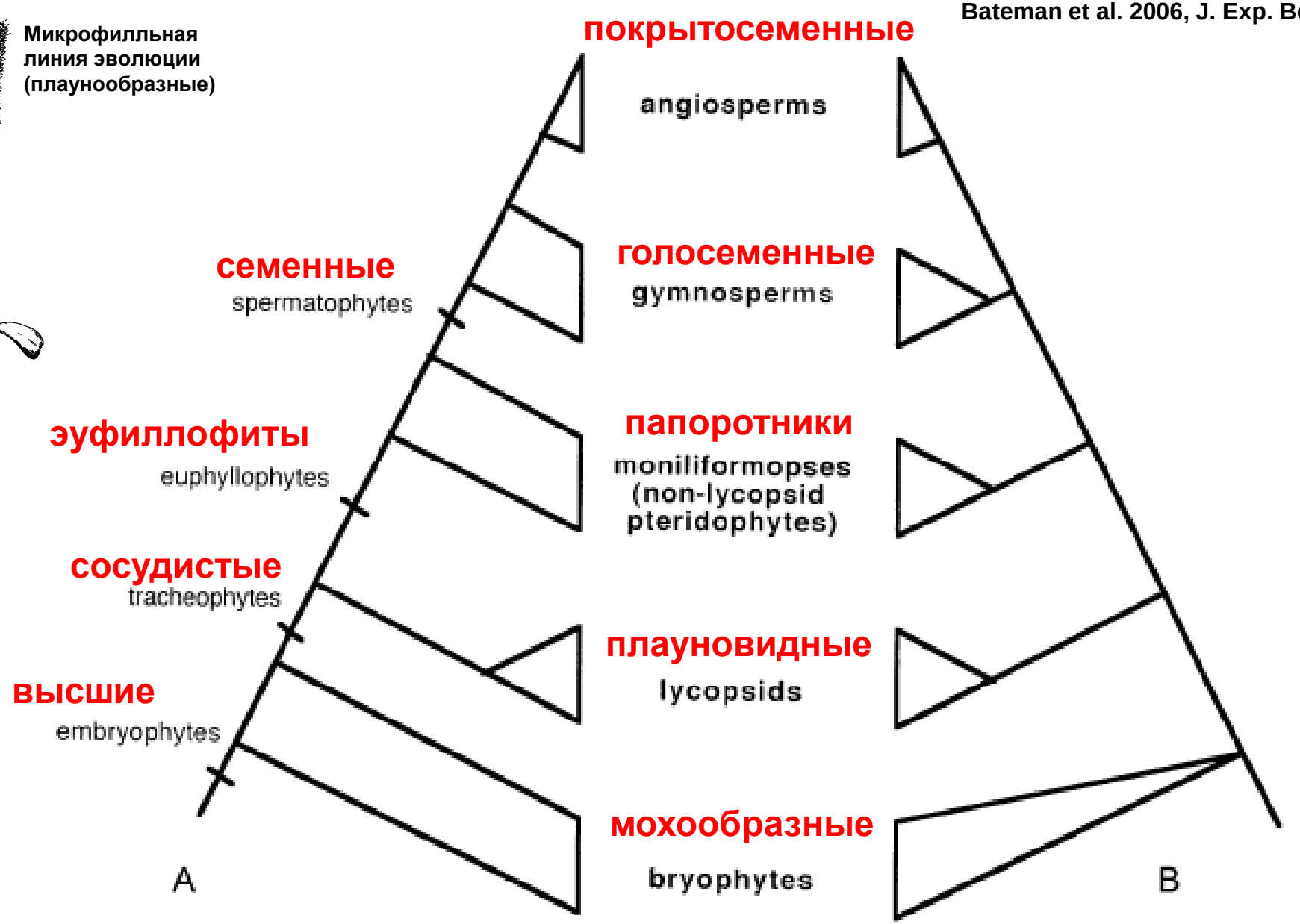
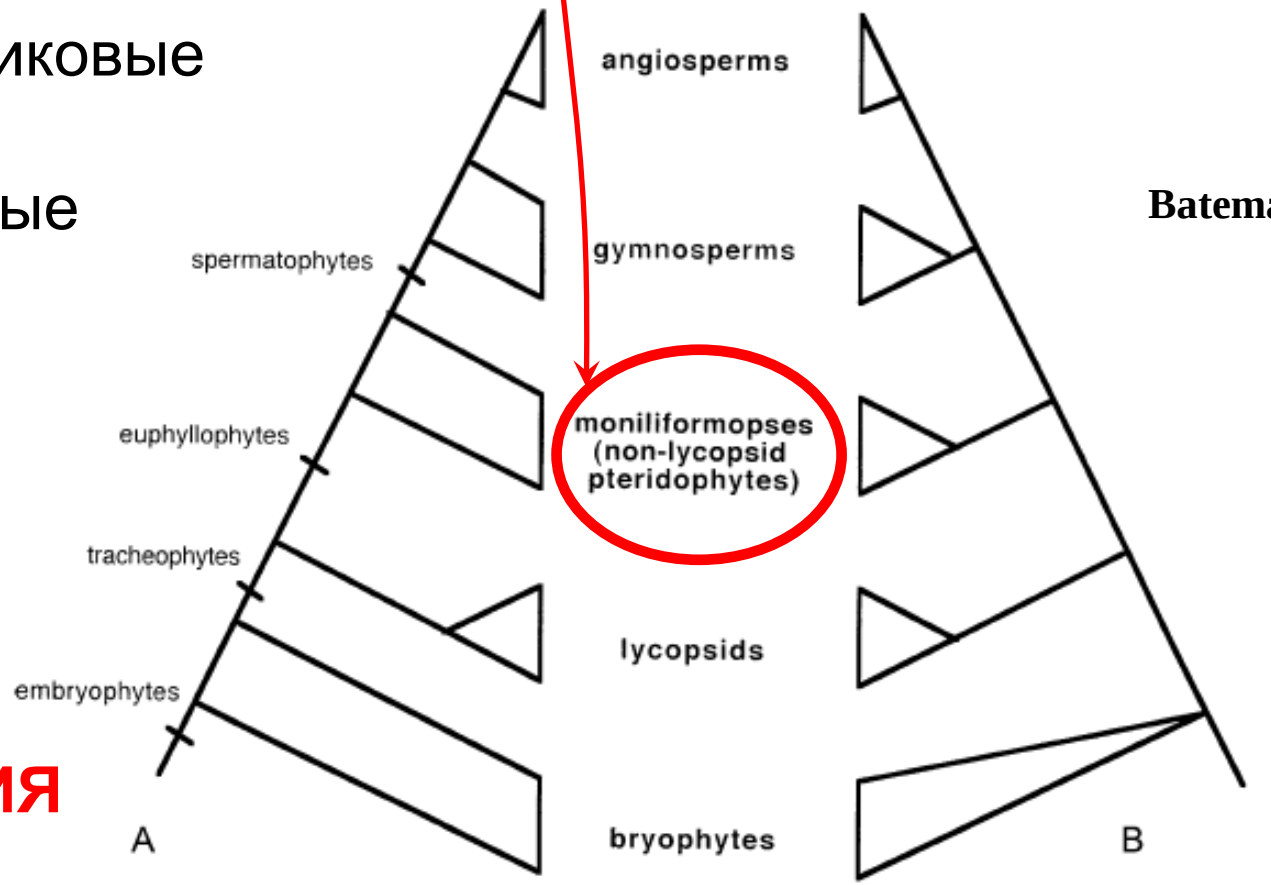


Fig. 2. Crude consensus of phylogenetic relationships recognized by morphological analyses using extant and extinct taxa (A) and sequence-based analyses using only extant taxa (B), illustrating the dominance of paraphyly in the former and monophyly in the latter.

Отдел Pteridophyta – папоротниковидные

Класс Rhyniopsida – риниевые †
Класс Cladoxylopsida – кладоксилеевые †
Класс Equisetopsida – хвощовые
Класс Zygopteridopsida – зигоптериевые †
Класс Polypodiopsida – многоножковые
Класс Ophioglossopsida – ужовниковые
Класс Psilotopsida – псилотовые
Класс Marattiopsida – мараттиевые

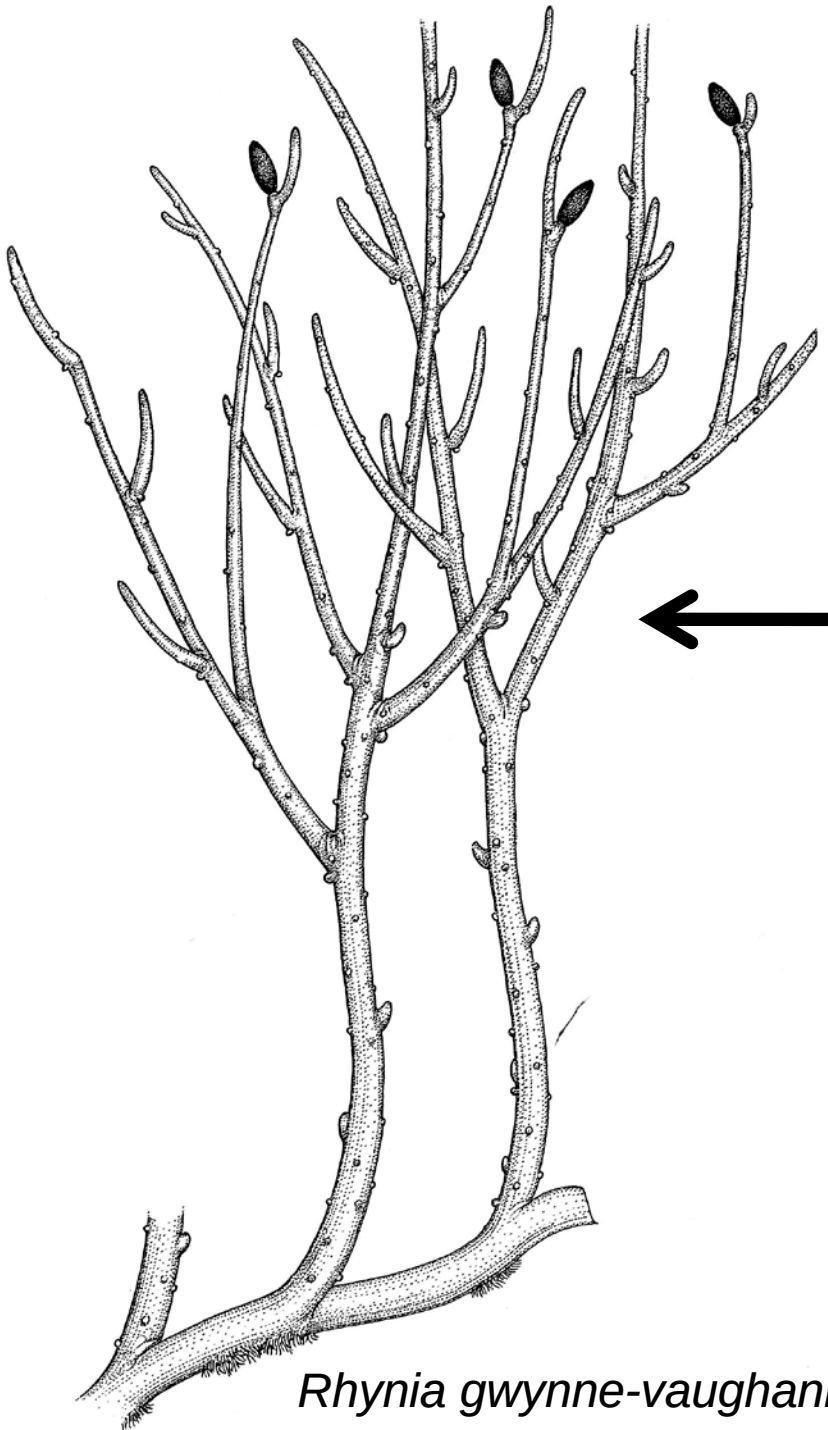


МОРФОЛОГИЯ

ДНК

Bateman et al. 2006, J. Exp. Bot.

Fig. 2. Crude consensus of phylogenetic relationships recognized by morphological analyses using extant and extinct taxa (A) and sequence-based analyses using only extant taxa (B), illustrating the dominance of paraphyly in the former and monophyly in the latter.



Rhynia gwynne-vaughanii

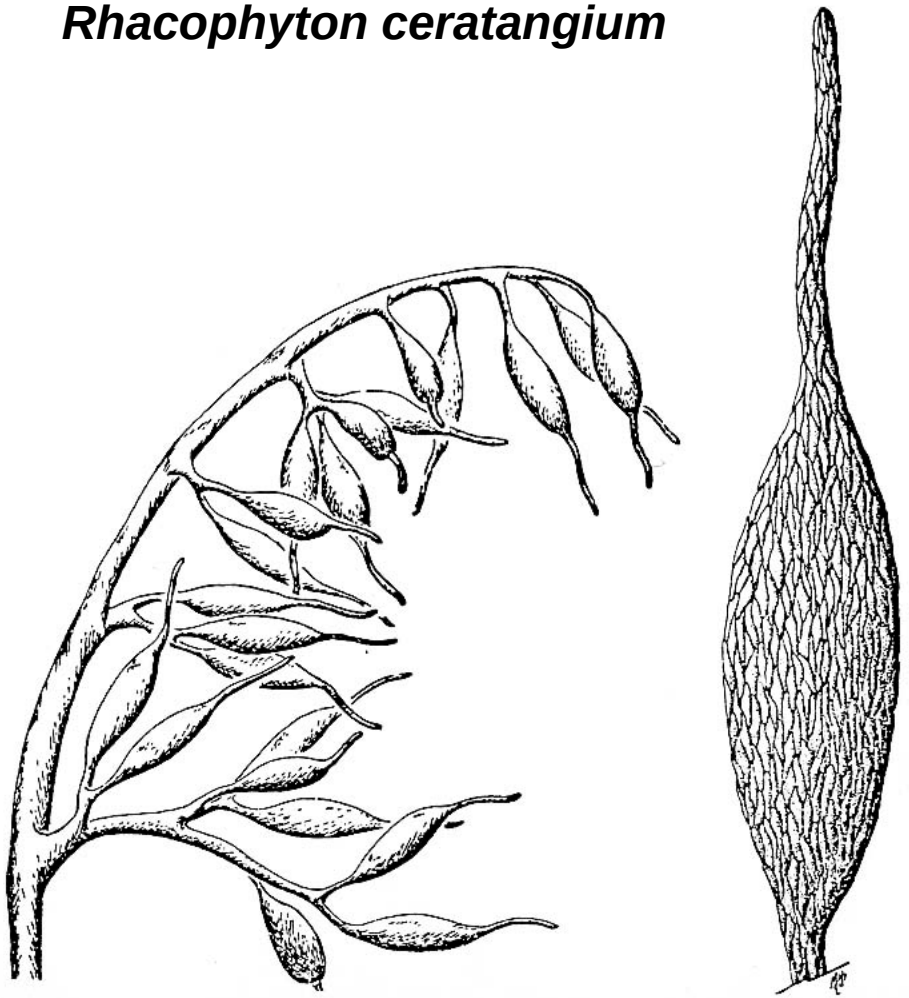
Отдел Pteridophyta
класс Rhyniopsida
порядок Rhyniales

класс Rhyniopsida
порядок
Trimerophytales

FIGURE 4.13. Partial reconstruction of *Psilophyton dawsonii* showing pseudomonopodial system with differentiation of subordinate fertile and vegetative lateral branches. Sporangia are fusiform in terminal clusters (×2). Reproduced, with permission, from Banks, Leclercq, and Hueber 1975, Text-Figure 13.

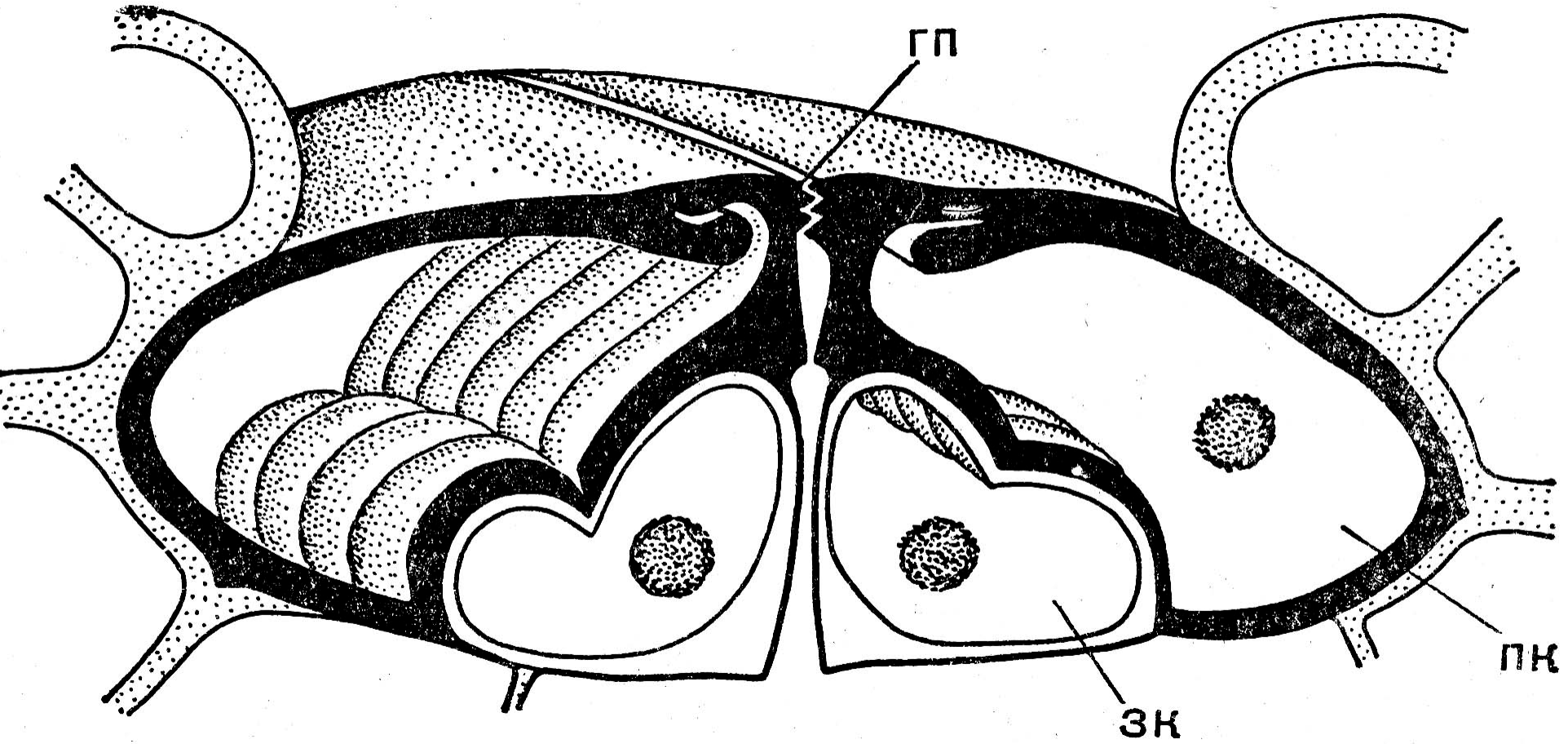
класс Zygopteridopsida

Rhacophyton ceratangium



Класс Equisetopsida - Хвощовые

Equisetum myriochaetum
(стебель до 9 м длиной)



Устьице хвоща зимующего (*Equisetum hyemale*)

на поверхности стебля х. зимующего высотой около полуметра – более 300 000 устьиц

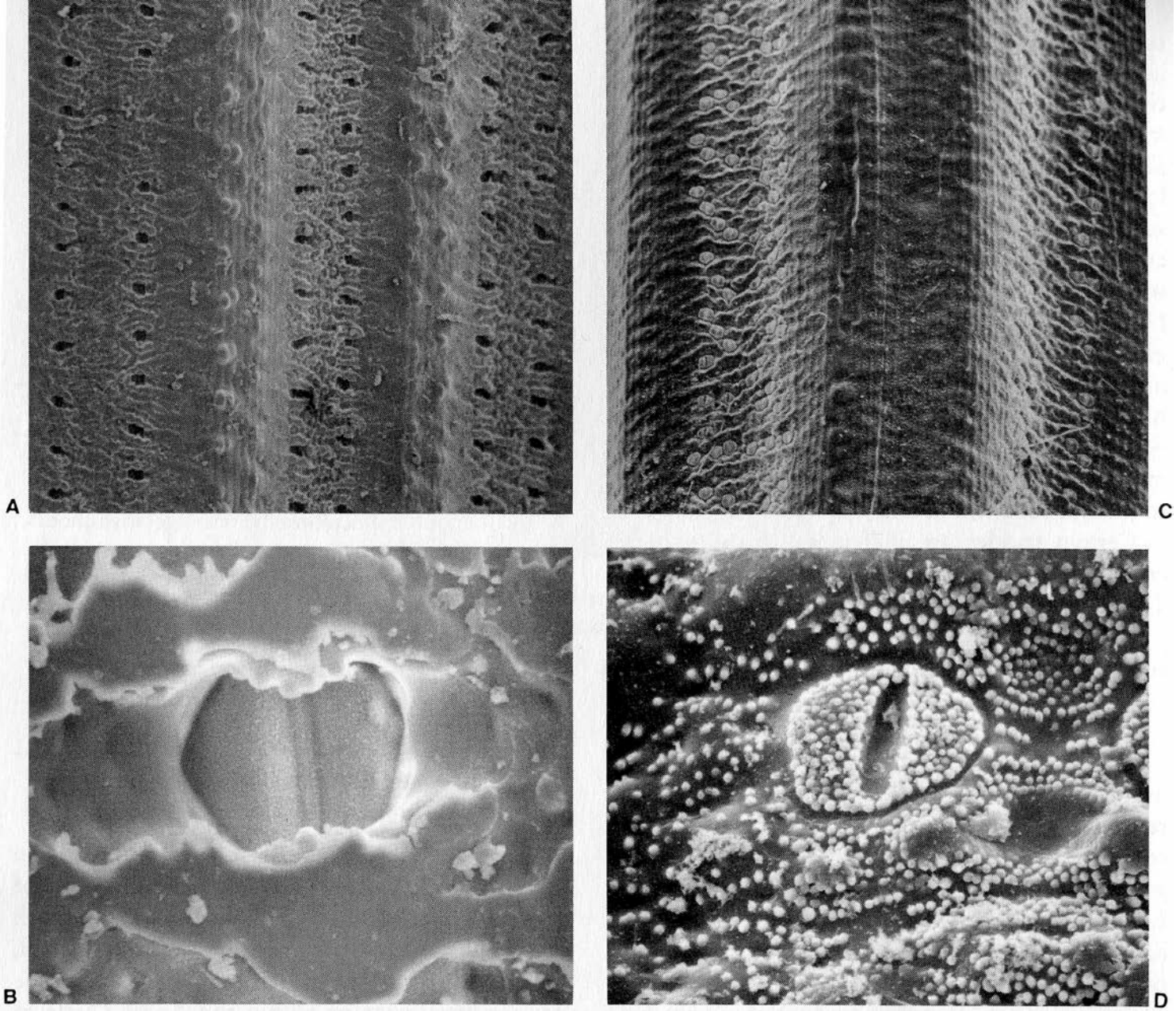
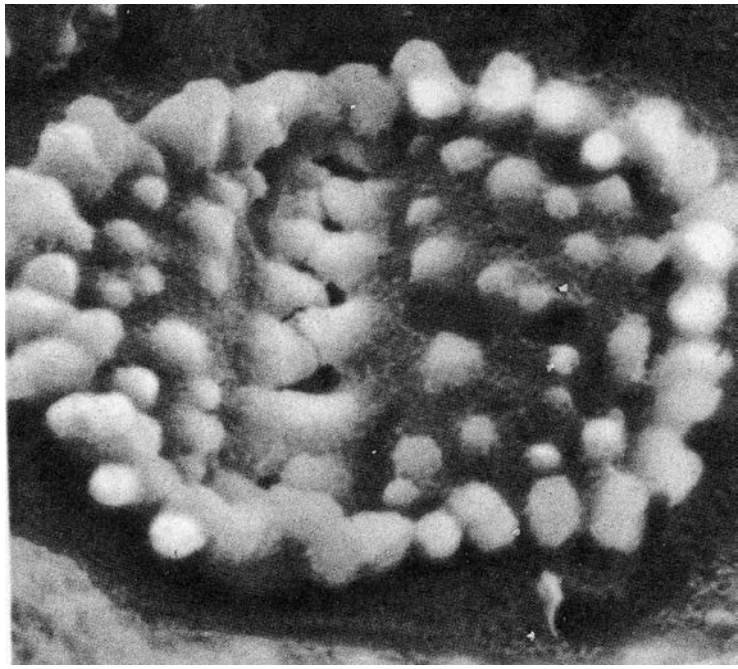
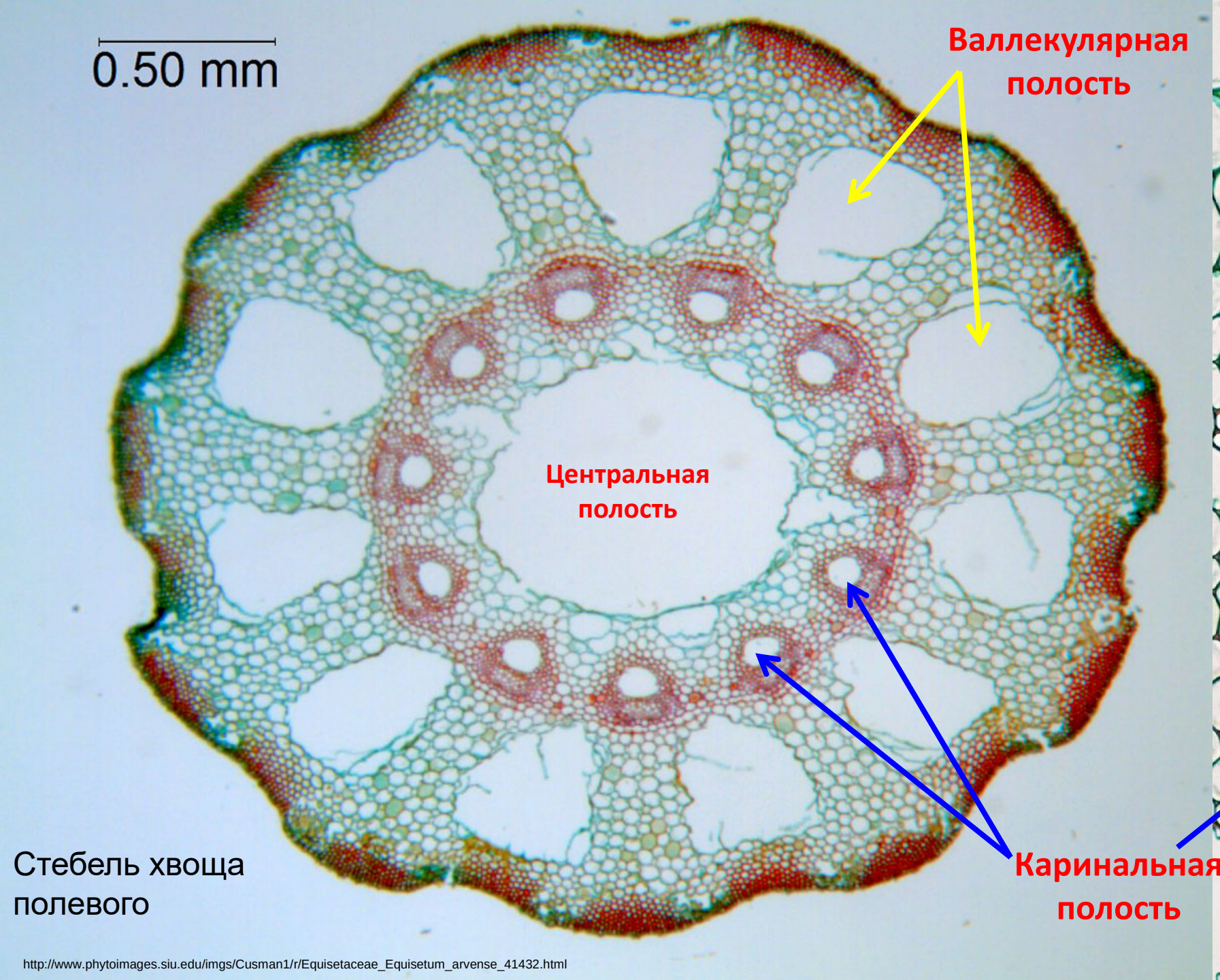


