



СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
SIBERIAN FEDERAL UNIVERSITY

**Н. В. Степанов**

# БОТАНИКА: СИСТЕМАТИКА ВЫСШИХ СПОРОВЫХ РАСТЕНИЙ

**УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ**



**ИНСТИТУТ ФУНДАМЕНТАЛЬНОЙ БИОЛОГИИ  
И БИОТЕХНОЛОГИИ**

Министерство образования и науки Российской Федерации  
Сибирский федеральный университет

Н. В. Степанов

**БОТАНИКА: СИСТЕМАТИКА  
ВЫСШИХ СПОРОВЫХ РАСТЕНИЙ**

Учебное пособие

Красноярск  
СФУ  
2017

УДК 582.32(07)  
ББК 28.592я73  
С794

**Р е ц е н з е н т ы:**

Н. Н. Тупицына, доктор биологических наук, профессор кафедры биологии и экологии Красноярского педагогического университета имени В. П. Астафьева;

Д. М. Данилина, кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории фитоценологии и лесного ресурсоведения Института леса имени В. Н. Сукачева СО РАН

**Степанов, Н. В.**

С794      Ботаника: систематика высших споровых растений : учеб. пособие / Н. В. Степанов. – Красноярск : Сиб. федер. ун-т, 2017. – 204 с. ISBN 978-5-7638-3684-4

В учебном пособии дается обзор важнейших в филогенетическом отношении таксонов высших споровых растений от риниофитов до папоротников. Приводятся важнейшие их характеристики от отделов и до видового уровня. При этом особое внимание уделяется не только ключевым в эволюции растений представителям, но и самым распространенным в Сибирском регионе. Рассматриваются также и редкие современные виды высших споровых растений.

Предназначено для студентов, обучающихся по направлениям 06.03.01 «Биология» (бакалавриат), 06.04.01 «Биология» (магистратура) биологических факультетов университетов.

**Электронный вариант издания см.:**  
<http://catalog.sfu-kras.ru>

**УДК 582.32(07)**  
**ББК 28.592я73**

ISBN 978-5-7638-3684-4

© Сибирский федеральный университет, 2017

---

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Систематика растений (в вузах чаще называемая «ботаникой») прошла длительный исторический путь, накопила бесконечно большое количество фактов, сделала множество важных открытий, послужила фундаментом для становления биологии. В настоящее время систематика растений не утратила своей важности как наука. Она наравне с систематикой других организмов – азбука биологии.

Нельзя не отметить, однако, что при всех успехах ботаники существует и немало проблем, связанных с преподаванием ее как предмета. Несмотря на обилие учебников, почти все они представляют собой не только старые, но и редкие, почти антикварные издания. Есть, конечно, книги, где материал изложен последовательно, доступно и интересно. Сказанное всецело можно отнести к учебнику «Ботаника (систематика растений)» Н. А. Комарницкого, Л. В. Кудряшова и А. А. Уранова, выдержавшему много изданий. В меньшей степени это относится к многотомной энциклопедии «Жизнь растений», используемой в качестве учебника только из-за недостатка нужной литературы.

В настоящее время изменилось не только систематическое положение многих таксонов, но и их названия; пересмотрено происхождение многих групп растений. К сожалению, большая часть полезных сведений рассеяна по многочисленным публикациям. В существующих отечественных учебниках по ботанике не учтен полезный опыт в изложении материала, принятый в учебной литературе по зоологии, где эволюционная филогения логически связывает все факты. В вузовской ботанике не предложено такого фундаментального принципа и материал таким образом не представляет чего-то целостного, а напоминает скорее справочник, предназначенный для заучивания почти наизусть. Анатомия и морфология растений изучается независимо от систематики (в зоологии во взаимосвязи). Не по этой ли причине даже во многих научных изданиях (не говоря уже об учебниках) царит полная терминологическая неразбериха? Такие обычные понятия, как «стебель» и «лист», имеют совершенно неопределенное значение. Между тем очень спорный вопрос: можно ли уравнивать осевые органы у всех растений, называя их «стеблями», и все уплощенные фотосинтезирующие – «листьями»? Стоит ли удивляться, когда студенты вполне серьезно заявляют, что «жизненный цикл – это чередование различных способов размножения...», что у покрытосеменных «...часть женского пола

становилась стерильной, уплощалась и дифференцировалась в листопадную структуру», а «пчела садится на цветок и оплодотворяет его»)?