FIGURE 10-4 Scanning electron micrographs of stem surfaces. **A, B,** *Equisetum hyemale,* showing two rows of stomata in the valleys between the ribs (**A**), and one sunken stoma (**B**). **C, D,** *Equisetum telmateia* subsp. *braunii,* showing bands of stomata (**C**), and one stoma (**D**). (**A, C** × 50; **B, D** × 700)



***Equisetum arvense* (хвощ полевой)**



Стебель хвоща полевого

http://www.phytoimages.siu.edu/imgs/Cusman1/r/Equisetaceae_Equisetum_arvense_41432.html

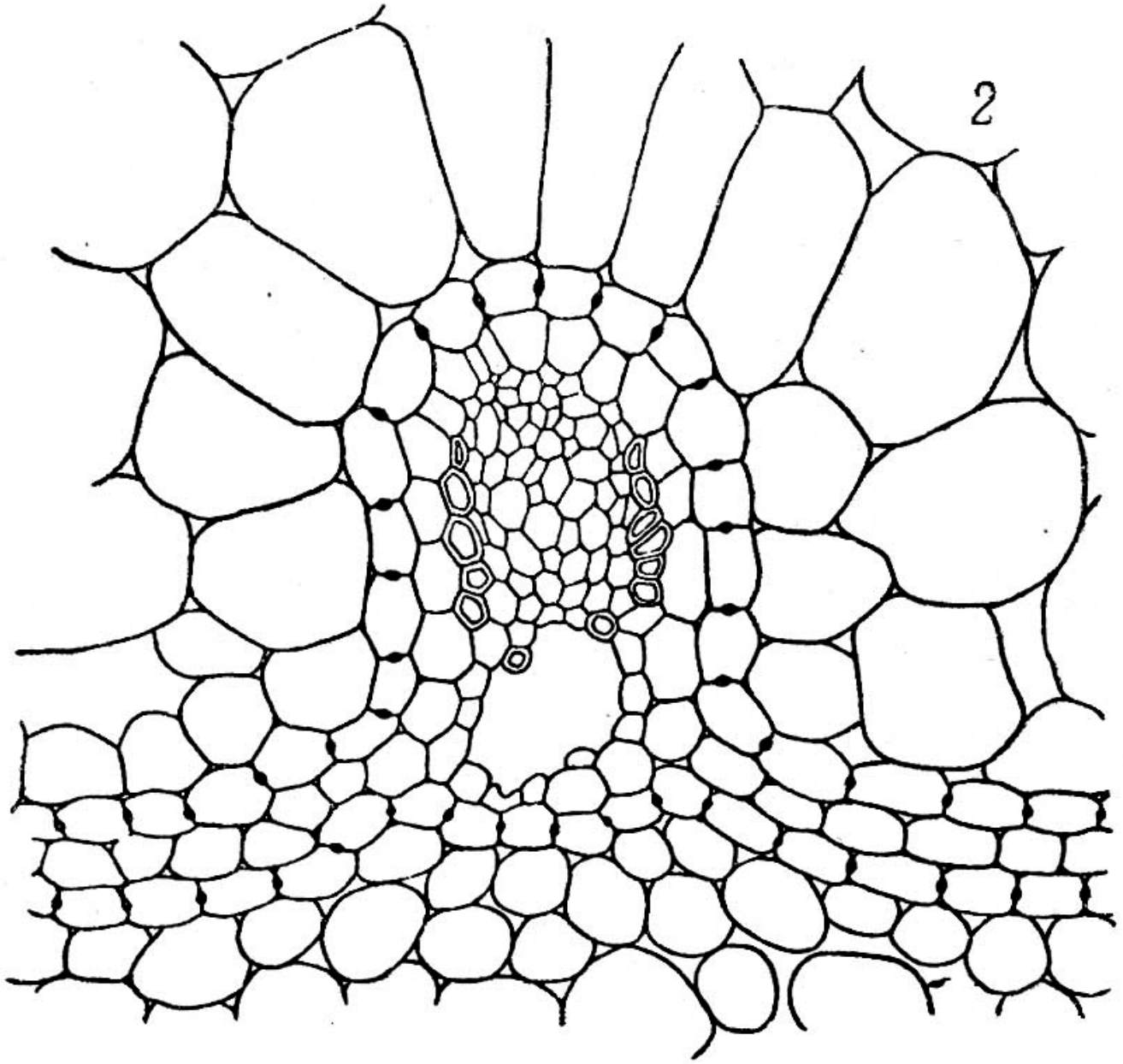
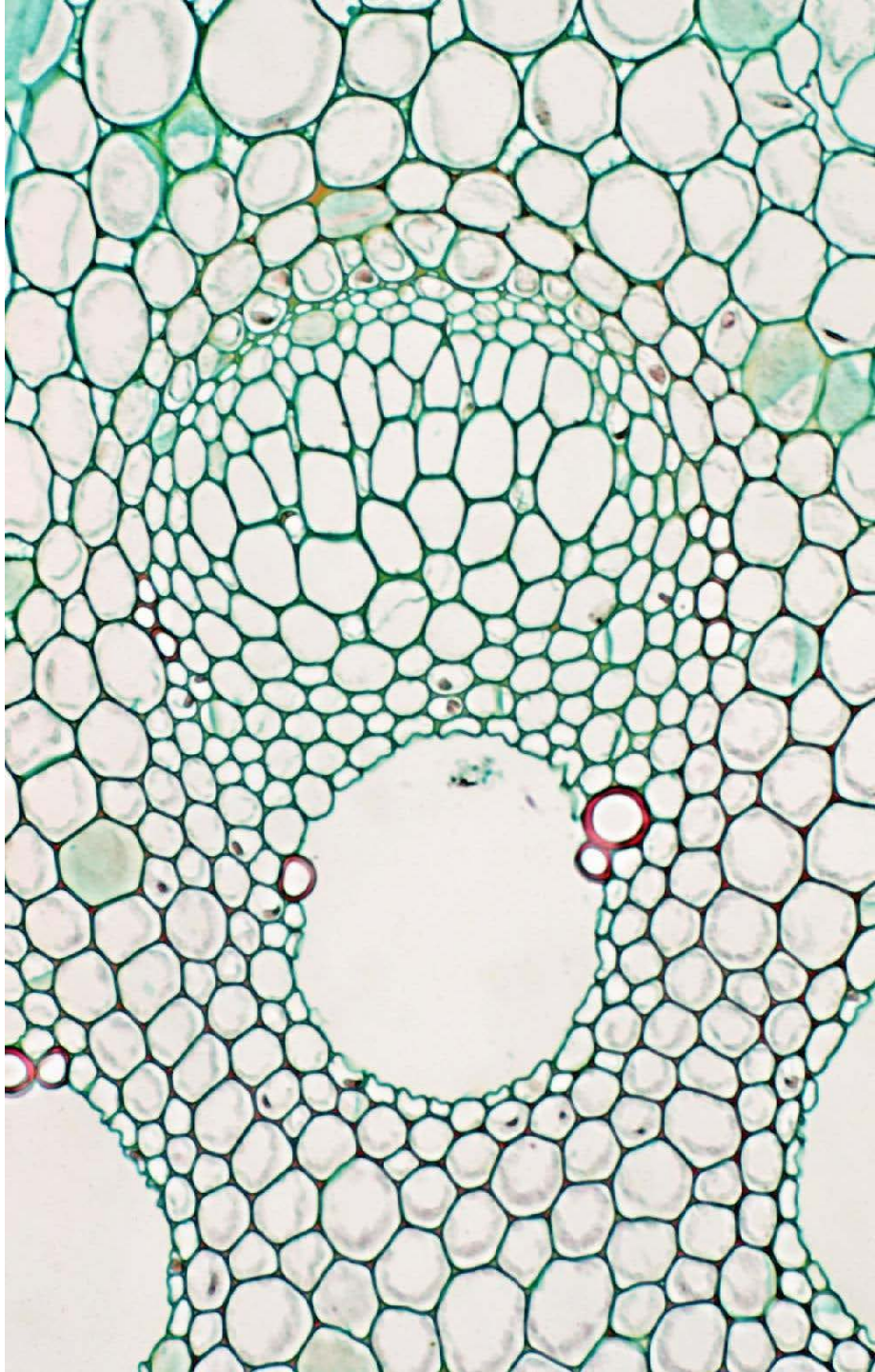
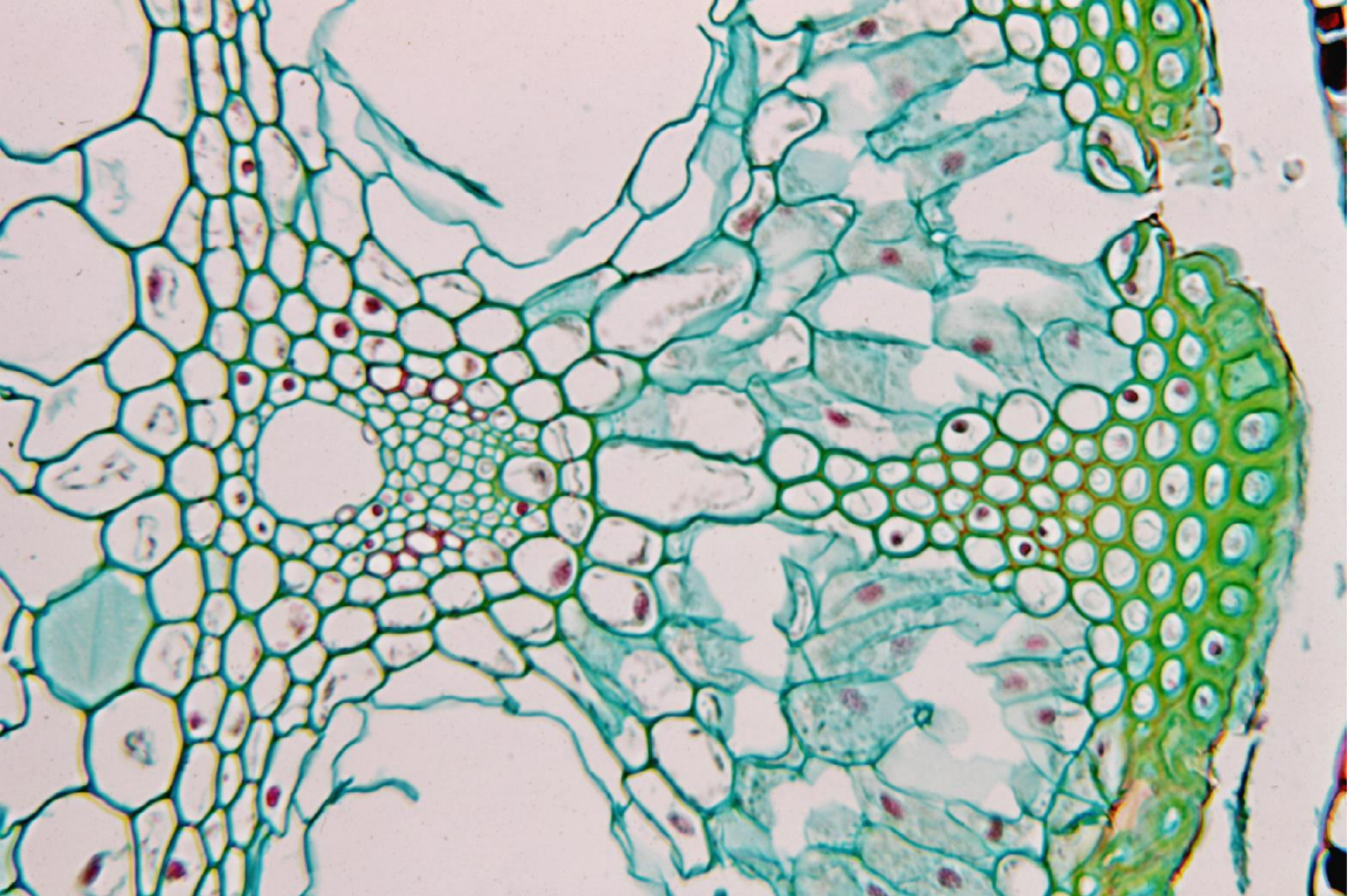
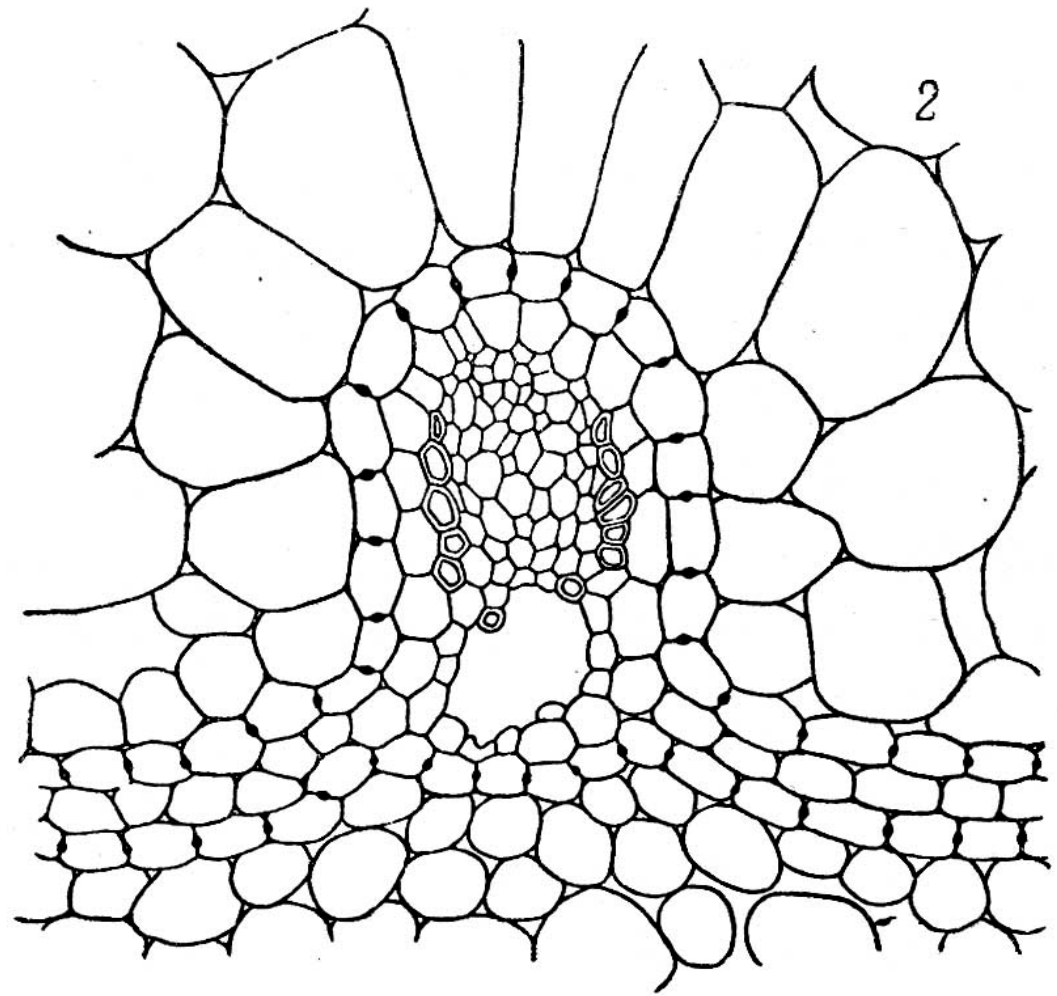
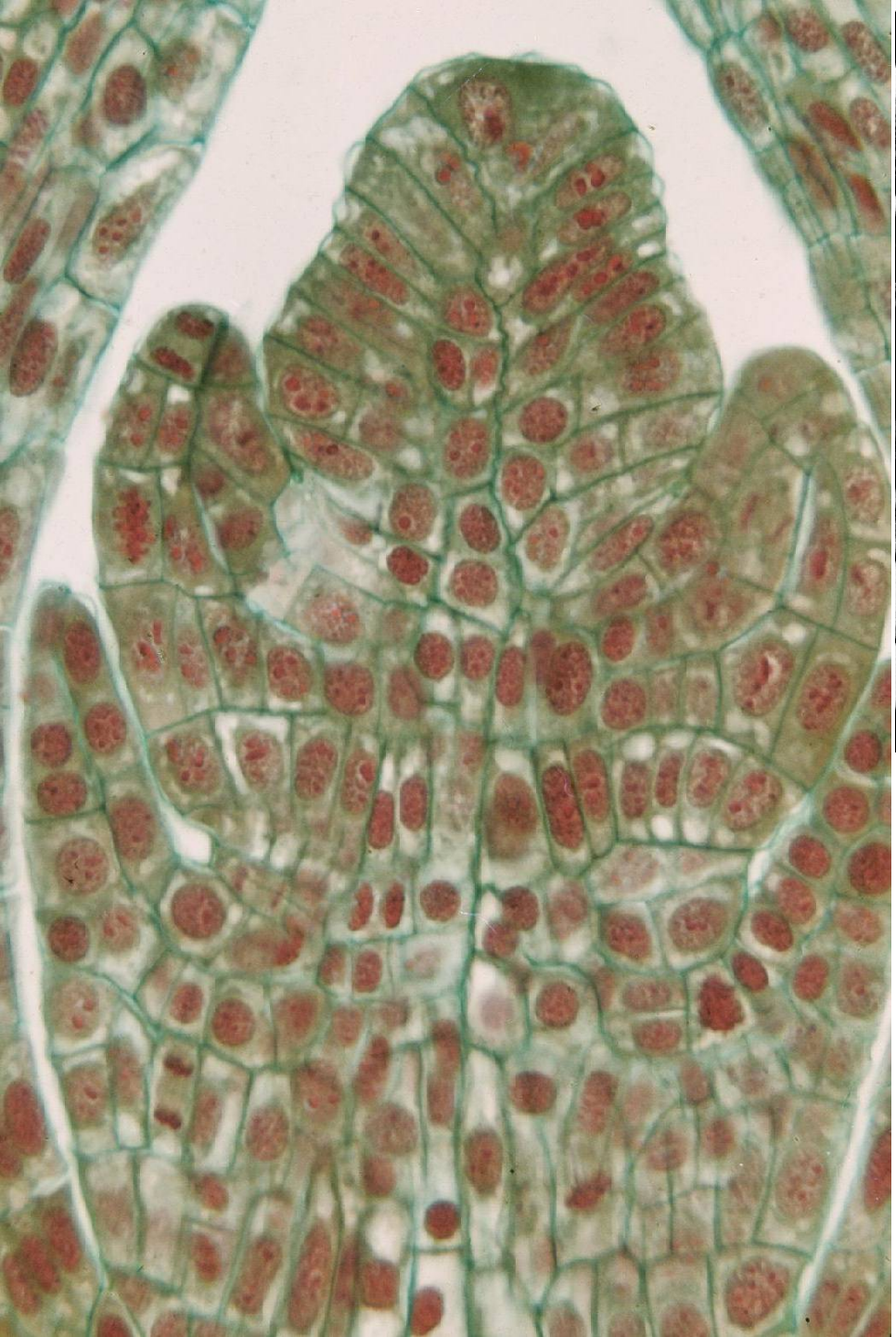


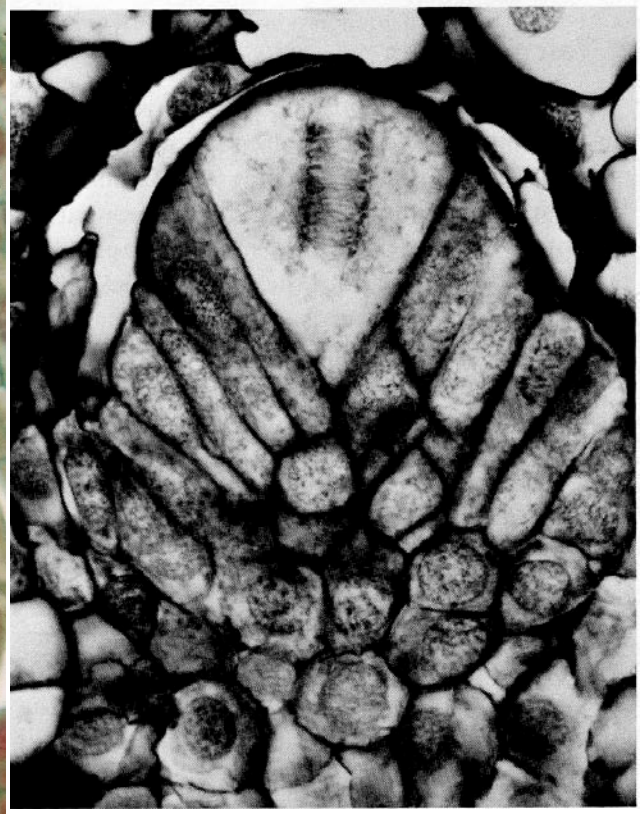
Рис. 107. *Equisetum hyemale* L.



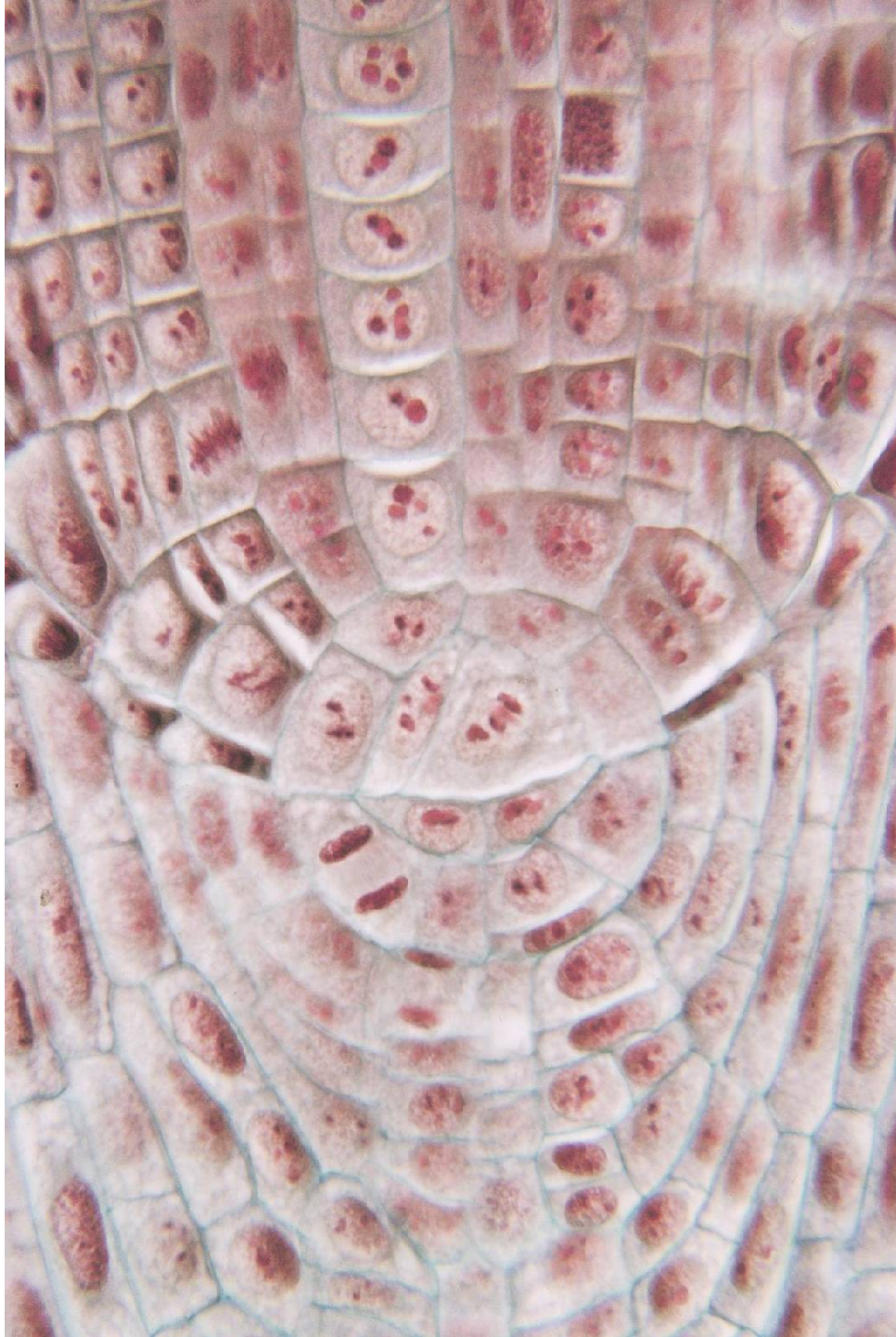



2





Equisetum
Апексы побега и корня с 1 инициальной клеткой



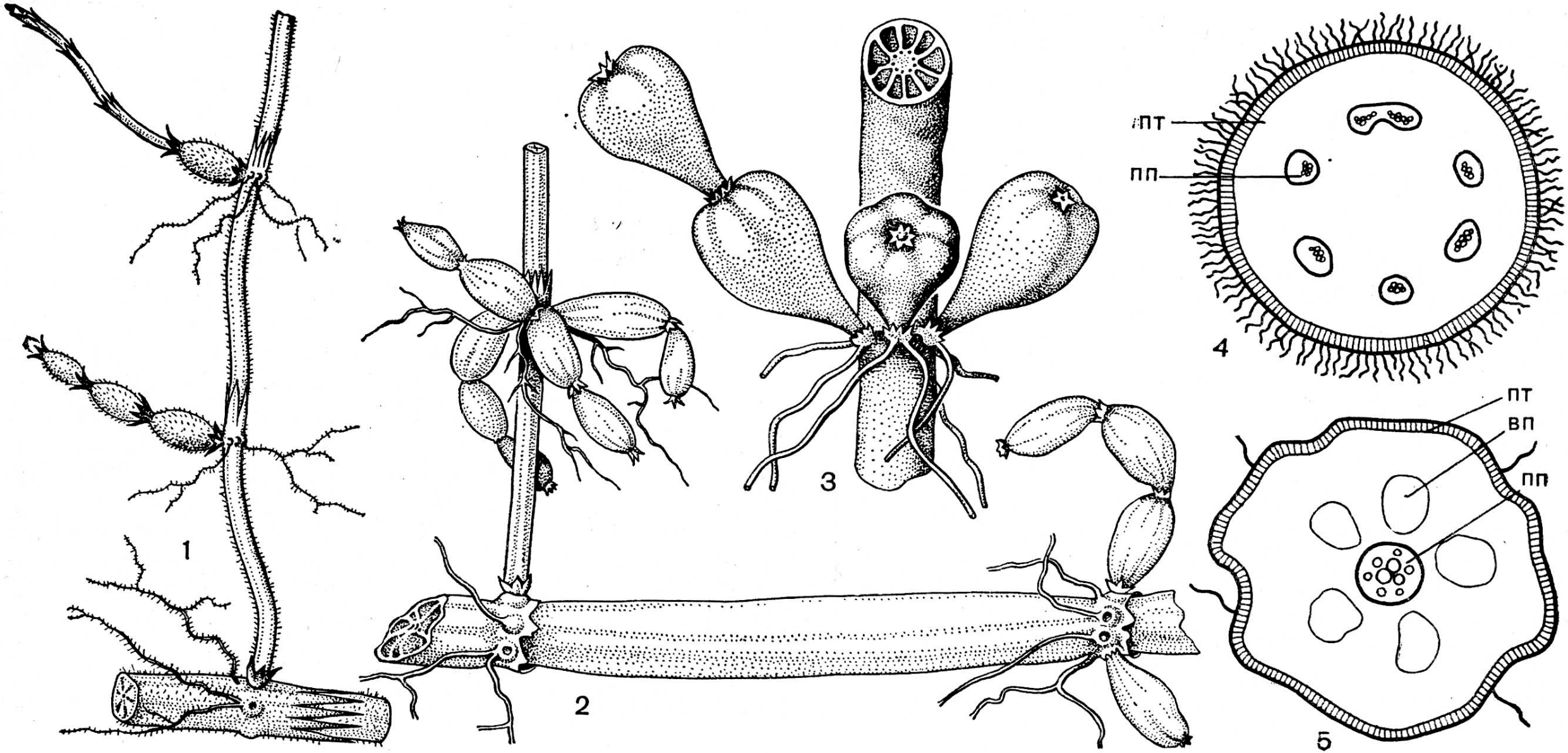


Рис. 84. Подземные органы хвоща (Equisetum):

1 — участки горизонтального и вертикального корневища с клубнями у хвоща полевого (E. arvense); *2* — то же у хвоща болотного (E. palustre); *3* — участок корневища с клубнями у хвоща большого (E. telmateia); *4* — схема поперечного среза клубня хвоща полевого; *5* — схема поперечного среза положительно геотропичного корня хвоща полевого: *вп* — воздушная полость, *пп* — проводящий пучок, *пт* — покровная ткань.

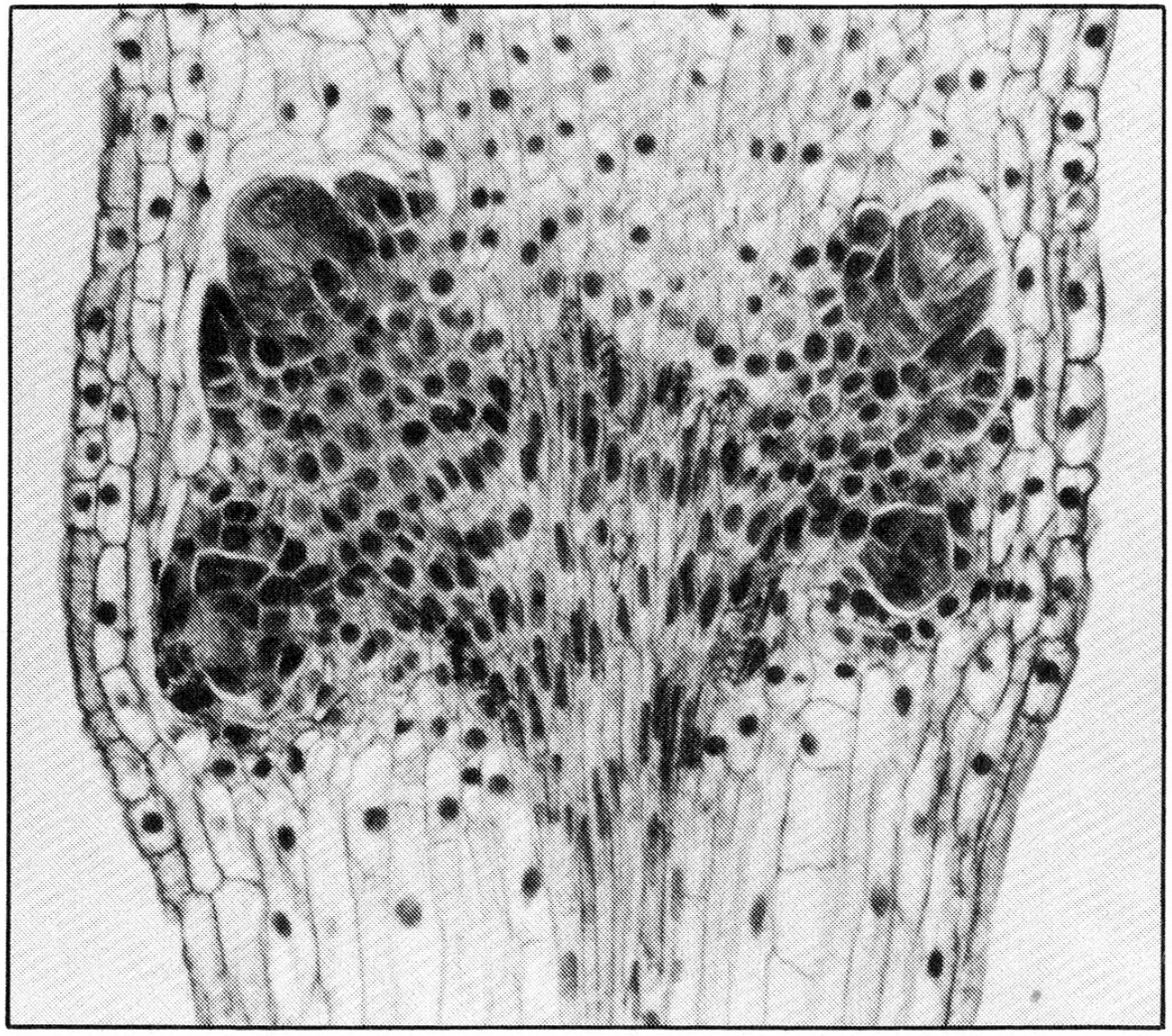
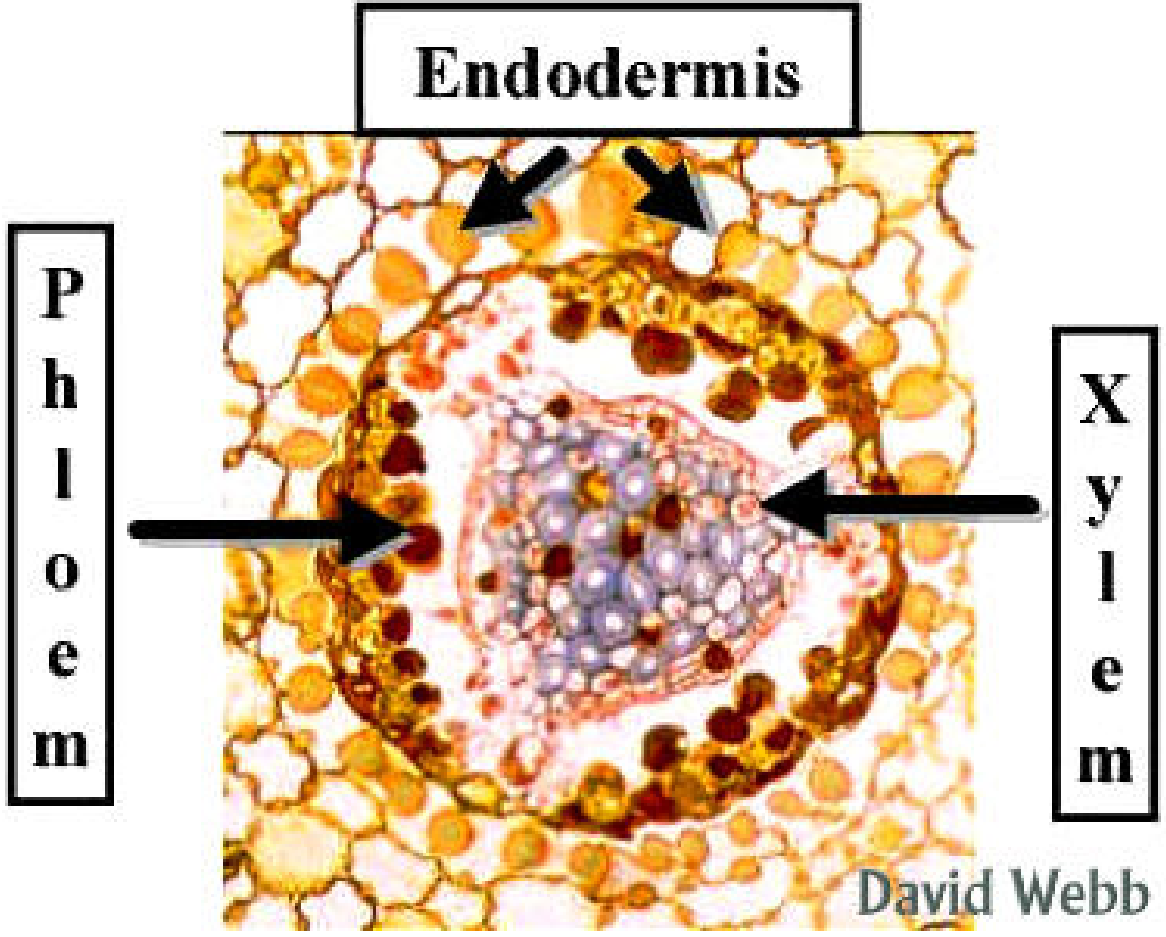


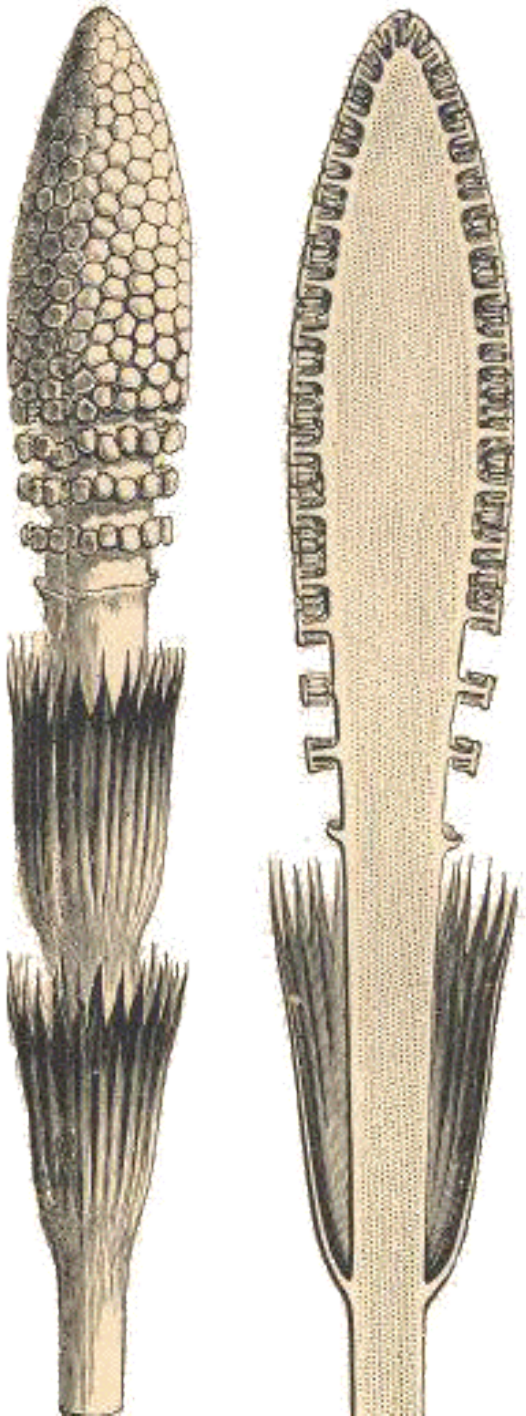
FIGURE 10-5 *Equisetum scirpoides*. Stem longitudinal section showing bud and root primordia at a node. Bud primordia toward top of figure.

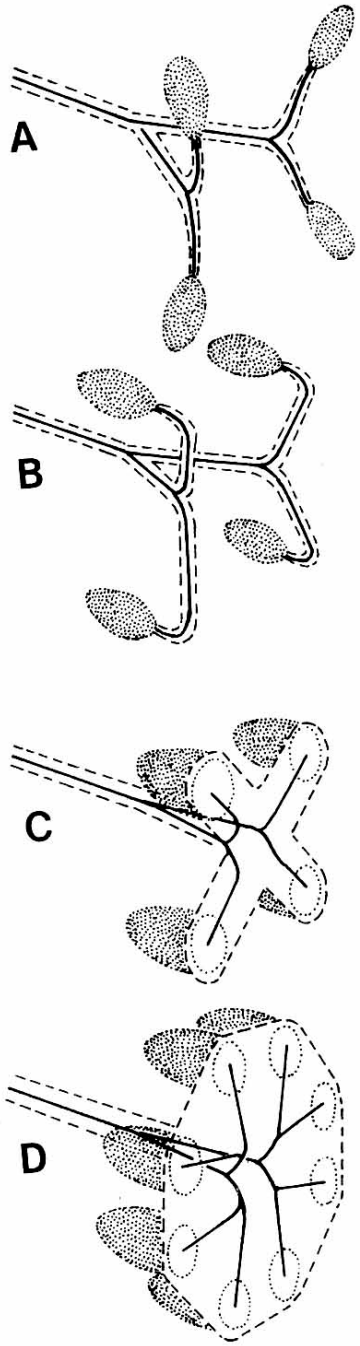


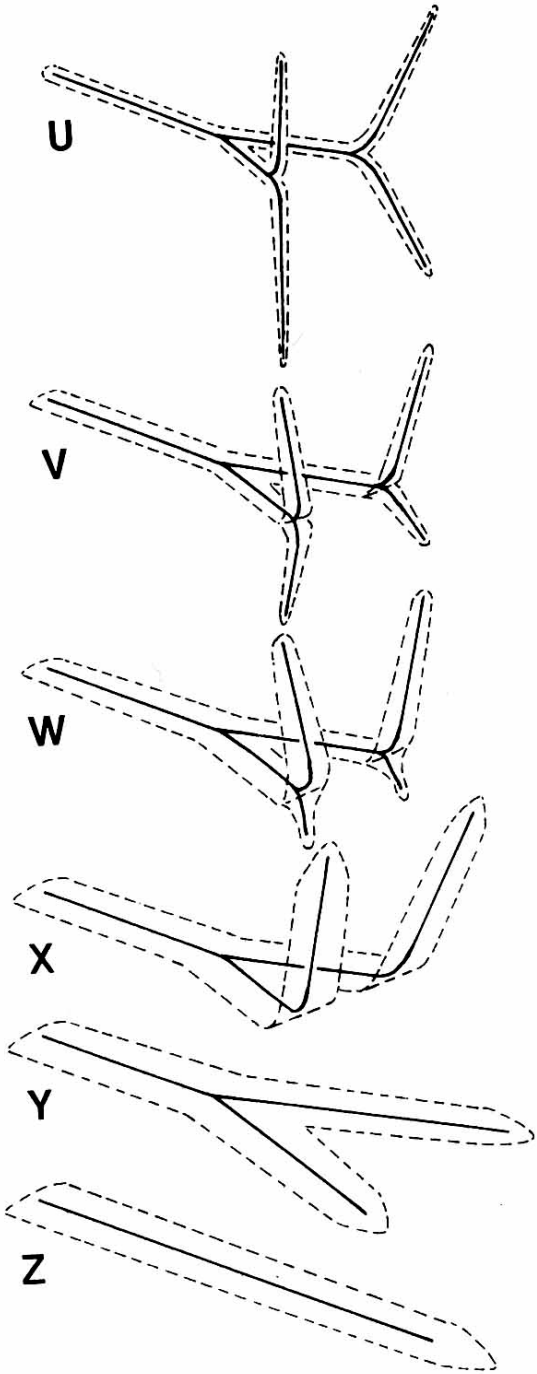
Корень

Equisetum arvense

Equisetum hyemale







Equisetum arvense

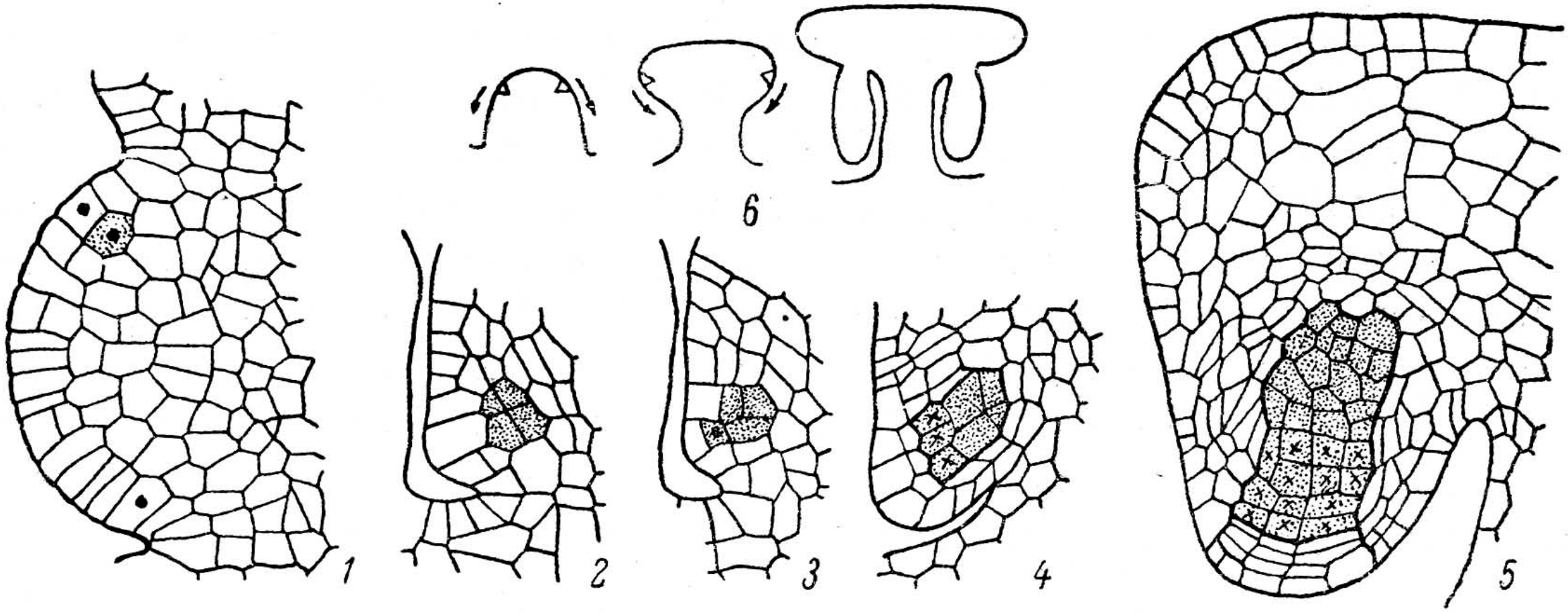


Рис. 108. *Equisetum arvense* L. Развитие спорангиофора и спорангия.

1 — радиальный разрез части стробила, показывающий очень молодой спорангиофор с зачатками спорангиев, верхний из которых разделился периклинально; *2—5* — части продольных разрезов спорангиофора, показывающие развитие спорангия; *6* — схема развития спорангиофора и перемещение растущих спорангиев. (*1—5* — по Bower; *6* — по Eames).

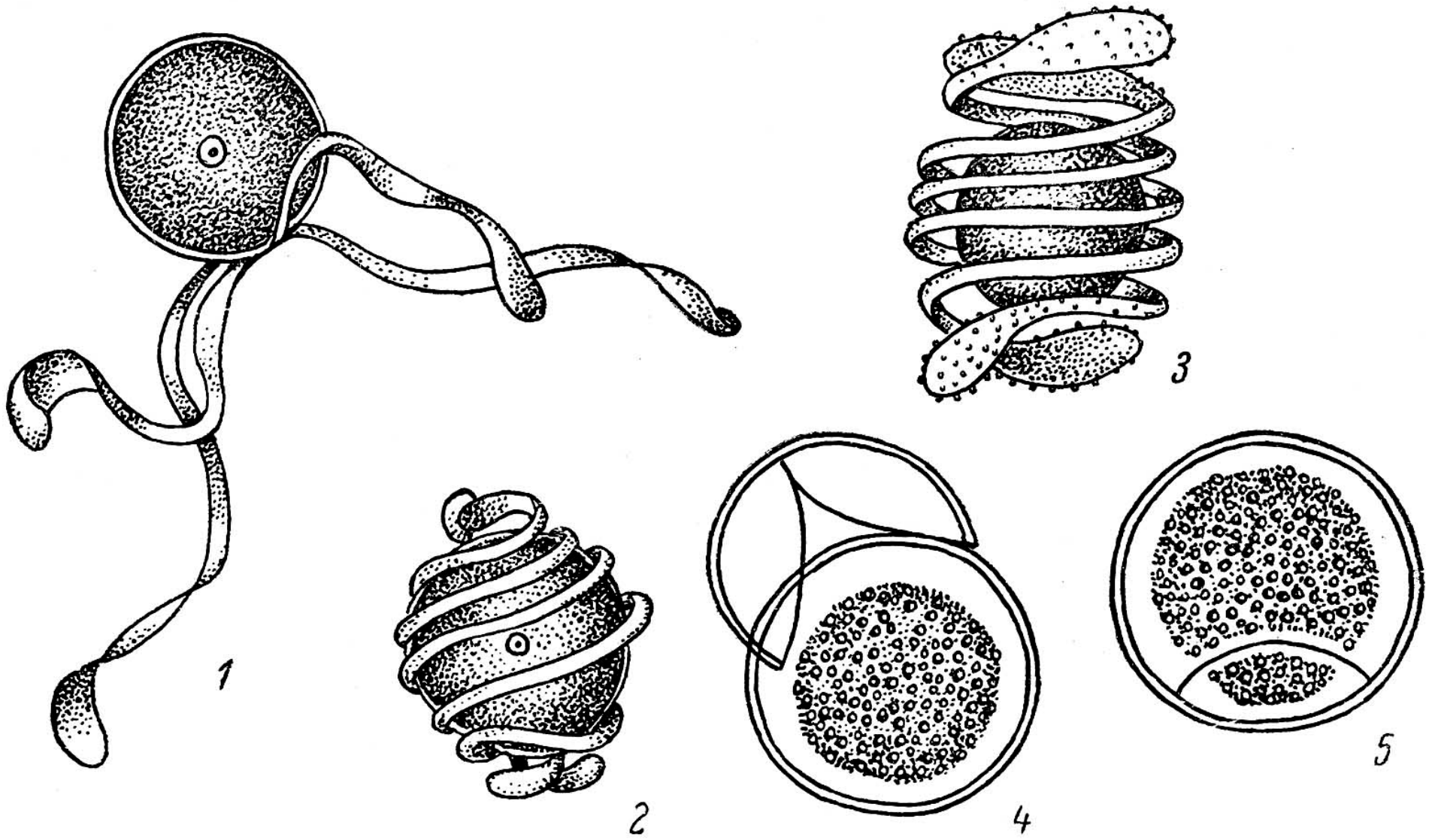


Рис. 109. Споры *Equisetum*.

1 и *2* — *E. telmateja* Ehrh.; *3*—*5* — *E. arvense* L.; *1*—*3* — зрелые споры (*1* — с раскрученными лентами); *4* и *5* — прорастающие споры (*4* — разрыв оболочки споры; *5* — первое деление). (*1* и *2* — по Wettstein; *3*—*5* — по Engler и Prantl).