В предлагаемом учебном пособии не преследовалась цель построить целостную логику курса систематики высших споровых растений. В современных условиях первичная задача – элементарная ревизия и выверенная система таксонов. Безусловно, невозможно было обойтись без их кратких характеристик. Хотя филогенетические связи в данном издании почти не освещаются, система соподчинения таксонов позволяет получить целостное представление о рассматриваемых высших споровых растениях как о единой группе.

---

## ВВЕДЕНИЕ

Материал учебного пособия изложен в виде последовательного перечня таксонов. Все они объединены подчинением надцарству эукариот, царству растений и подцарству высших растений. Основные таксономические единицы в этом перечне – отделы. Вначале рассматриваются самые примитивные и древние из них, затем более сложные. Таксоны более мелкого ранга расположены по той же системе, что и крупные: классы внутри отдела, порядки – внутри класса и т. д.

Названия и ранги таксонов приведены на латыни, в исключительных случаях – с переводом на русский язык. Это связано с тем, что в рассматриваемом перечне названия более крупных, чем род, таксонов не имеют русскоязычных аналогов либо являются общеизвестными.

Приняты следующие названия рангов таксонов:

Superregnum – надцарство;

Regnum – царство;

Subregnum – подцарство;

Divisio – отдел;

Classis – класс;

(Subclassis) – подкласс;

(Superordo) – надпорядок;

Ordo (порядок) – порядок;

(Subordo) – подпорядок;

Familia (семейство) – семейство;

(Subfamilia) – подсемейство;

Genus (род) – род.

Каждому таксону высокого ранга дана краткая морфологическая и филогенетическая характеристика, а также указаны важнейшие особенности жизненного цикла. Для таксонов низких рангов приведены более подробные данные по экологии и географии.

---

## **SUPERREGNUM (НАДЦАРСТВО) EUCARYOTA**

Характеризуются особым типом организации клетки: присутствует оформленное ядро, снабженное типичной оболочкой (двойная мембрана) и ядрышком; есть внеядерный митотический аппарат в виде микротрубочек, митохондрии, аппарат Гольджи, кинетосомы, жгутики и другие органеллы; клеточная стенка включает хитин или целлюлозу; представлены половой процесс и смена ядерных фаз (гаплоидной и диплоидной).

### **REGNUM (ЦАРСТВО) VEGETABILIA (CHLOROBIONTA, PLANTAE)**

Растения – одно из самых представленных царств Земли. Растения – фотосинтезирующие организмы, имеющие характерный набор пигментов: хлорофиллы а и b, астаксантин, лютеин, виолаксантин, неоксантин, зеаксантин. Другие признаки – наличие крахмала в качестве основного продукта ассимиляции и целлюлозы в клеточных стенках; осуществление синтеза лизина через диаминопимелиновую кислоту; двухмембранные пластиды; центрифугальный цитокинез; расположение тилакоидов в хлоропластах; уплотненные или пластинчатые кристы митохондрий; отсутствие фаготрофии.

### **SUBREGNUM (ПОДЦАРСТВО) EMBRYOBIONTA**

Высшие растения, берущие начало от водорослей, приспособливаются к условиям суши, до этого эффективно не заселенной (конец силурийского периода палеозойской эры, около 420–440 млн лет назад). Имеют тканевое (не слоевищное) строение; устьица; споры с плотными, инертными оболочками; органы полового размножения – архегонии (женские) и антеридии (мужские) многоклеточные; в жизненном цикле преобладает спорофит (очень редко у мхов – гаметофит); исходный уровень соматической организации – телом. В последующем появляются синтелом, предпобег и побег.

## DIVISIO (отдел) RHYNIOPHYTA

Один из самых примитивных и самый древний отдел из известных науке высших растений. Уровень соматической организации – телом. Спорофит очень примитивный, не разделен на органы (нет корней, стеблей и листьев). Для обозначения осевых частей растения можно использовать термин «телом», при необходимости отмечая его тип по прижизненному положению в пространстве: ортотропный (вертикальный) телом, называемый также каулоид; плагиотропный (горизонтальный) телом – ризомоид. Имеются ризоиды. Вегетативные и генеративные теломы внешне сходны и представлены зелеными осями, различным образом разветвленными. Спорангии терминальные, одиночные.

## CLASSIS (класс) RHYNIOPSIDA

Спорангии верхушечные шаровидные или яйцевидные; протоксилема центральная.

### Ordo (порядок) Rhyniales

Ветвление дихотомическое (рис. 1) или трихотомическое, изотомическое или анизотомическое; теломы (оси) гладкие; споры округлые с отчетливой трехлучевой щелью.

### *Familia (семейство) Rhyniaceae*

*Cooksonia caledonica* (Куксония каледонская). Самое древнее из известных высших растений. Встречалась в верхах силура в Западной Европе (Уэльс в Англии). Другие виды этого же рода произрастали на юге Средней Сибири в пределах Минусинской котловины. Теломы только ортотропные – дихотомирующие каулоиды (рис. 1, а). Спорангии шаровидные или почковидные около 3 мм в диаметре.

*Rhynia major* (Риния большая). Встречалась в нижнем девоне. Известна из одного пункта Западной Европы. Родовое название дано по названию географического пункта: деревни Райни графства Аберденшир в Шотландии. Характеризуется плагиотропными (ризомоид) и дихотомирующими ортотропными (каулоид) теломы (рис. 1, б). Спорангии яйцевидной формы, до 10 мм длины и 3–4 мм в диаметре. Осевые части – теломы двух типов, голые, равнодихотомически ветвящиеся. Горизонтальные (плагиотропные) теломы – ризомоиды, имеют ризоиды, играют важную роль в «захвате» новых территорий, вегетативном размножении и расселении ринии. Вертикальные (ортотропные) теломы – каулоиды. Эти

органы необходимы для осуществления фотосинтеза и бесполого размножения. Высота растения около 50 см, диаметр осей около 5–6 мм.