ГАПТЕРЫ

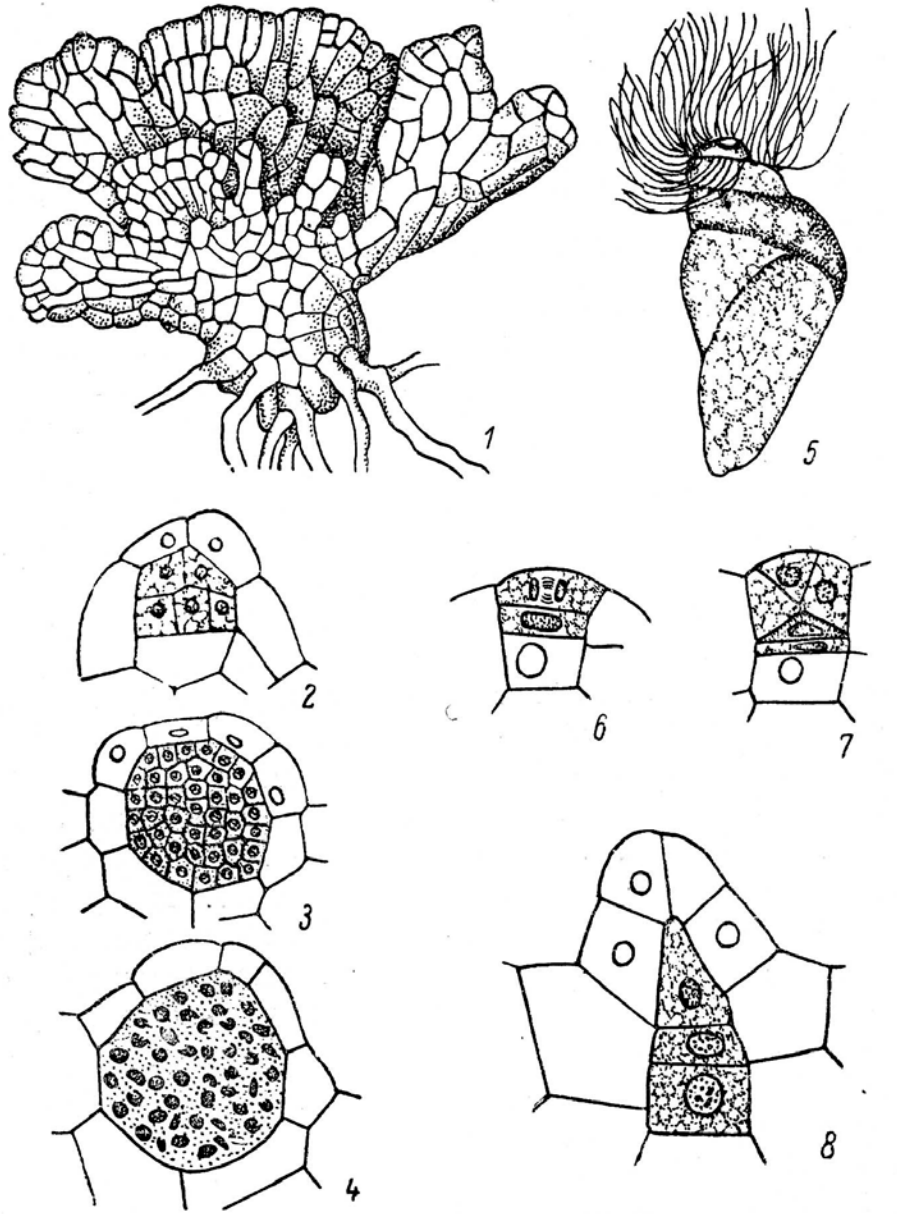
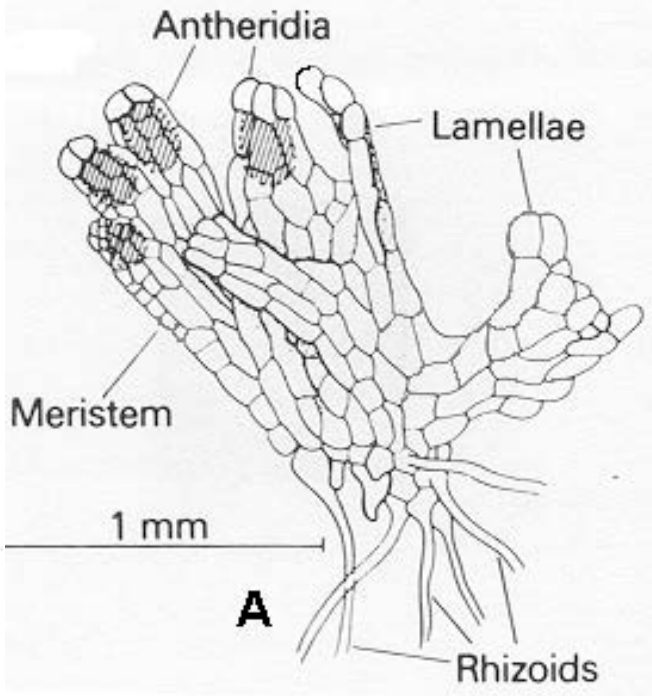
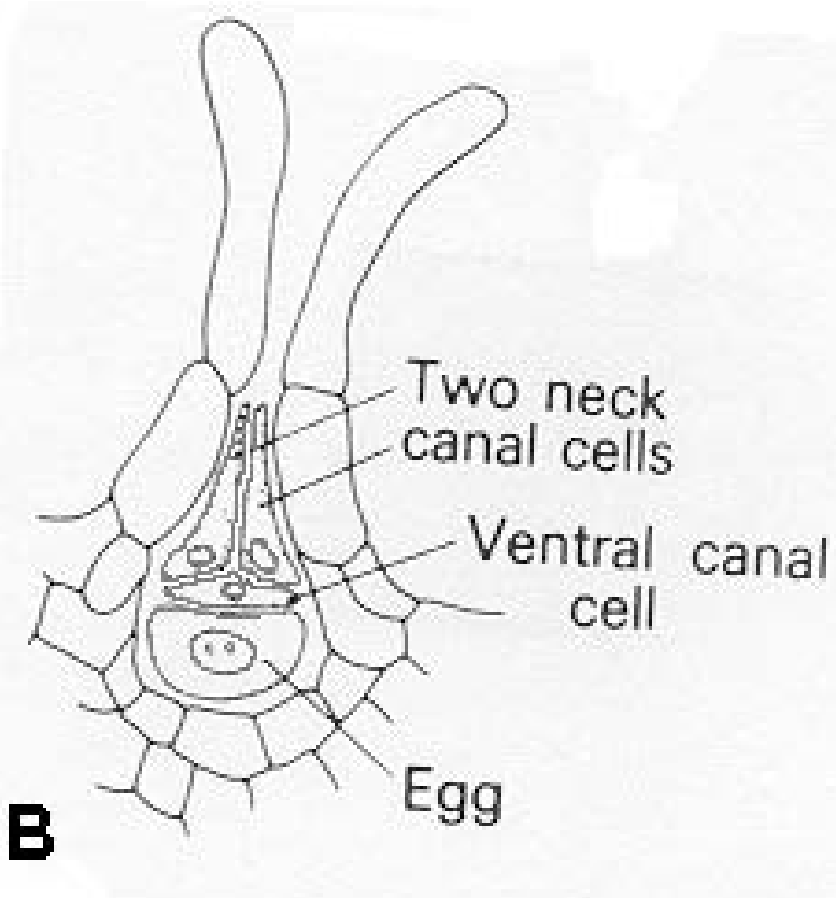
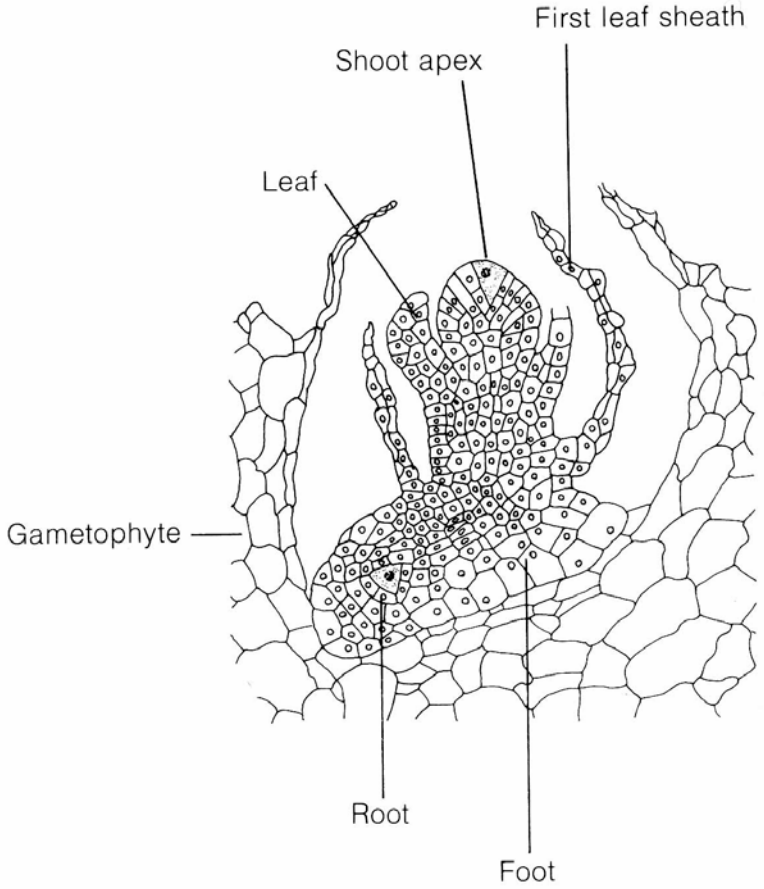


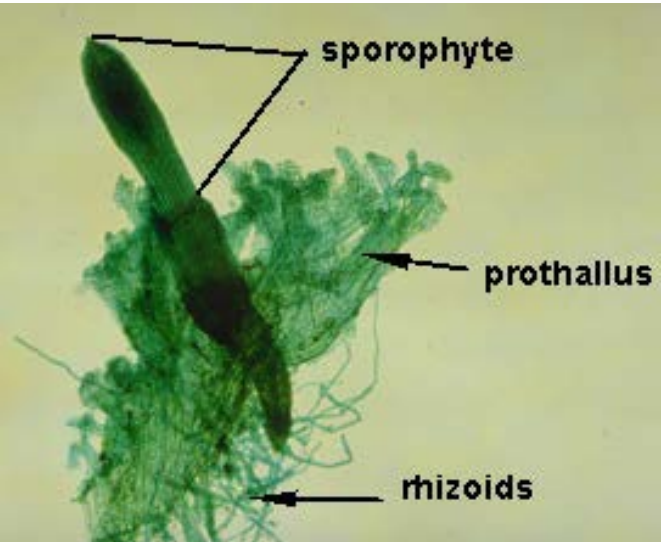
Рис. 110. *Equisetum telmateja* Ehrh.

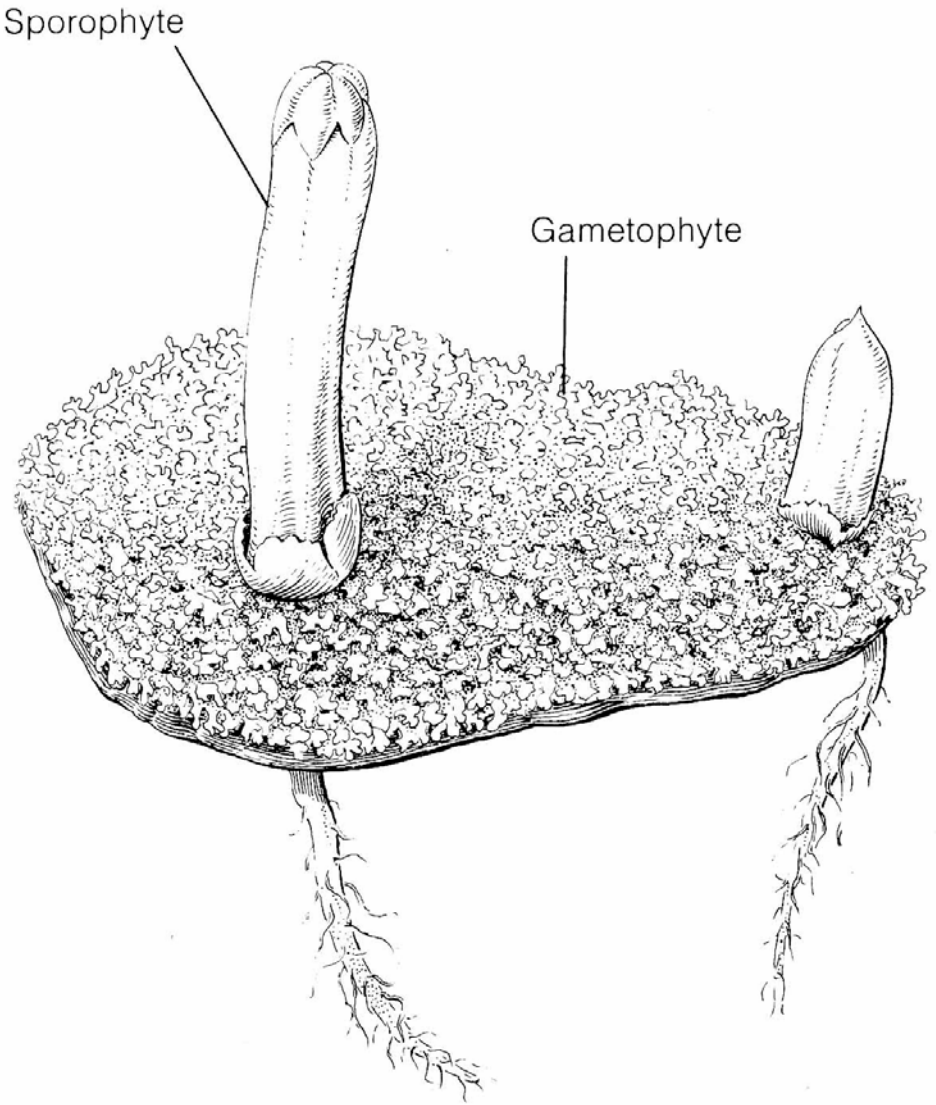
1 — зрелый гаметофит (×38); *2—4* — стадии развития антеридия; *5* — сперматозоид *E. arvense* L.; *6—8* — стадии развития архегония. *2*, *3*, *4* — ×210; *6*, *7*, *8* — ×325. (*1* — по Walker; *5* — по Sharp; *2*, *3*, *4* и *6*, *7*, *8* — по G. Smith).



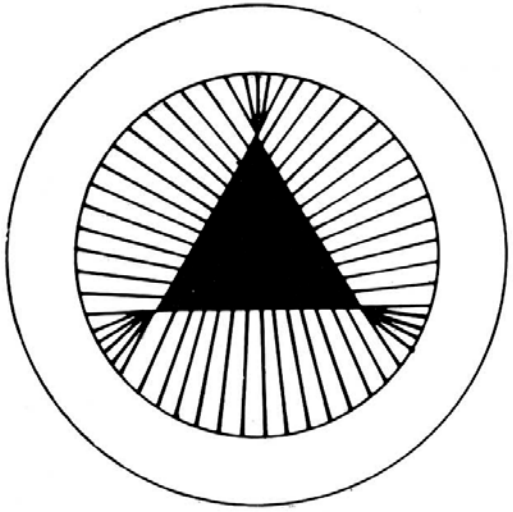


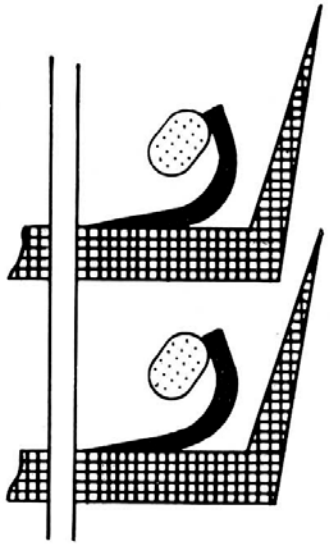

First leaf sheath
Shoot apex
Leaf
Gametophyte
Root
Foot


sporophyte
prothallus
rhizoids

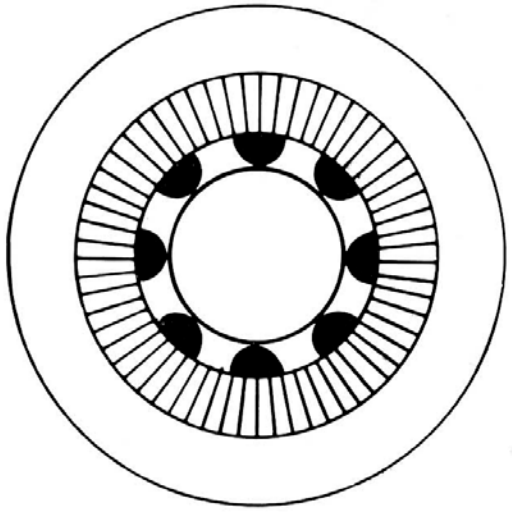

Sporophyte
Gametophyte

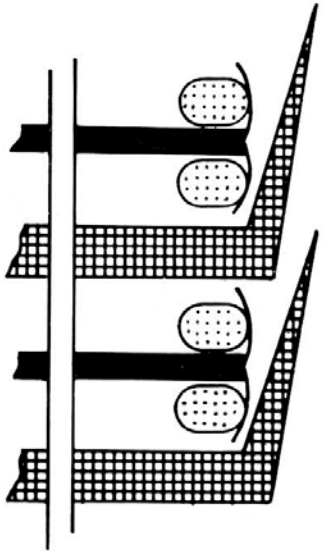
Гаметофиты и молодые спорофиты *Equisetum arvense*
Московская область, июнь 2016



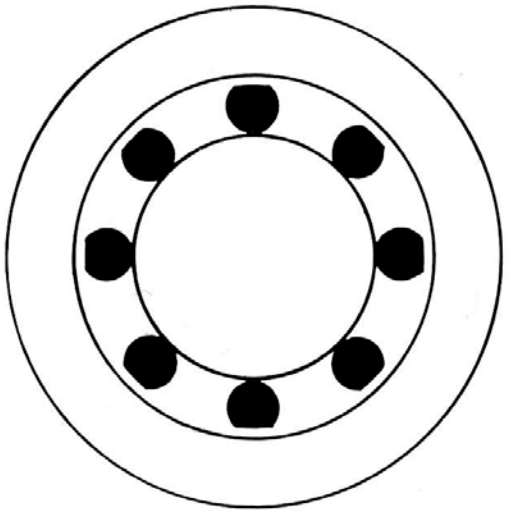


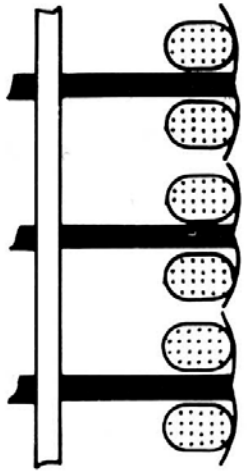
Sphenophyllopsida
(в.девон - пермь)





Equisetopsida:
Calamostachyales
(карбон - пермь)





Equisetales
(с карбона;
около 25 совр. видов)

Equisetites
(Триас)

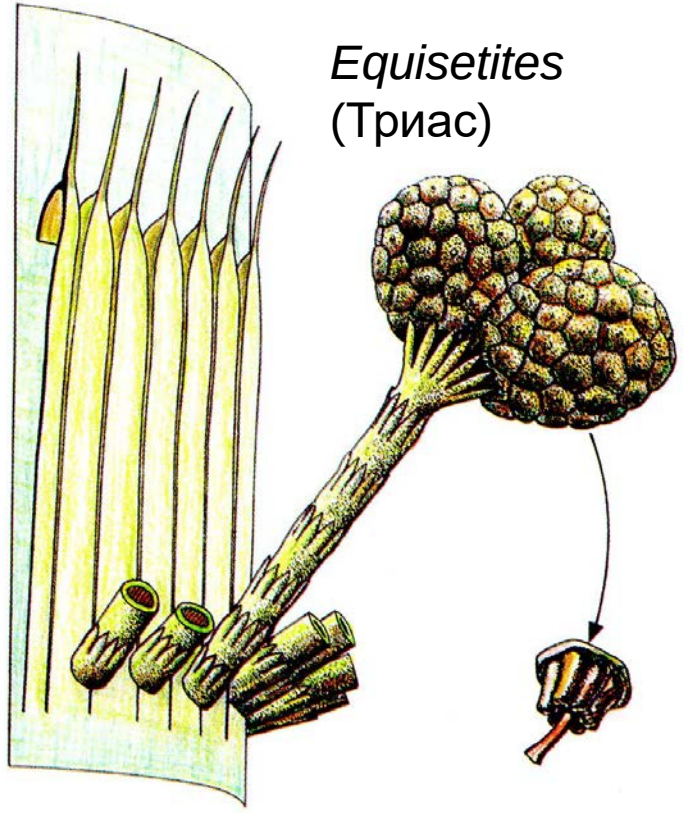


FIGURE 10.94 Suggested reconstruction of *Equisetites arenaceus* showing branches bearing terminal cones. (Courtesy K.-P. Kelber.)

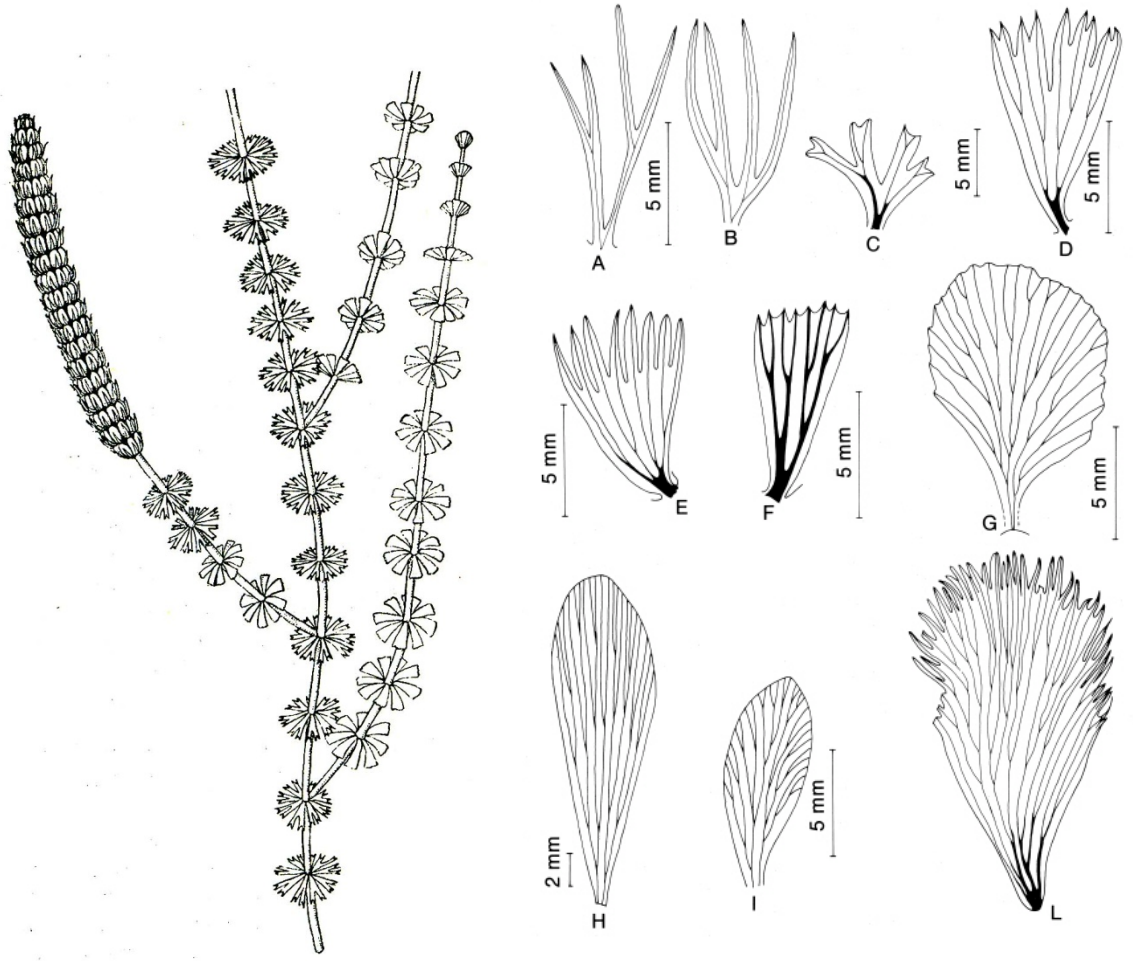
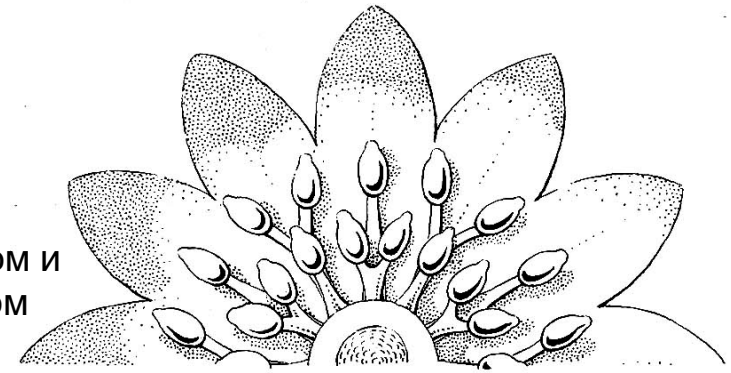


Рис. 95. *Sphenophyllum cuneifolium* Sternb.

Sphenophyllopsida (в.девон - пермь)

Стробил в продольном и поперечном разрезах



Bowmanites dawsoni

Верхушка побега с инициальной клеткой (стрелка)

Equisetopsida: Calamostachyales (карбон - пермь)

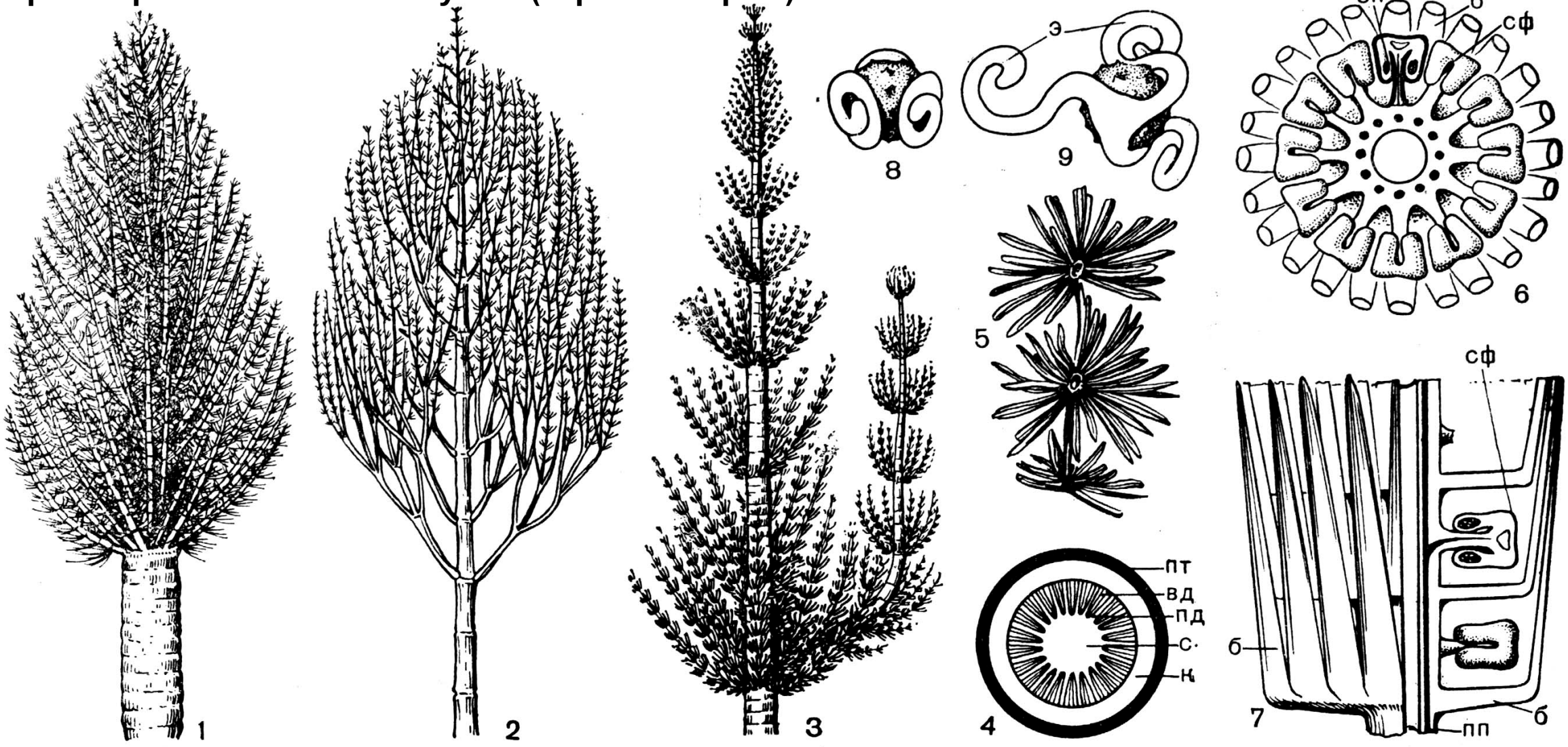
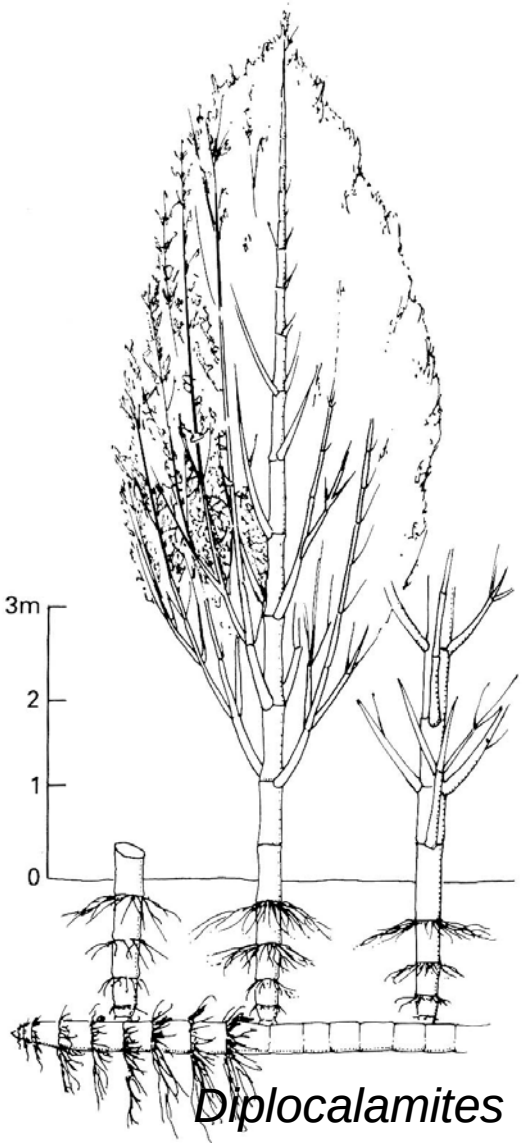


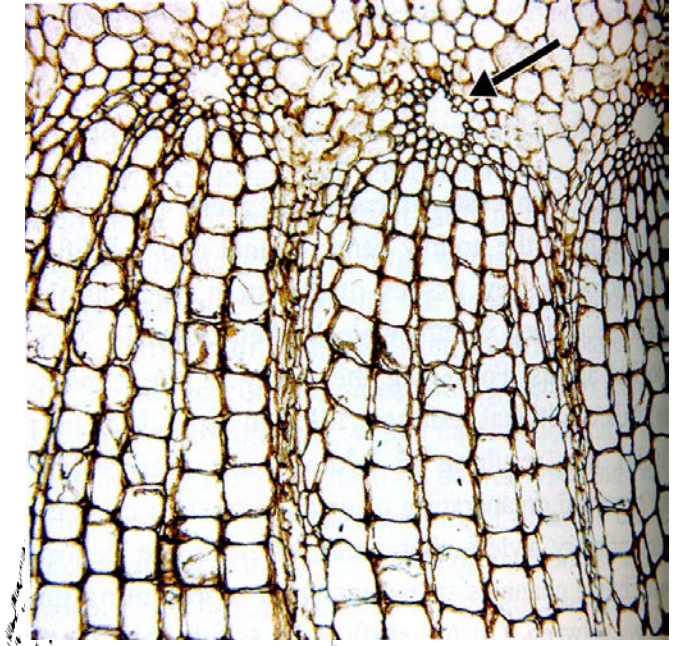
Рис. 77. Ископаемые хвощовые (Equisetopsida):

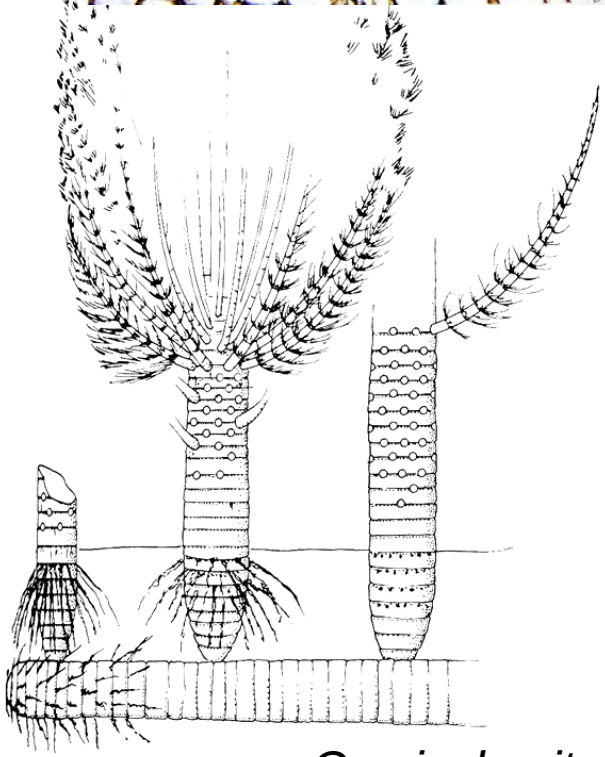
1—3 — каламиты (Calamites) с разными типами ветвления; *4* — схема поперечного сечения междоузлия стебля каламита: *вд* — вторичная древесина, *к* — кора, *пд* — первичная древесина, *пт* — покровная ткань, *с* — сердцевина, *5* — листья каламитов; *6* — поперечный срез стробила каламита (Calamostachys) в области междоузлия; *7* — часть стробила, вид сбоку: слева — с поверхности, справа — в продольном разрезе; (*б* — брактея, *пп* — проводящий пучок, *сп* — спорангий, *сф* — спорангиофор; *8* — спора элатеритеса (Elaterites triferens) во влажном состоянии; *9* — то же — в сухом состоянии, *э* — элатера). **Элатера -> правильнее гаптера**

Equisetopsida: Calamostachyales (карбон - пермь)



Diplocalamites





Crucicalamites

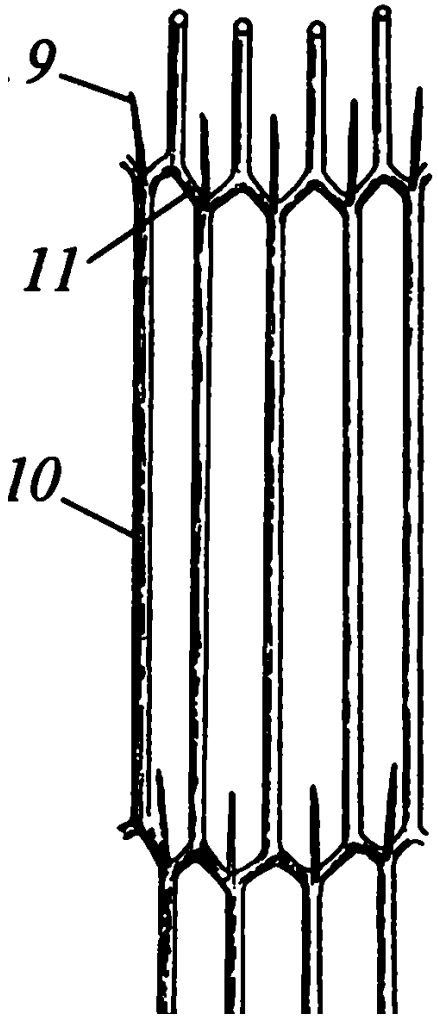


Схема внутреннего строения стебля и часть артростелы *Calamites*

1 - листья; *2* — листовые рубцы; *3* — веточные рубцы; *4* — кортекс; *5* — вторичная ксилема; *6* — первичный луч; *7* — водоносная каринальная полость; *8* — воздухоносная сердцевинная полость; *9* — листовой след; *10* — меристела; *11* — комиссура; *12* — перидерма; *13* — стела; *14* —

класс Polypodiopsida

http://hardyfernlibrary.com/ferns/tind/athyrium-filix-femina.jpg

Athyrium filix-femina

http://www.utas.edu.au/dicotkey/dicotkey/im/ferns/Cyathea_cunn_tree.jpg

Cyathea

http://hardyfernlibrary.com/ferns/tind/dryopteris-filix-mas-page.jpg

Dryopteris filix-mas

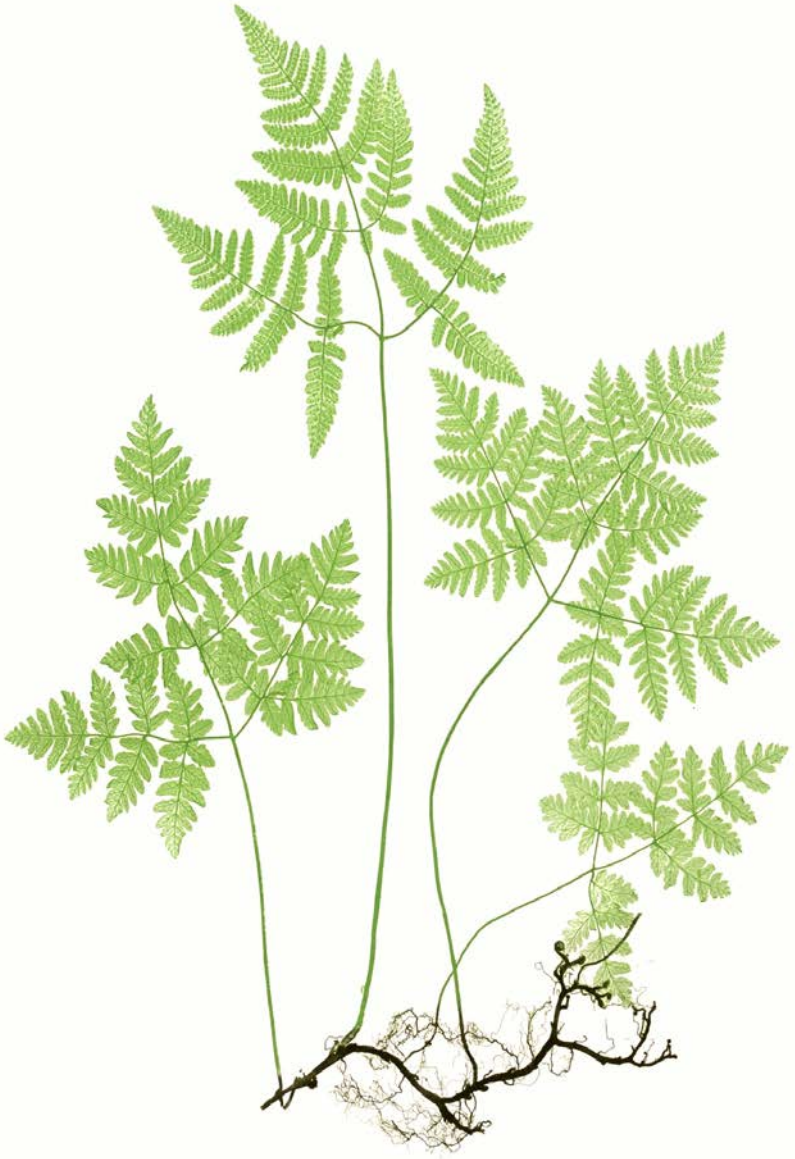
класс Polypodiopsida

Athyrium filix-femina

http://hardyfernlibrary.com/ferns/tind/athyrium-filix-femina.jpg

Dryopteris filix-mas

http://hardyfernlibrary.com/ferns/tind/dryopteris-filix-mas-page.jpg



Gymnocarpium dryopteris

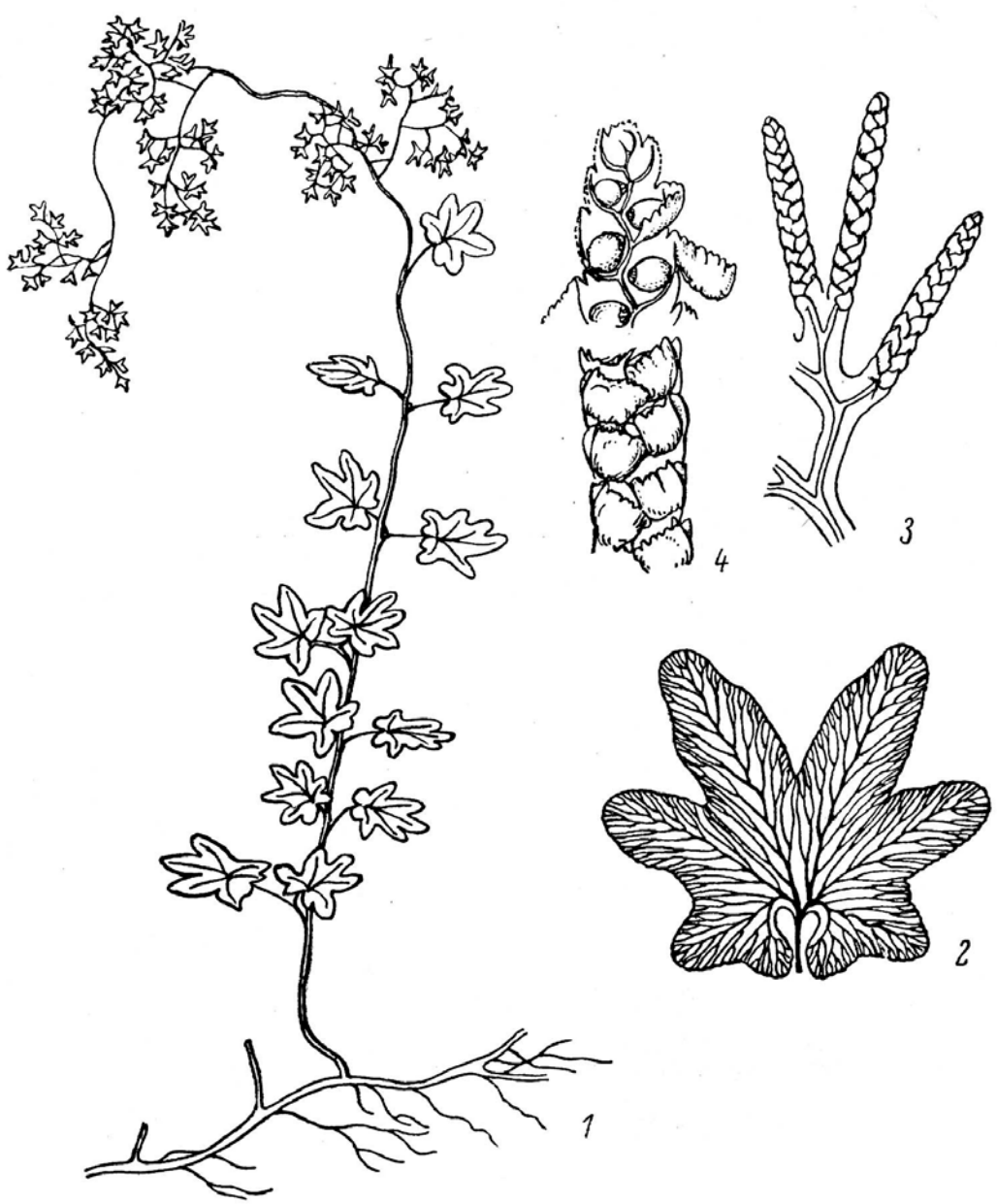
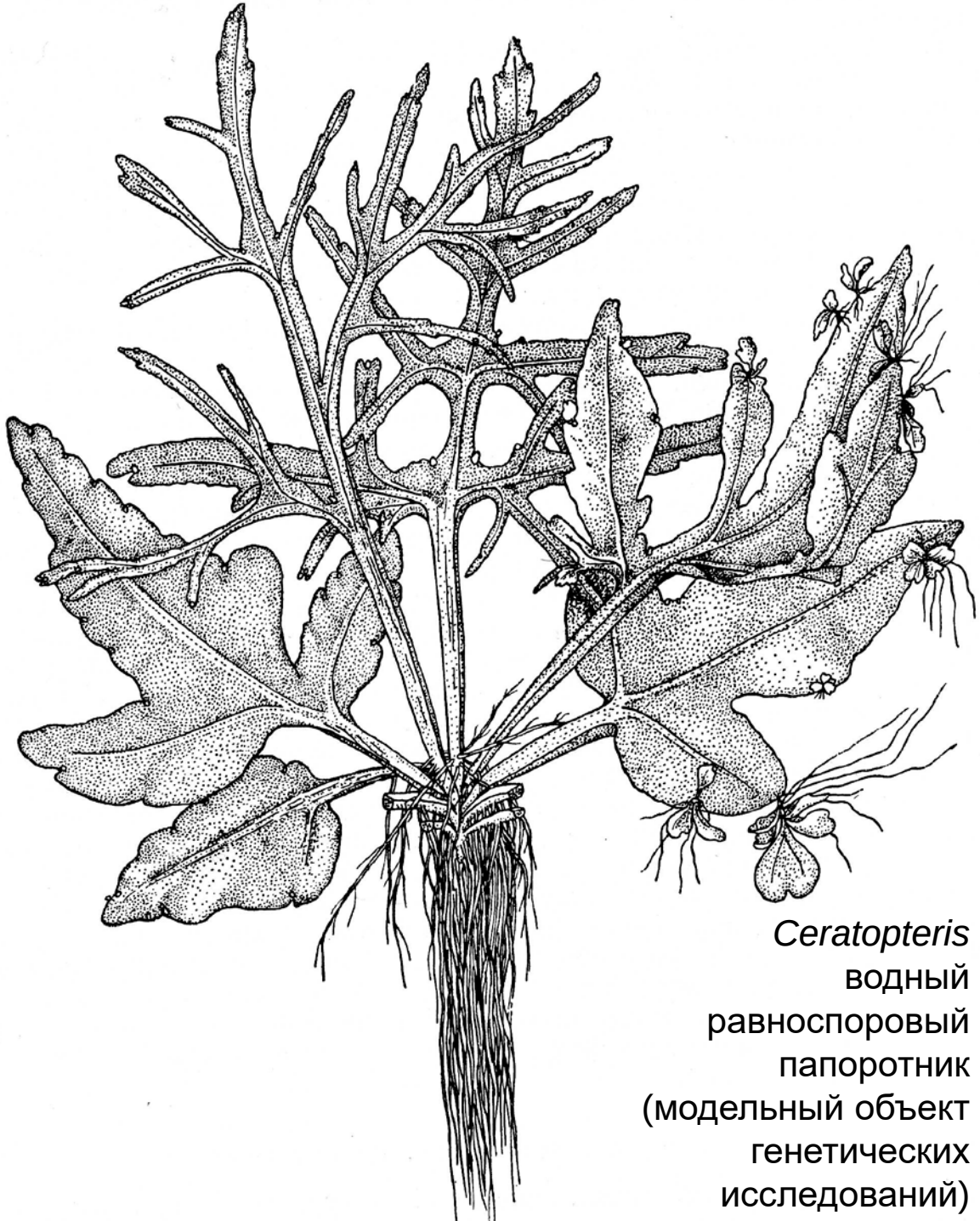


Рис. 145. *Lygodium palmatum* Sw.

1 — общий вид (× около 1/5); *2* — часть стерильного пера; *3* — часть спороносного пера; *4* — увеличенная часть спороносного пера, показывающая одиночные спорангии, прикрытые лопастями листовой ткани. (По Lotsy и Engler и Prantl из Eames).



Ceratopteris
водный
равноспоровый
папоротник
(модельный объект
генетических
исследований)

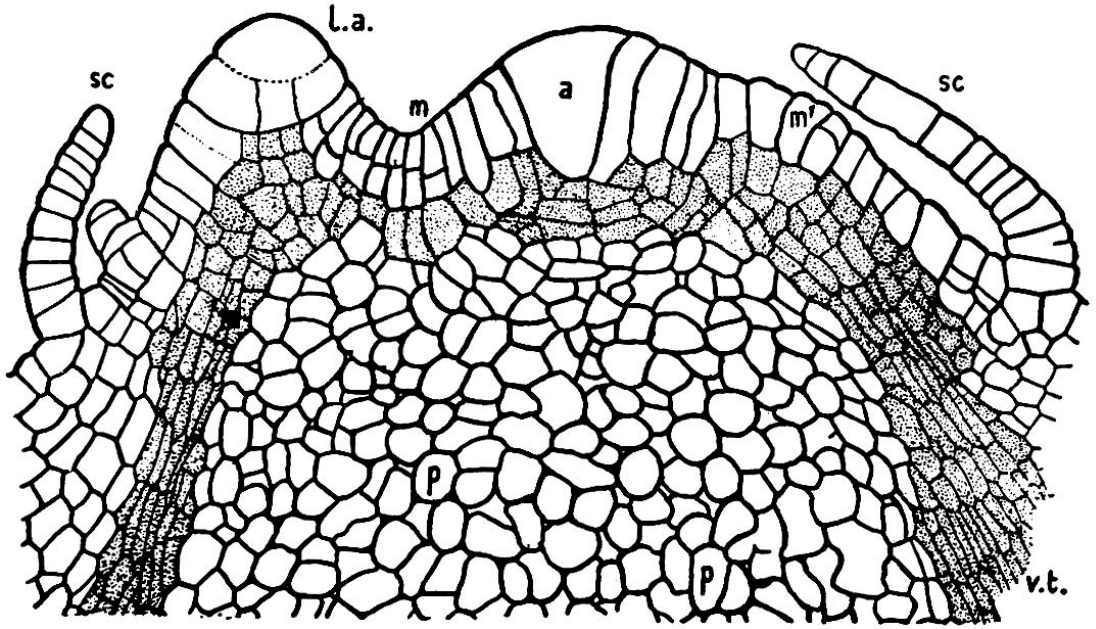


Abb. 169. *Dryopteris aristata*. Medianer Längsschnitt durch den Scheitel eines dünnen Sprosses; a Scheitelzelle, m—m_1 Apikalmeristem, La Blattscheitel, sc Schuppen, p Mark, vt Prokambium. Eumeristem und Prokambium punktiert. Vgl. den Text. (Nach WARDLAW)