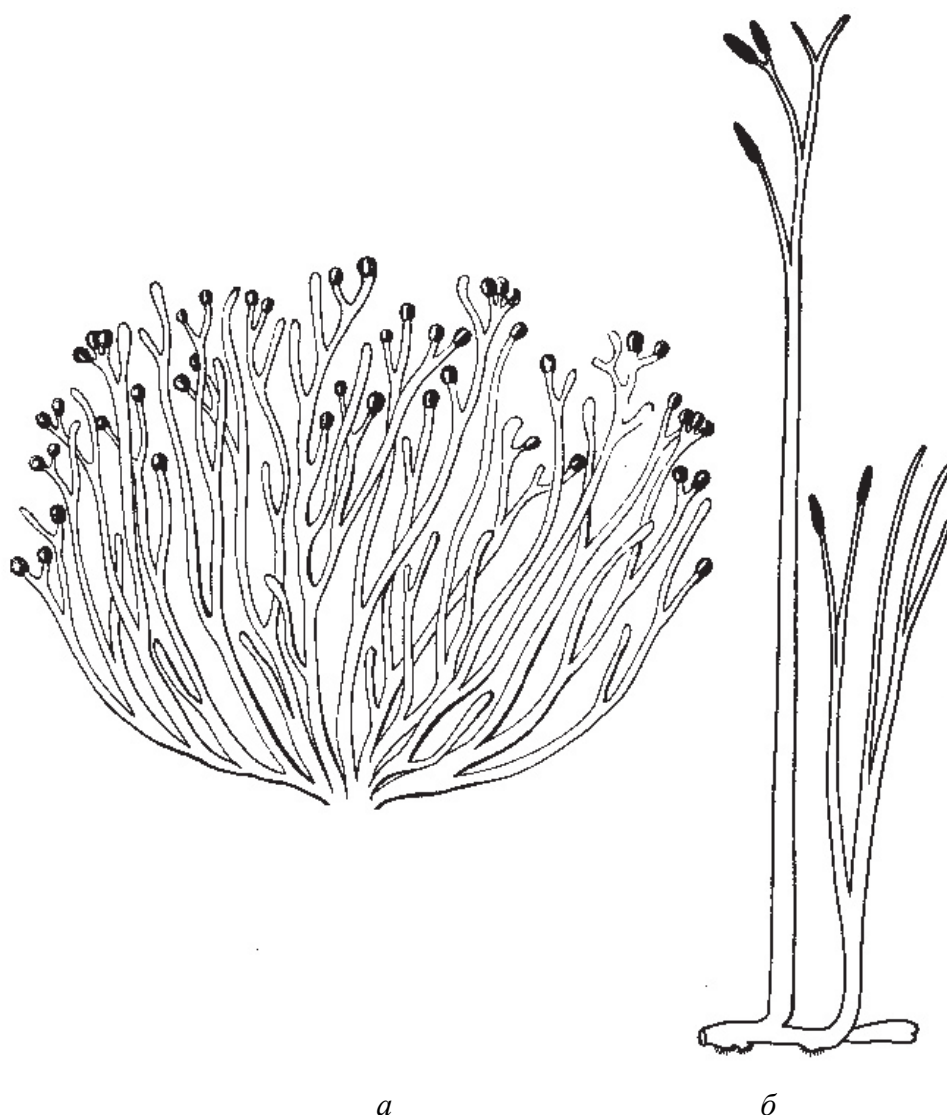


Рис. 1. Древнейшие высшие растения: а – *Cooksonia caledonica* (общий вид); б – *Rhynia major* (общий вид надземной части)

*Rhynia gwynne-vaughanii* (Риния Гвин-Вона). Встречалась в нижнем девоне Западной Европы там же, где и предыдущий вид. Ветвление комбинированное: дихотомическое и моноподиальное. Внешне похожа на предыдущий таксон, но после спороношения происходило перевершинивание каулоидов за счет ответвления ниже спорангия. Высота растения до 20 см, диаметр осей 2–3 мм.

*Steganotheca striata* (Стеганотека полосатая). Ближайший родственник Куксонии, в отличие от которой имеет спорангии с усеченной и утолщенной верхушкой. Встречалась в верхнем силуре в Западной Евро-

пе. Родовое название по форме генеративных частей произошло от сочетания слов «stego—» + «theca», означающих «закрытая коробочка (вместилище)». Спорангии эллиптические с утолщенной и усеченной верхушкой.

### **Ordo (порядок) Psilophytales (Trimerophytales)**

У псилофитов в отличие от риниевых можно наблюдать оси разных порядков, различным образом утолщенные; боковые ответвления упорядоченно расположенные; наблюдается группирование спорангиев на особых ответвлениях (рис. 2, 3), т. е. сделан первый шаг в направлении синтелома; генеративные теломы анатомически отличаются от вегетативных; тенденции к уплощению осей; появляются листовидные органы энационнй природы.