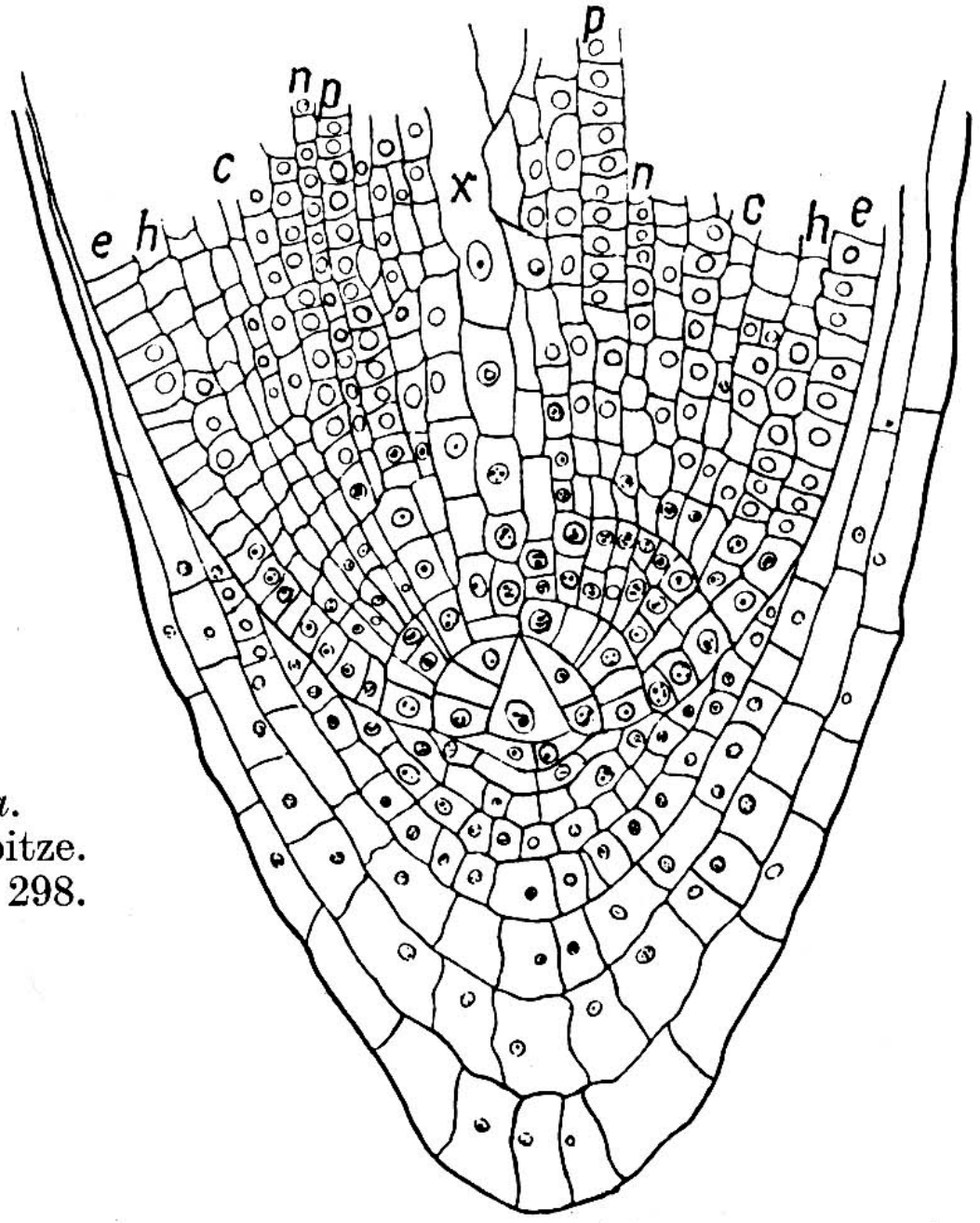
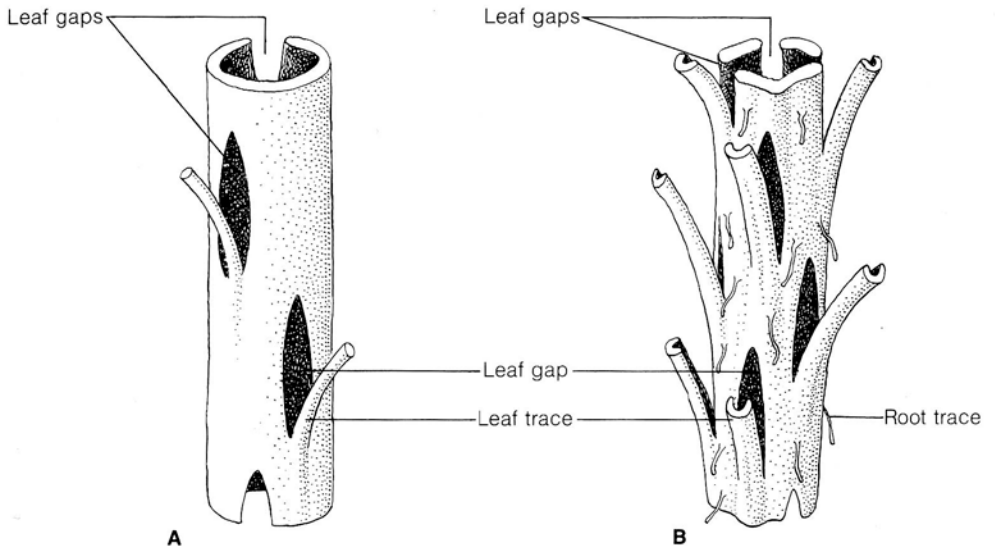
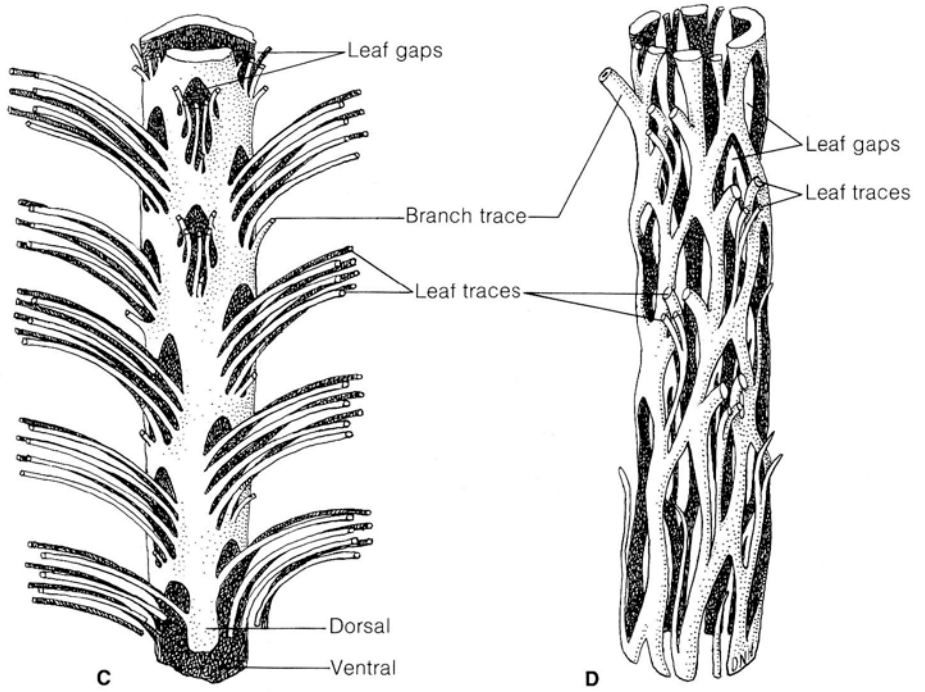


Abb. 299. *Dennstaedtia punctilobula*. Längsschnitt durch eine Wurzelspitze. Bezeichnung wie in Abb. 297 und 298. (Nach CONARD)

1 инициальная клетка в апексе побега и корня

чешуйки на корневище и листьях





листовой прорыв у Adiantum (сифоностела) сифоностела и диктиостела

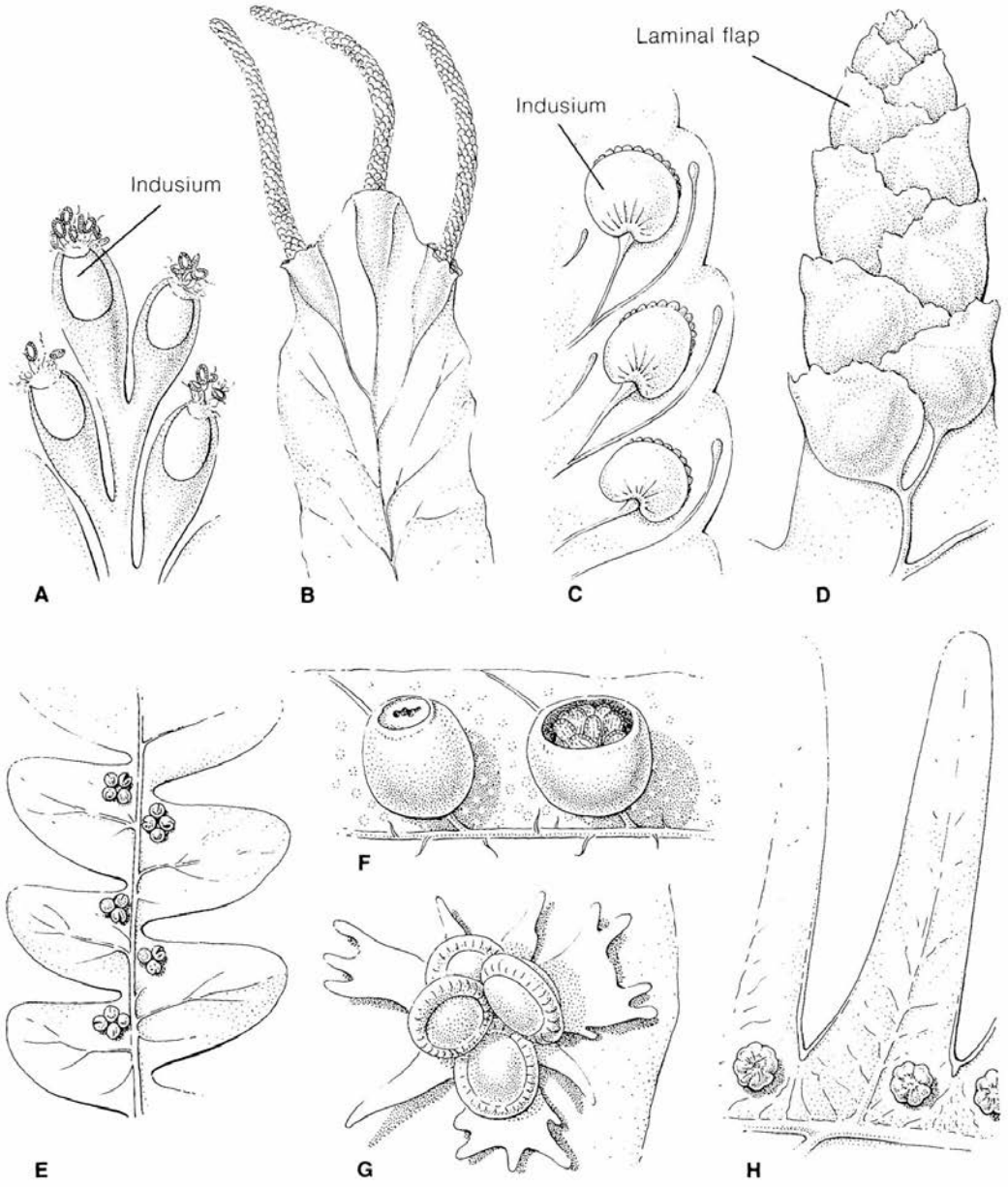


FIGURE 13-7 Variation in position and form of fern sori. **A,** *Davallia,* pouchlike indusium, joined with lamina, open at laminal margin; **B,** *Trichomanes,* marginal, receptacle elongate; **C,** *Nephrolepis,* indusium attached at one side; **D,** *Lygodium,* each sporangium covered by a laminal flap; **E,** *Gleichenia,* superficial position, no indusium; **F,** *Cyathea,* cup-shaped indusium; **G,** *Woodsia,* basal membranous indusial segments; **H,** *Matonia,* peltate indusium.

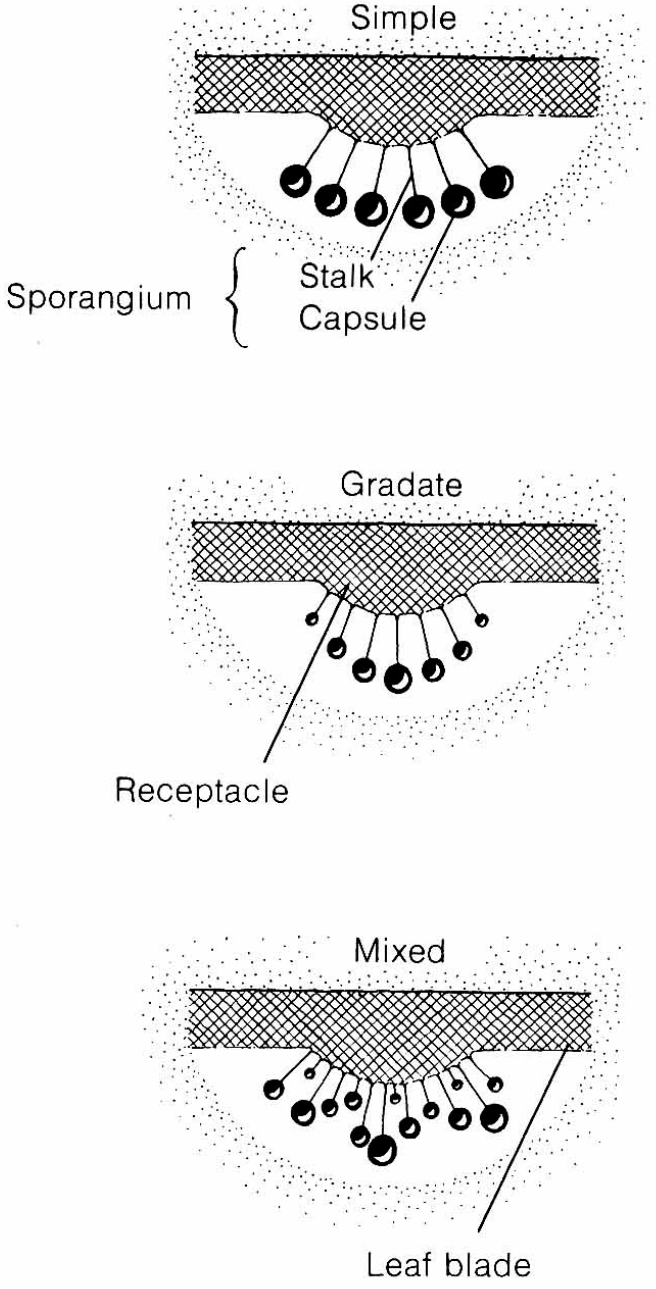


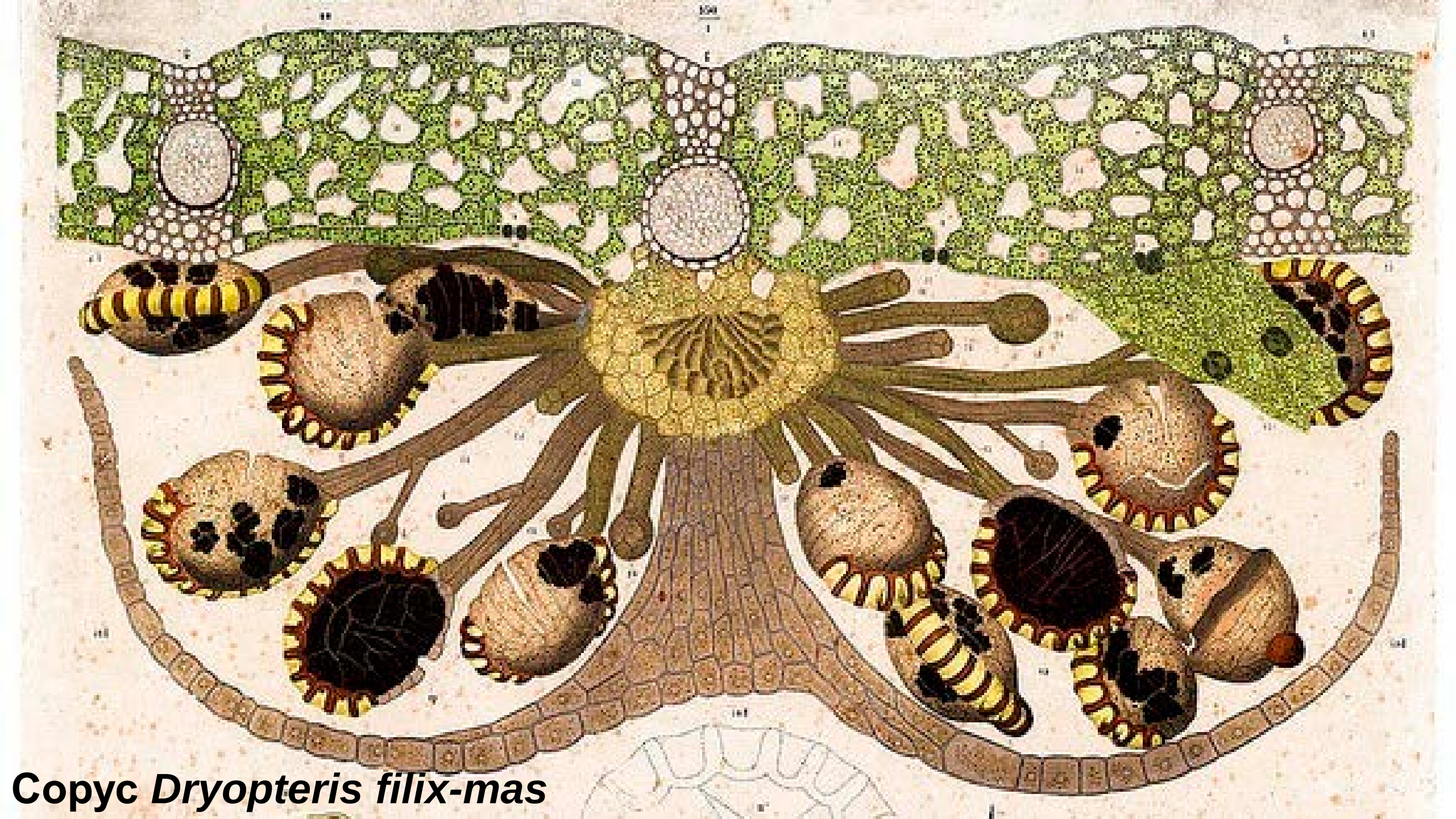
FIGURE 13-15 Three types of sporangial maturation in sori of leptosporangiate ferns.

www.flickr.com

www.flickr.com
Dryopteris

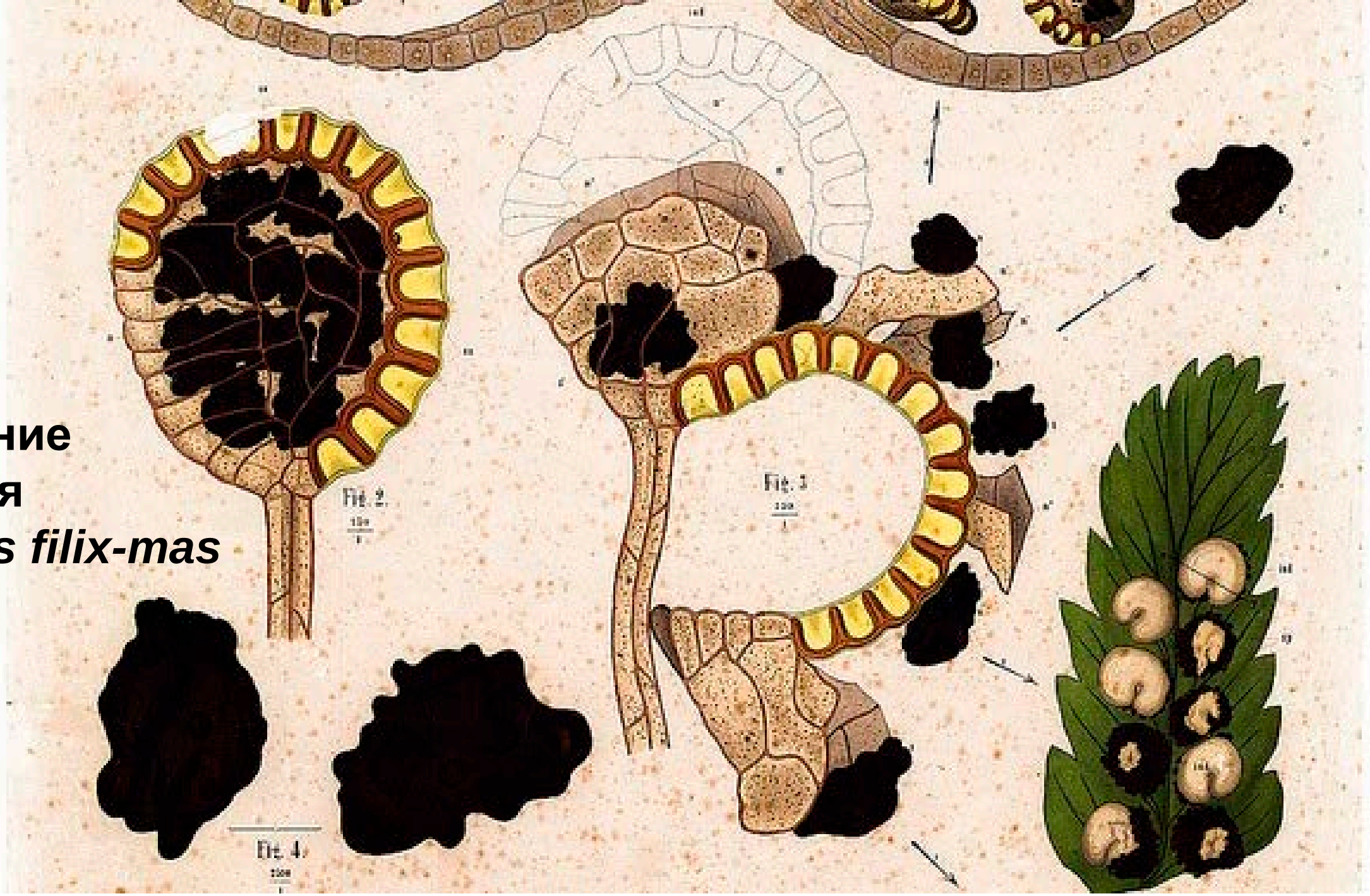
Dicksonia
www.flickr.com

www.flickr.com
Hymenophyllum



Copyc *Dryopteris filix-mas*

Вскрывание спорангия
Dryopteris filix-mas



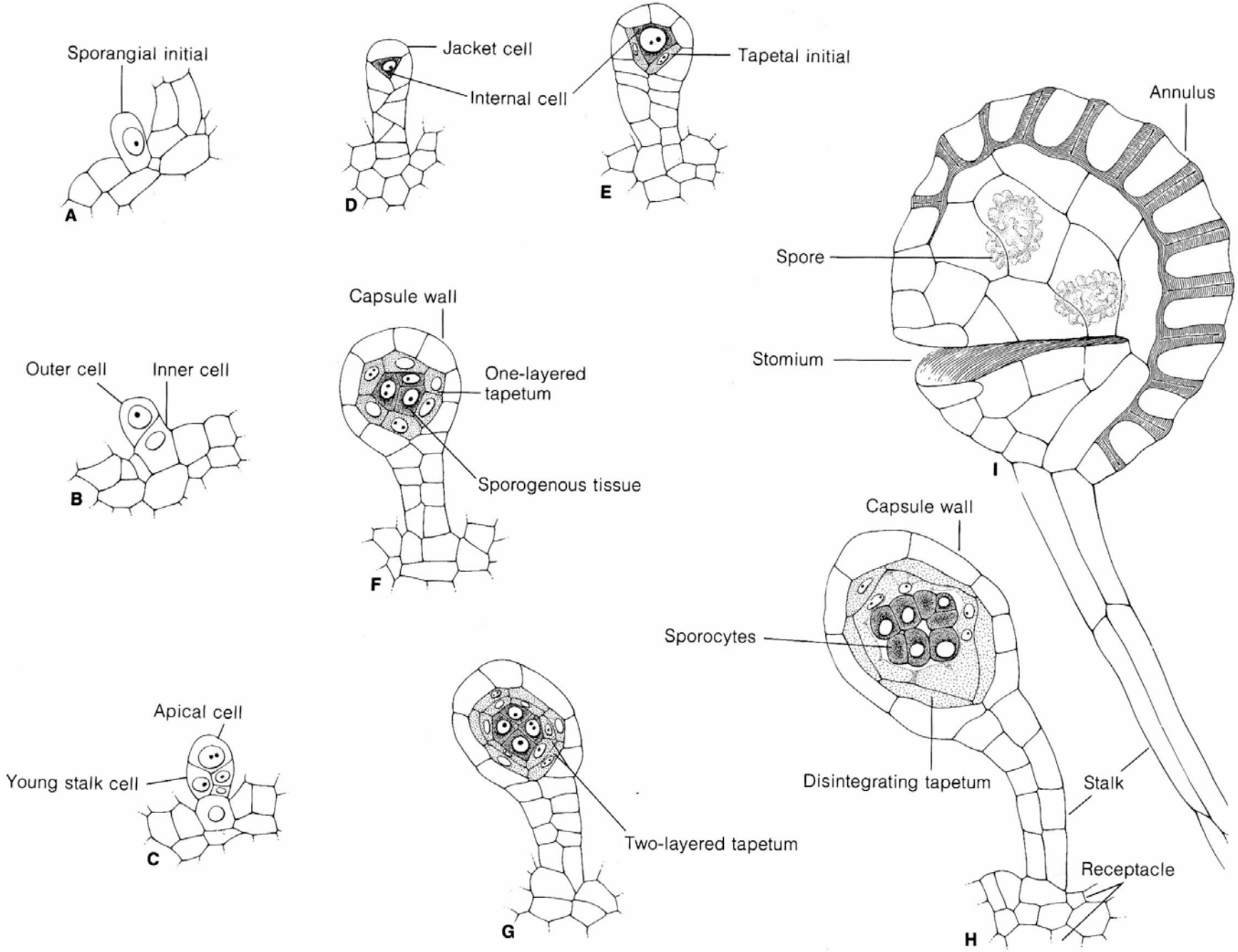


FIGURE 13-13 Stages in the development of a leptosporangium. Dehiscence has occurred in I. A–H, *Polypodium;* I, *Polystichum.*

Но мы помним, что исходно для папоротников было характерно продольное вскрывание спорангиев

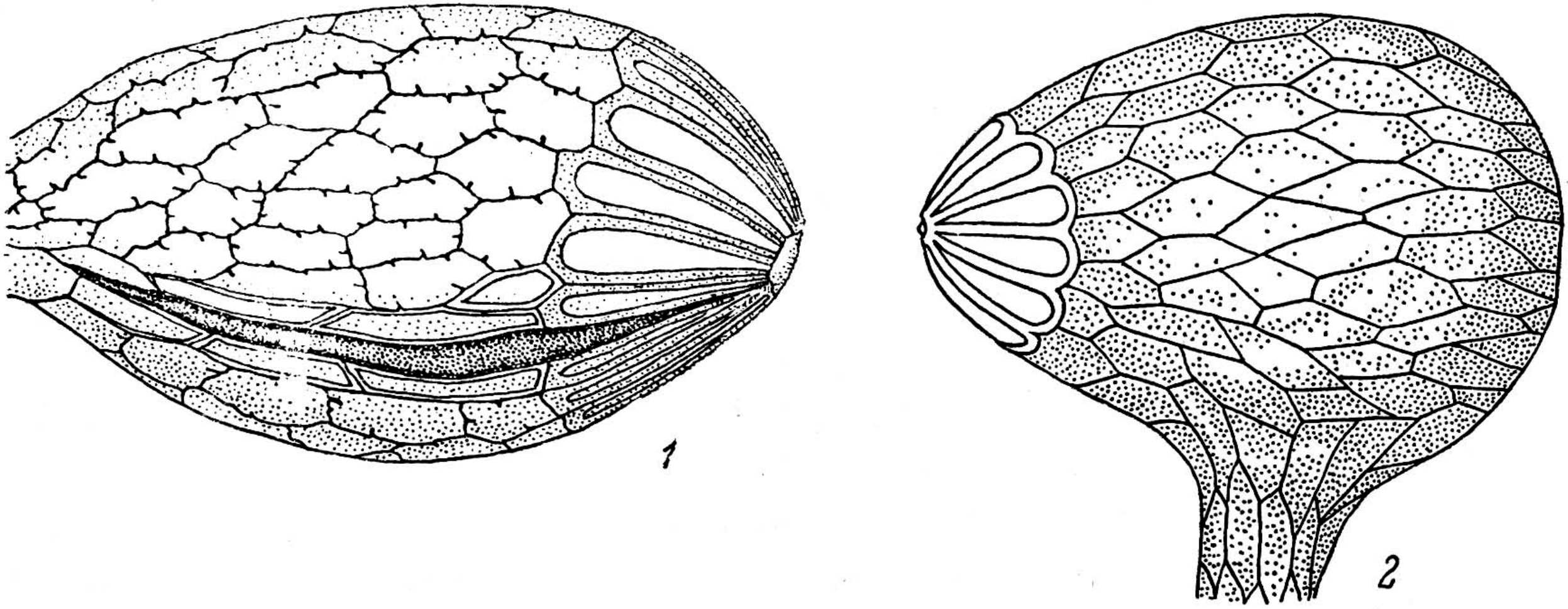
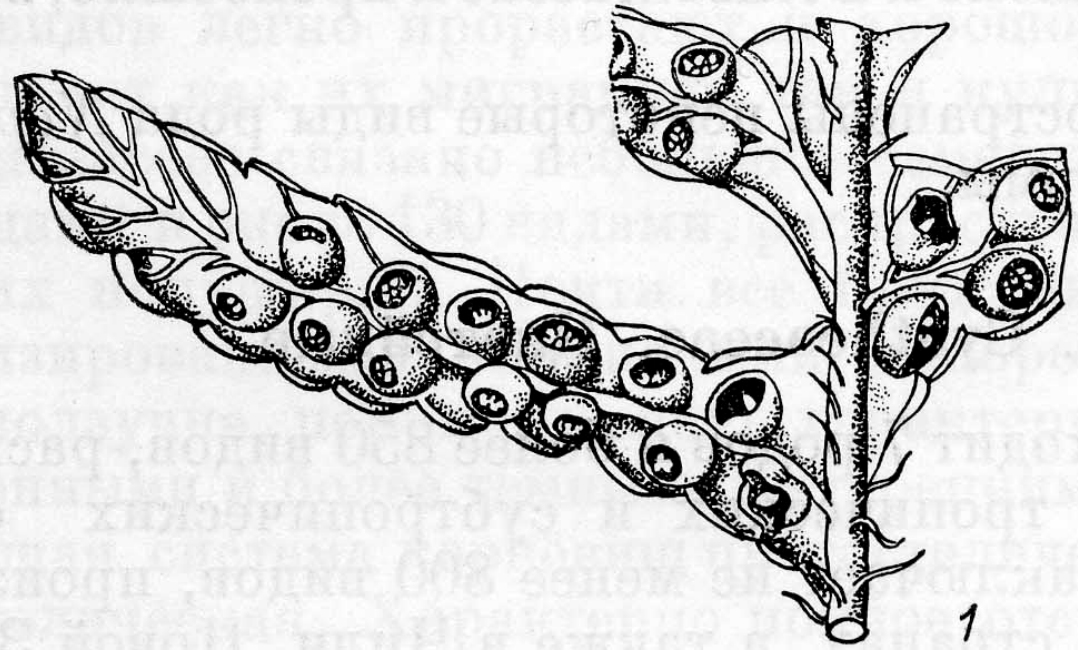


Рис. 150. Зрелые спорангии Schizaeaceae.