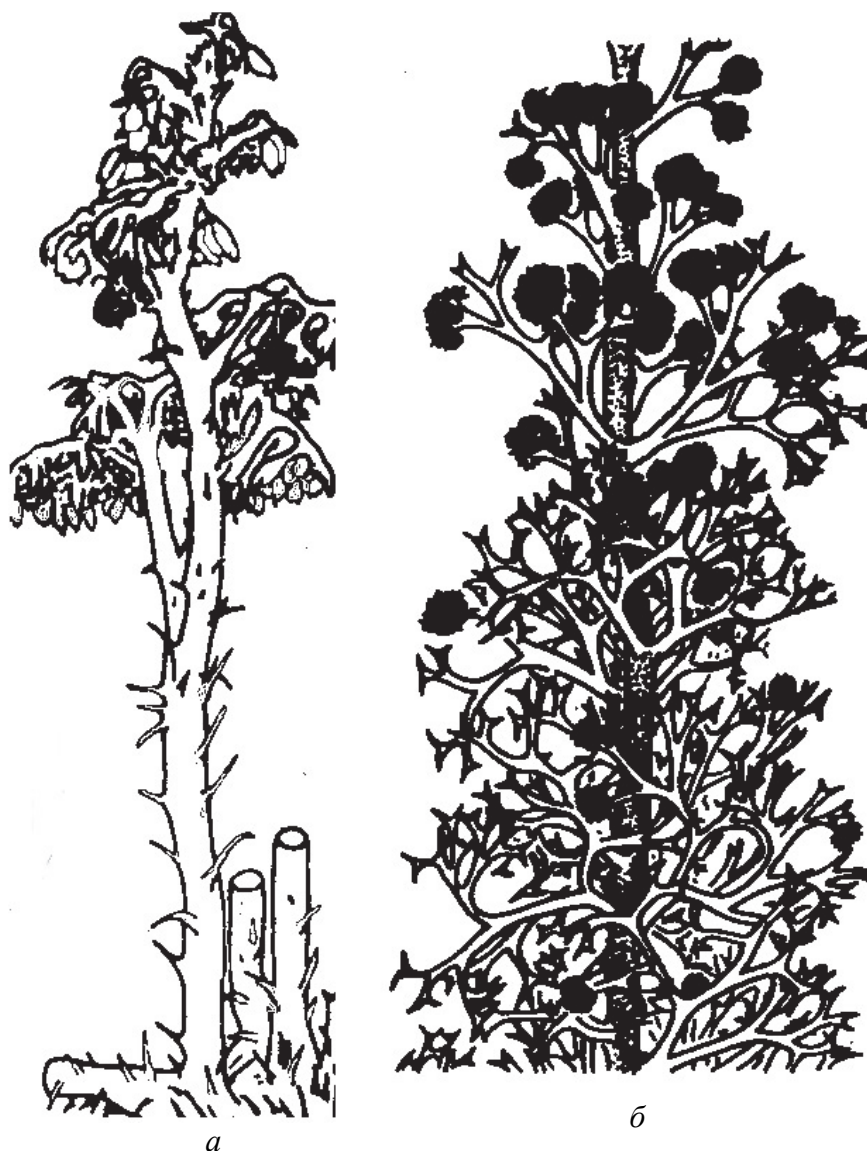


Рис. 2. Фертильные ветви псилофитов: *a* – *Psilophyton crenulatum*;  
*б* – *Pertica quadrifaria*

### ***Familia (семейство) Psilophytaceae***

*Psilophyton princeps* (*Псилофит первичный*). Встречался в нижнем девоне. Известен с полуострова Гаспе в Восточной Канаде. Другие виды рода встречались до среднего девона в Евразии и Северной Америке до арктического побережья. Имеет неравномерно ветвящиеся оси, от которых отходят разветвленные оси более высокого порядка. Спороносные ветви вильчато делятся до семи раз и заканчиваются парами веретеновидных спорангиев. Толстые оси покрыты редкими эмергенцами, увеличивающими фотосинтезирующую поверхность (рис. 2, *а*).

Проводящая система протостелическая; протоксилема центральная, окружена массивной метаксилемой. Родовое название в переводе означает «голорос» – по характеру внешнего вида.

*Trimerophyton robustus* (*Тримерофит мощный*). Встречался в нижнем девоне Северной Америки. Характеризуется особым типом ветвления: в каждом случае вбок отходят сразу три равнозначные ветви от более толстой главной оси (рис. 3, *в*). В дальнейшем каждая из ветвей повторно трижды разветвляется. Родовое название дано по характеру роста и ветвления, означает «трехмерное растение».



Рис. 3. Расположение спорангиев и характер ветвления у псилофитов:  
*а* – *Psilophyton dawsonii*; *б* – *Pertica quadrifaria*; *в* – *Trimerophyton robustus*

*Pertica quadrifaria* (*Пертика четырехрядная*). Встречалась в нижнем девоне Северной Америки. Как и предыдущий представитель, имеет особый тип ветвления: от развитой главной оси, достигающей 3 м высоты, мутовчато или спирально отходят ветви второго порядка, каждая из которых многократно дихотомически разветвляется (рис. 2, *б*; 3, *б*).

## CLASSIS (класс) HORNEOPHYTOPSIDA

Известен только один род. Плагиотропные теломы отсутствуют. Ортоотропные теломы внизу заканчиваются клубневидными органами, покрытыми тонкими ризоидами, без проводящих тканей.

### Ordo (порядок) Horneophytales

#### *Familia (семейство) Horneophytaceae*

*Horneophyton lignieri*. Встречался в нижнем девоне в Великобритании. Ортоотропные части дихотомически ветвистые, заканчивающиеся удлиненно-эллиптическими спорангиями. В спорангиях развита колонка – участок стерильной ткани в центре (рис. 4, а–в).