1 — *Schizaea bifida* Sw. (показана продольная трещина); *2* — *Lygodium sp.* (*1* — по G. Smith; *2* — по H. Andrews).



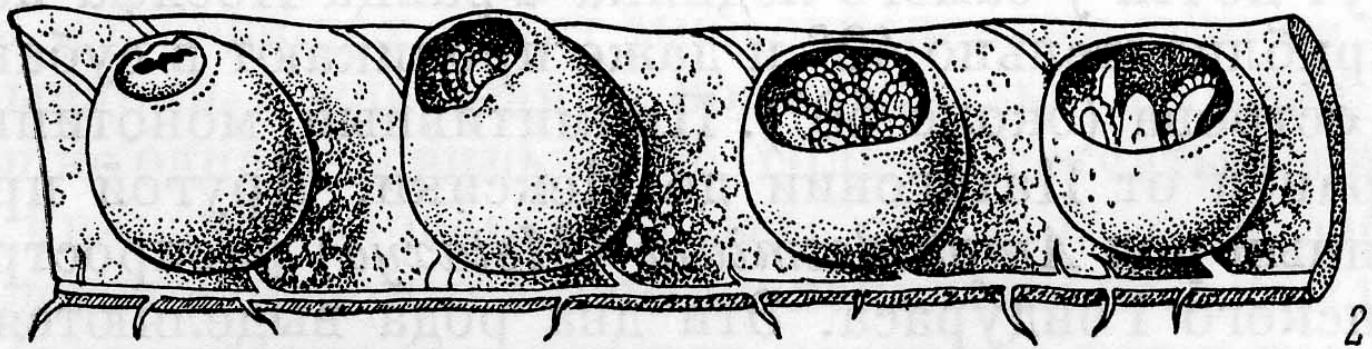
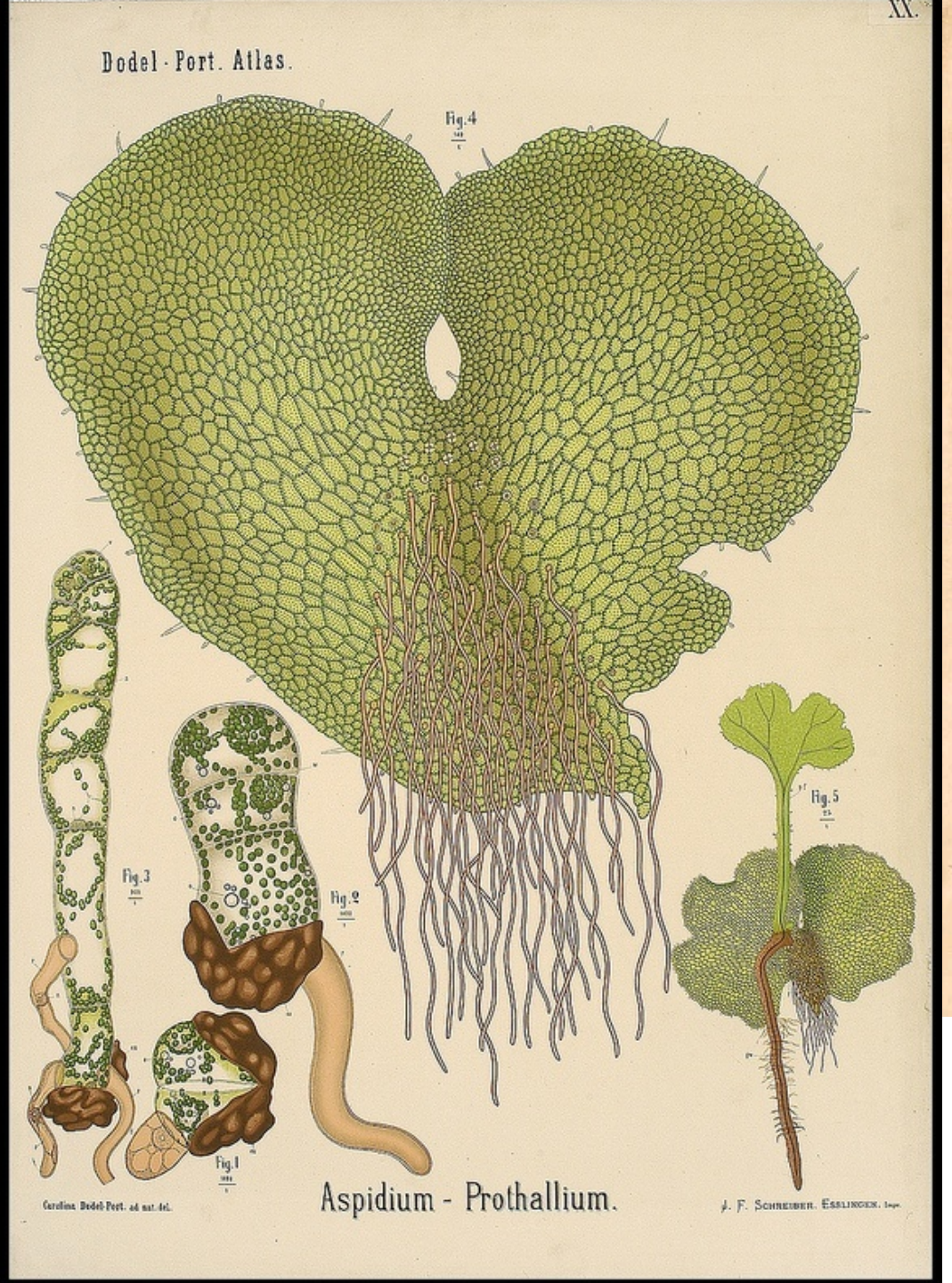
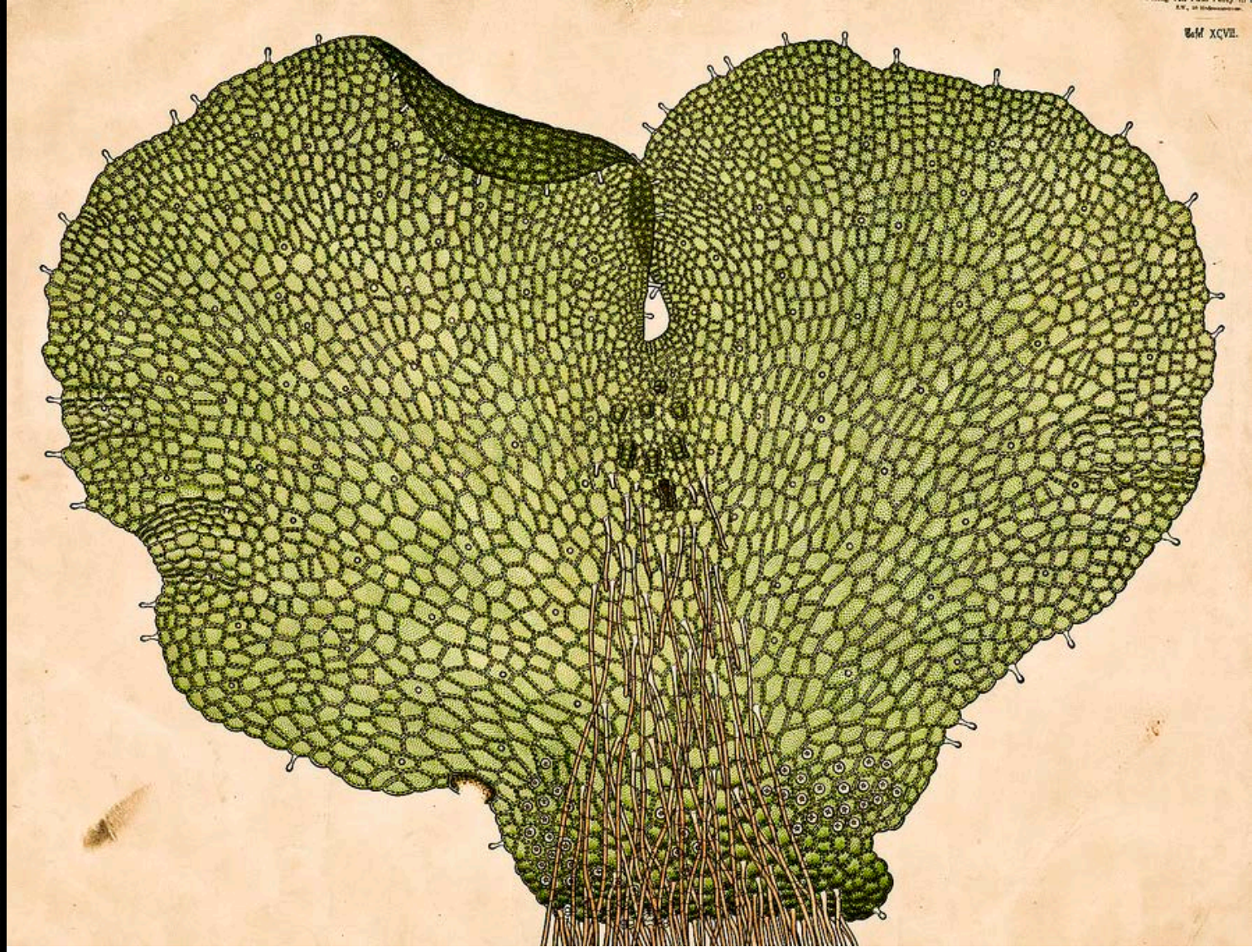


Рис. 164. Сорусы и спорангии Cyatheaceae.

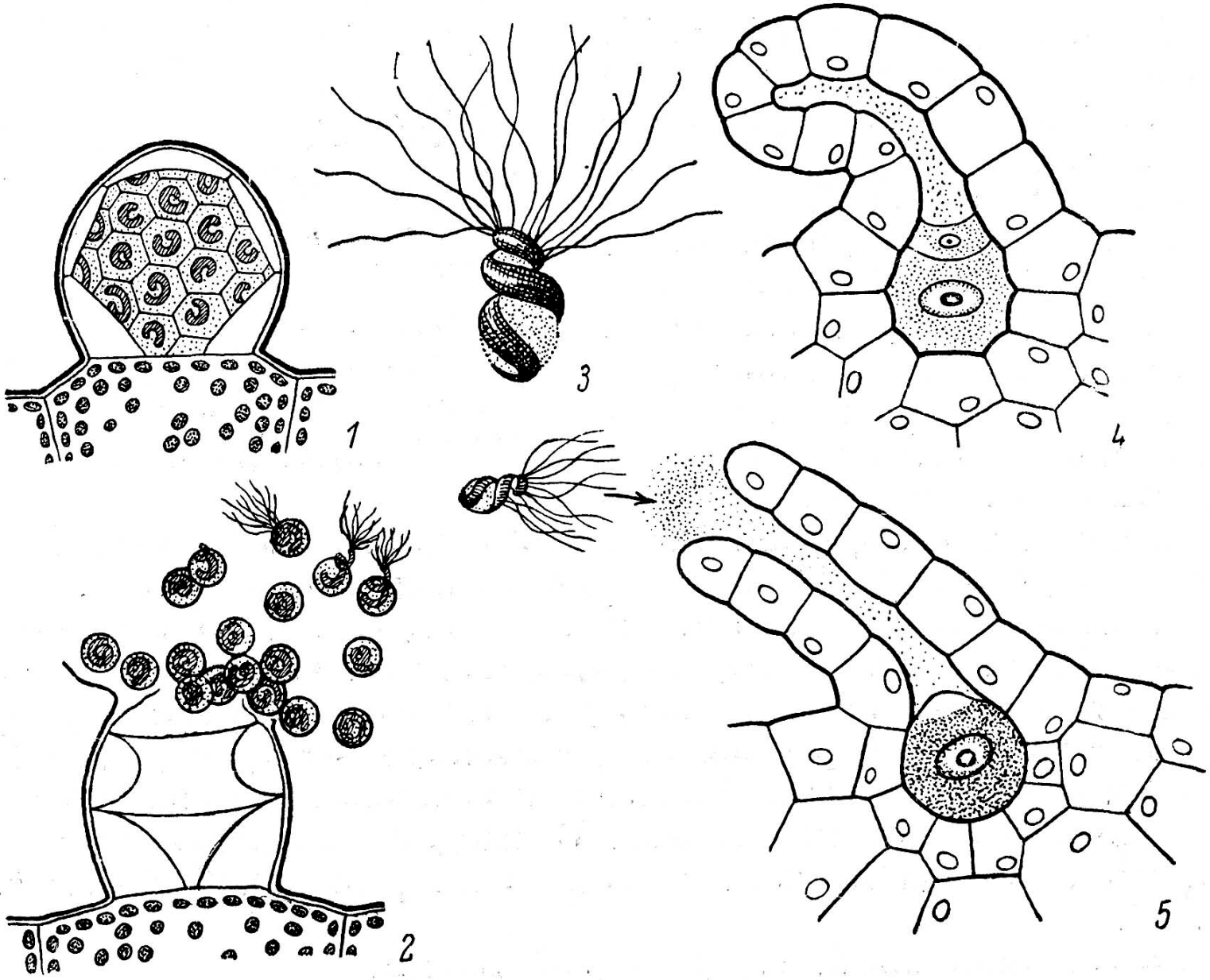
1 и *2* — *Gyathea elegans* Hew.; *3* и *4* — *Gyathea (Alsophila) australis* (R. Br.); *1* — часть спороносного листа; *2* — сорусы на разных стадиях развития; *3* и *4* — спорангии с разных сторон. (*1* и *2* — по Bauer; *3* и *4* — по Goebel).





Гаметофит (=заросток)
Dryopteris filix-mas

https://www.flickr.com/photos/bibliodyssey/8231437739/sizes/l/



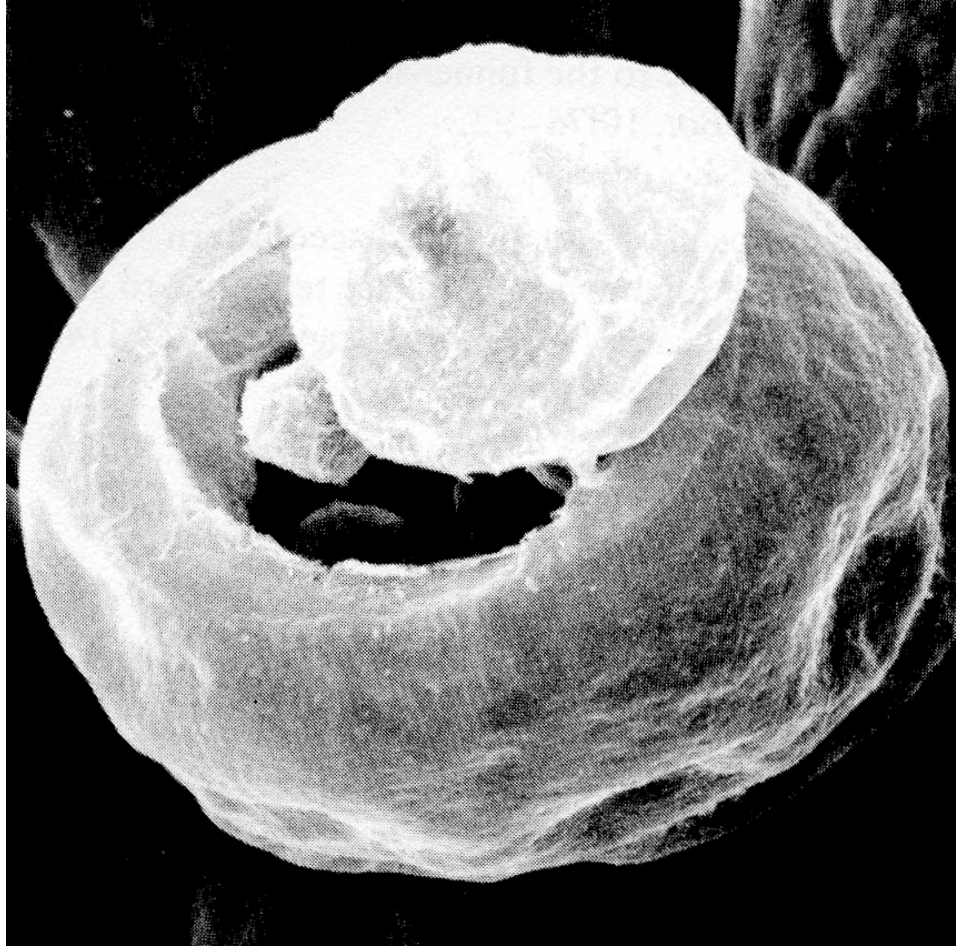


Рис. 167. *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott. Строение гаметангиев.
1 и *2* — антеридии; *3* — сперматозоид; *4* — архегоний; *5* — архегоний в момент оплодотворения. (Из Troll).

Jian-Guo Cao*, Quan-Xi Wang and Wen-Mei Bao

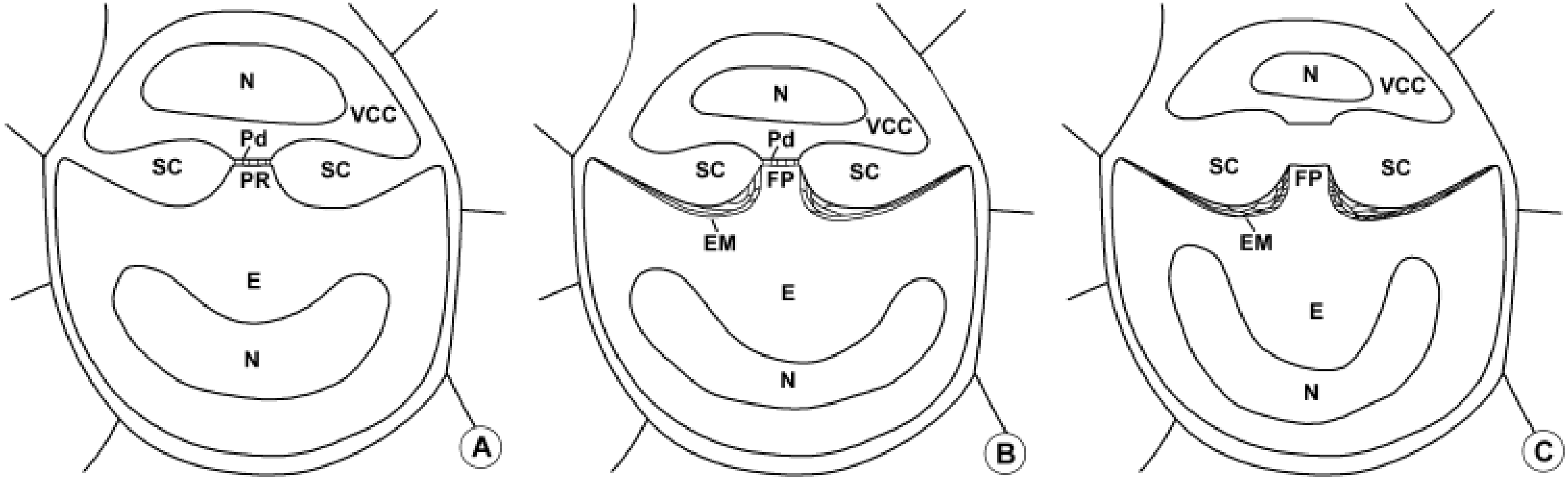


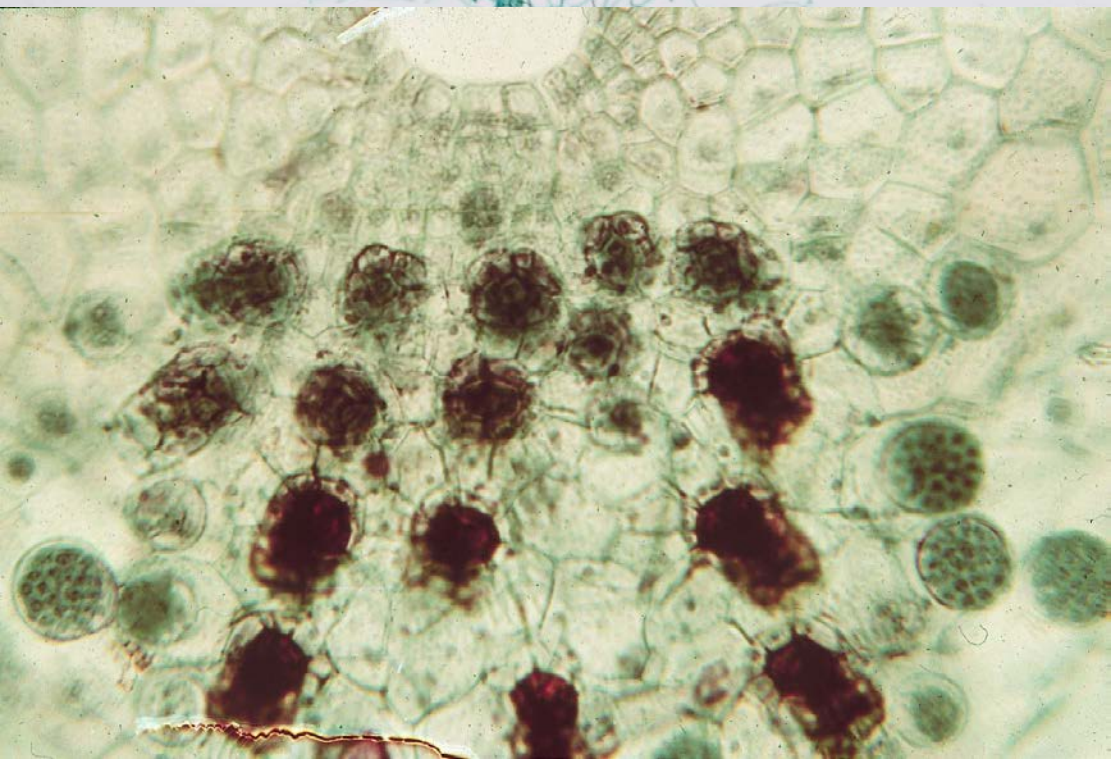
Figure 7. Schematic diagram of the fertilization pore at three different stages of development.

(A) Formation of separation cavity (SC) and pore region (PR).

(B) Layer of extra egg membrane (EM) is formed except in the pore region. Fertilization pore (FP) develops from the pore region.

(C) In matured egg stage, the ventral canal cell (VCC) has dissociated from the fertilization pore (FP).

E, egg; N, nucleus.



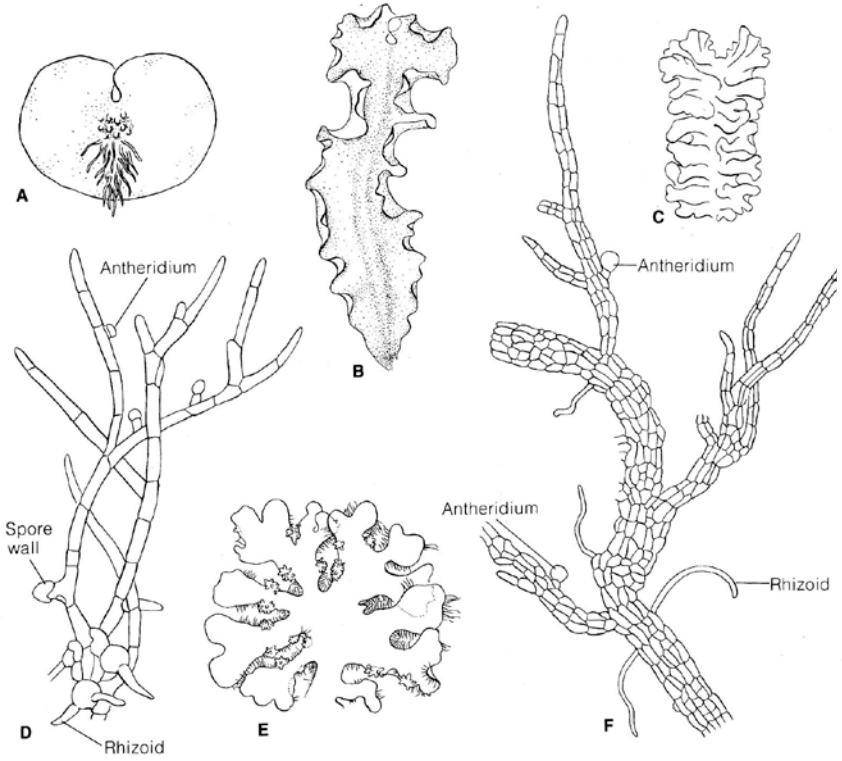


FIGURE 13-30 Representative types of gametophytes in the Filicales. A, *Adiantum caudatum;* B, *Blechnum brasiliense;* C, *Dipteris conjugata;* D, *Schizaea pusilla;* E, *Mecodium flabellatum;* F, *Lophidium (Schizaea) dichotoma.* See text for explanation of types. [Redrawn from Nayar and Kaur, *Bot. Rev.* 37:295–396, 1971.]

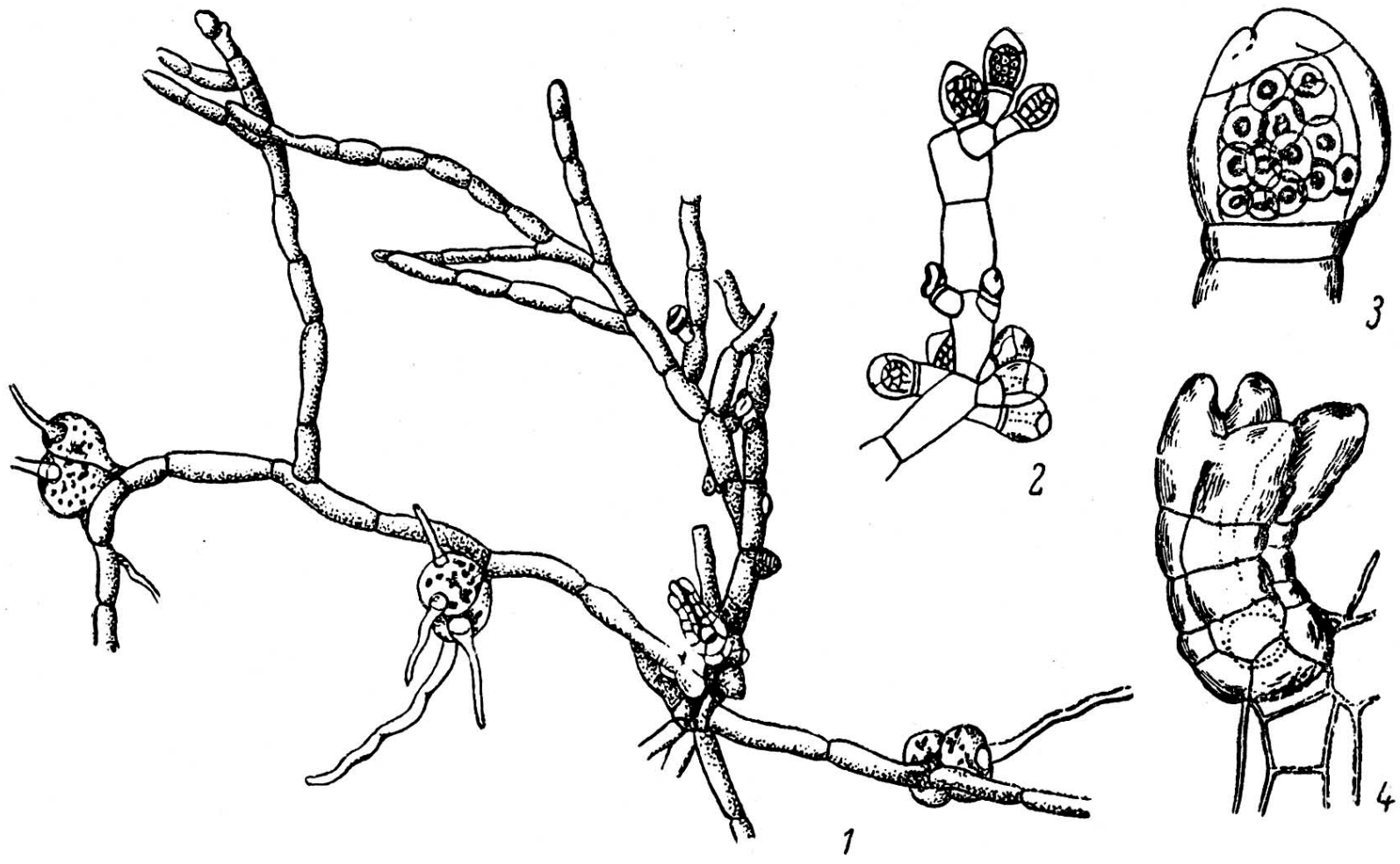


Рис. 151. Гаметофит и гаметангии *Schizaea pusilla* Pursh.

1 — часть нитчатого гаметофита, несущая антеридии, архегонии и вздутые микоризные клетки; *2* — антеридиальная ветвь с антеридиями на разных стадиях развития; *3* — антеридий. *4* — архегоний. (По Britton and Taylor из Eames).

Vittaria appalachiana: гаметофит

Vittaria appalachiana: гаметофит

Спорофит *Vittaria lineata* на коре пальмы

Marsilea: разноспоровый водный папоротник

Marsilea quadrifolia

Marsilea minuta

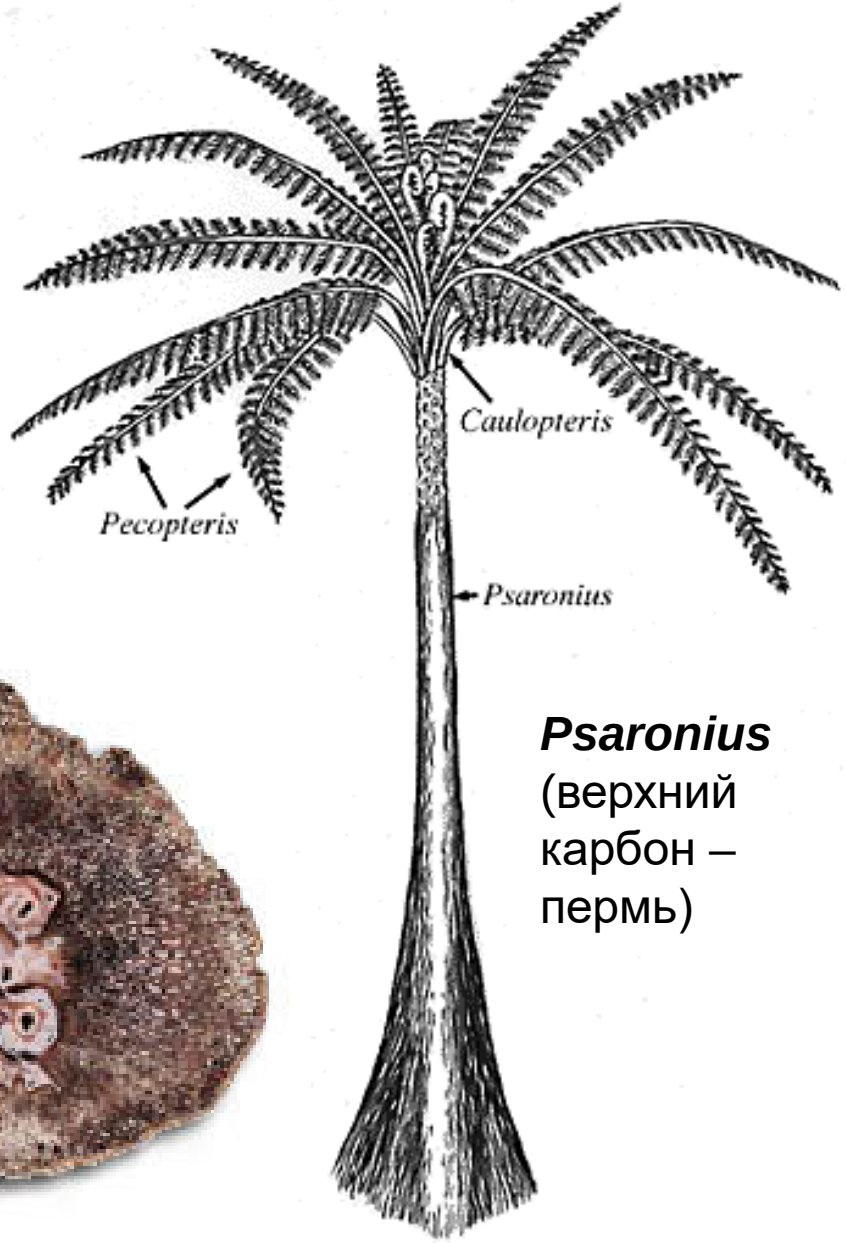
Marsilea quadrifolia

***Salvinia*: разноспоровый водный папоротник**

Класс Marattiopsida – Мараттиевые

Карбон – современные
Эуспорангиатные
Есть афлебии при основании черешков
Группа инициальных клеток в апексе побега и корня
Нет индузия и кольца
Молодой спорофит прорастает гаметофит насквозь.

Класс Marattiopsida – Мараттиевые



Psaronius (верхний карбон – пермь)

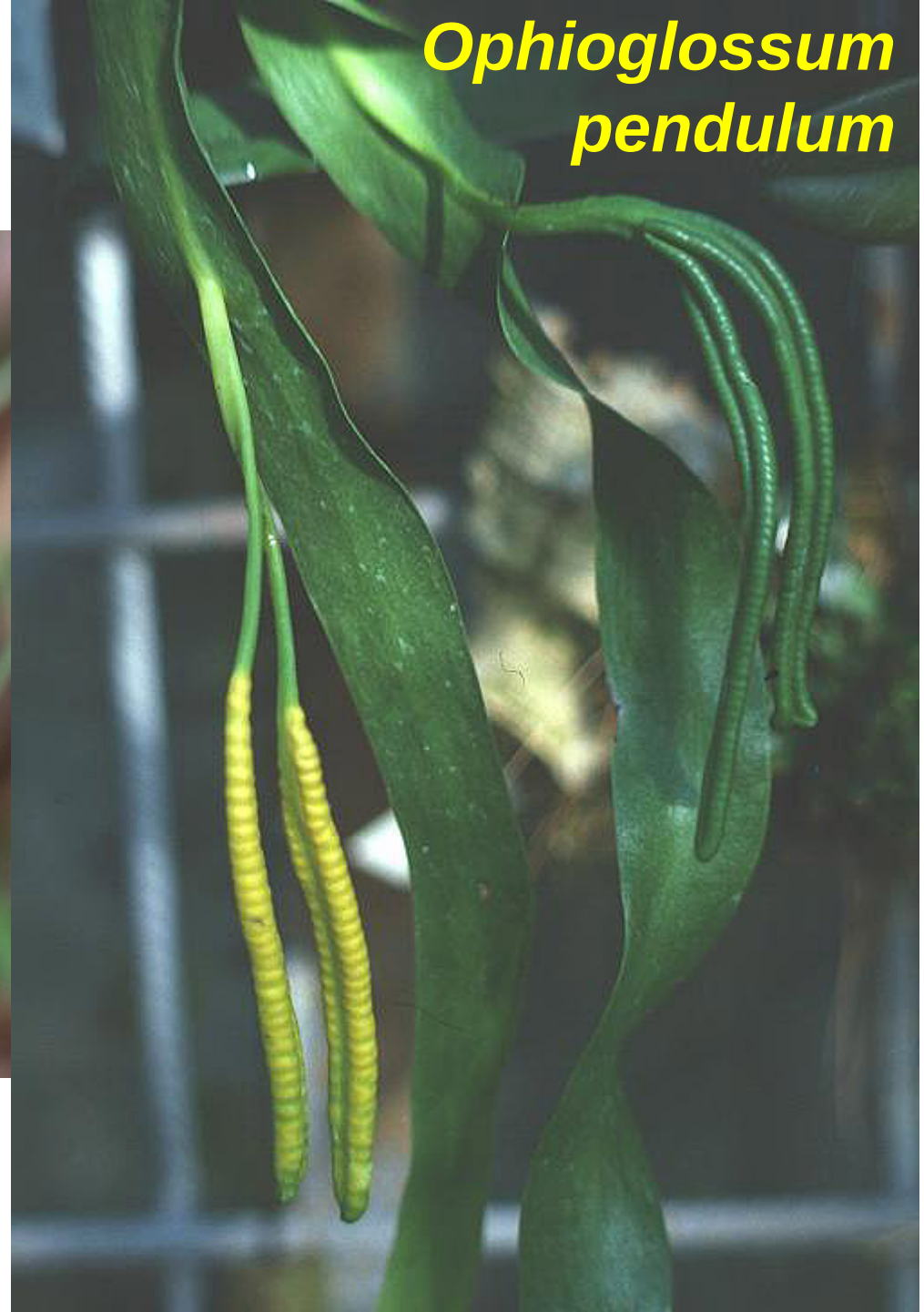
Класс Ophioglossopsida
Ужовниковые

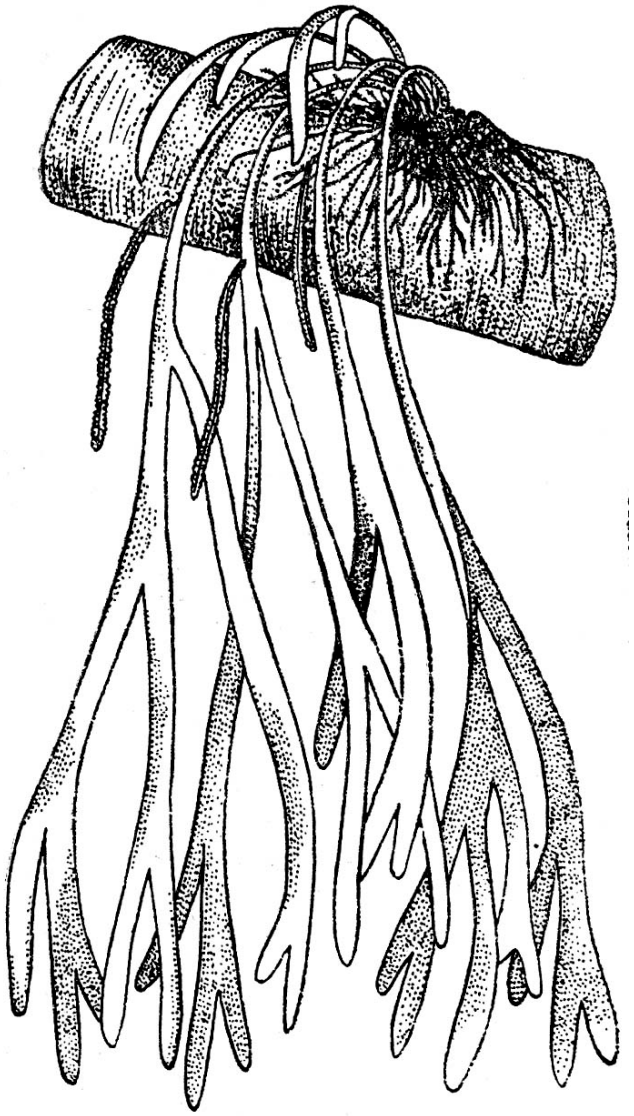
Botrychium multifidum, B. lunaria

Botrychium matricariifolium

Ophioglossum vulgatum

Ophioglossum pendulum





Ophioglossum polyphyllum

род *Mankyua* описан в 2001 г.

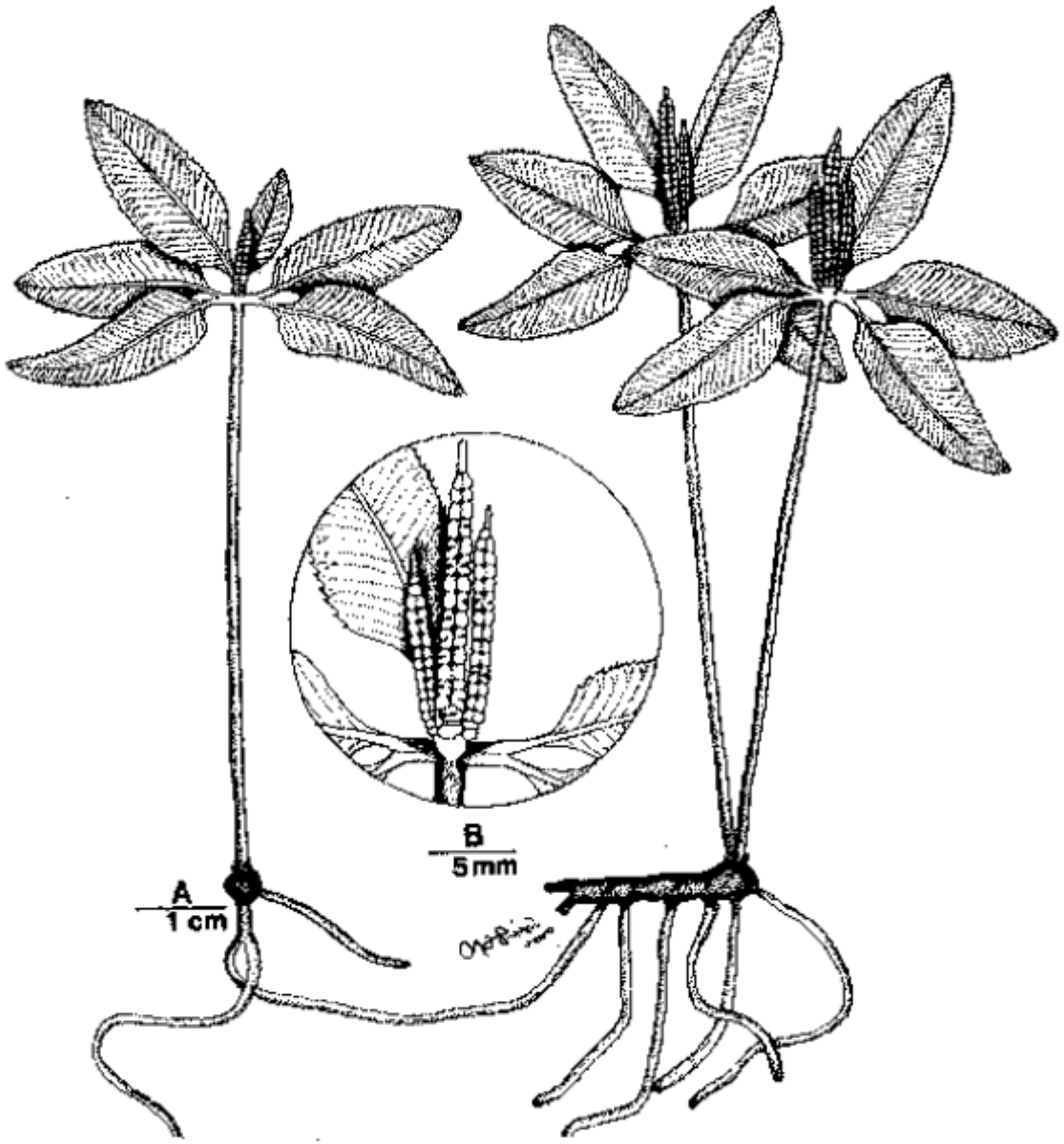
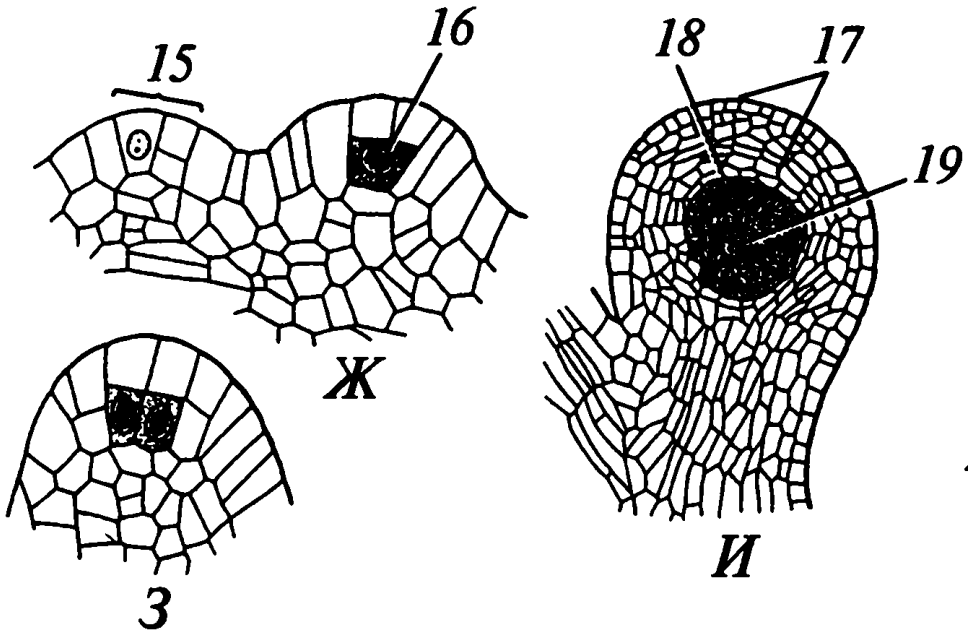


Fig. 1. *Mankyua chejuense*. A, habit; B, sporophore. Based on holotype and *Kim 2533*.

Botrychium



Развитие спорангия
Эуспорангиатные растения

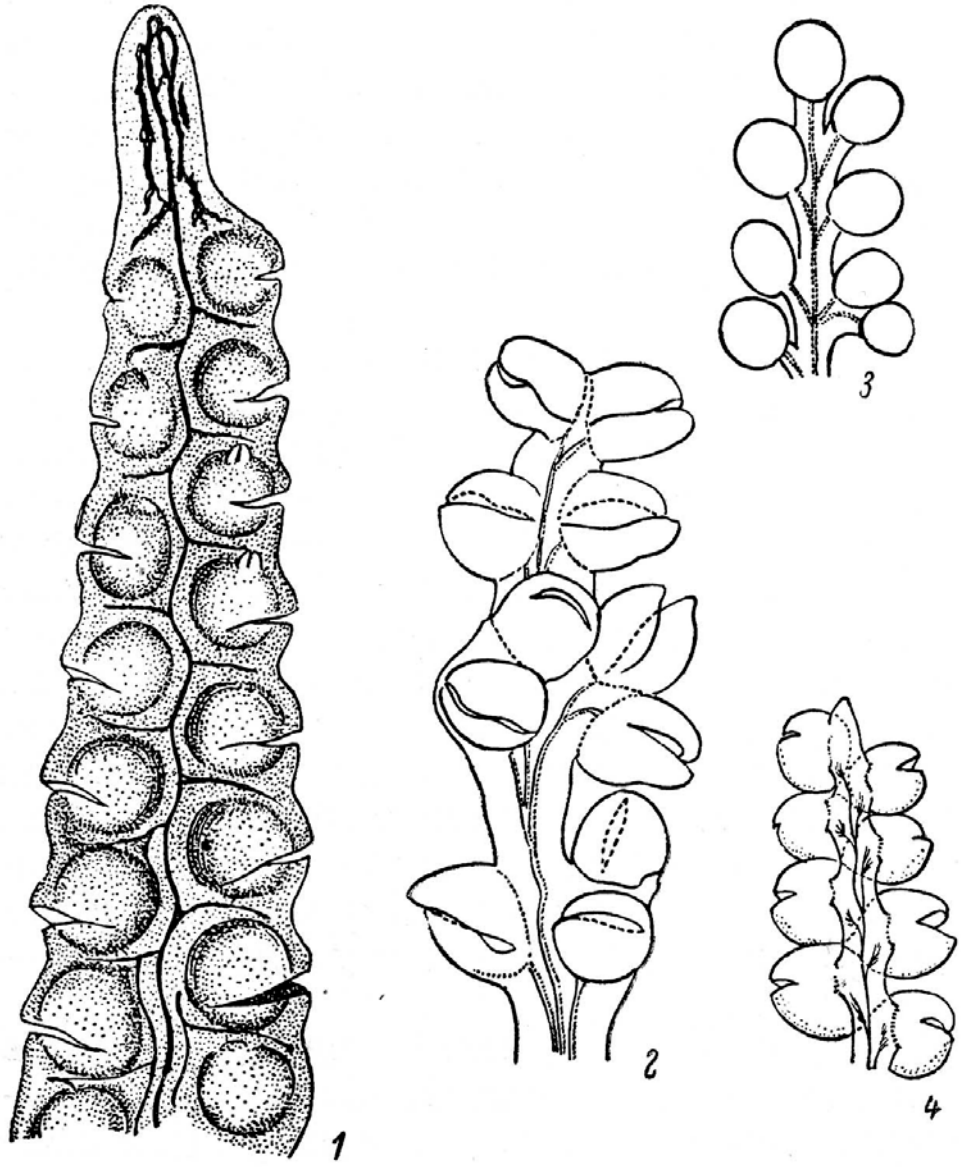


Рис. 126. Части спороносных сегментов Ophioglossaceae, показывающие расположение спорангиев и их снабжение проводящими пучками.

1 — *Ophioglossum pedunculosum* Desv.; *2* — *Botrychium simplex* Ridley; *3* — *B. virginianum* (L.) Sw.; *4* — *B. dissectum* Spr. (*1*, *2*, *4* — по Goebel; *3* — по Eames).

Ophioglossum engelmannii

Botrychium jenmanii

гаметофиты