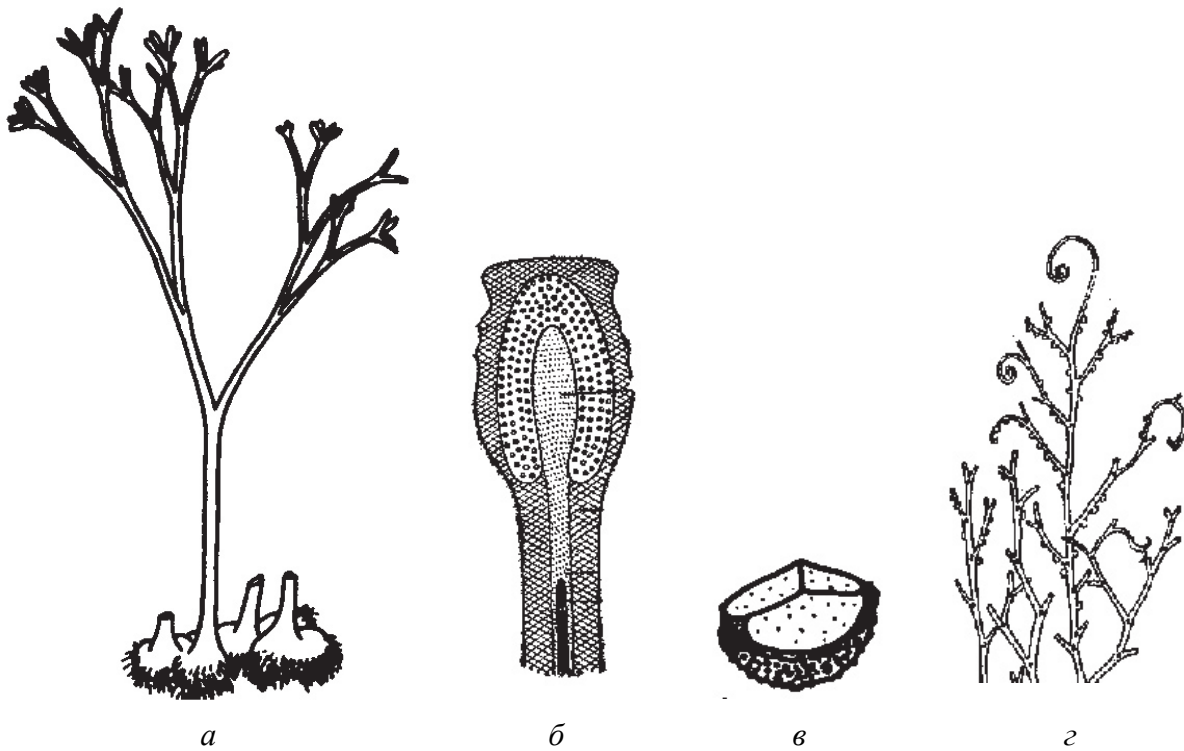


Рис. 4. *Horneophyton lignieri*: а – внешний вид; б – строение спорангия; в – спора;  
*Gosslingia*: г – общий вид генеративной ветви

### Сателлитные таксоны отдела RHYNIOPHYTA

Это представители, которые, несомненно, могут быть отнесены к отделу риниевых, но вследствие их недостаточной изученности более точное систематическое положение не установлено.

*Lyonophyton rhyniense* (*Лионофитон риниевый*). Встречался в нижнем девоне Западной Европы (рис. 5). Родовое название по форме расширенной

терминальной части растений, напоминающих лапу льва, образовано от сочетания слов «лев»+ «растение». Предположительно является гаметофитом каких-либо риниевых. Внутри верхушечного расширения, имеющего лопасть край, зафиксированы структуры, очень напоминающие гаметангии. Архегонии располагались на самом дне «чаши» и имели длинную шейку, направленную к периферии. Внутри архегония выделяется крупная яйцеклетка. Булавовидные антеридии располагались на внутренних стенках «чаши» несколько ниже края среди парафизоподобных выростов стерильной ткани. Ось гаметангиофора устроена аналогично оси ринии и хорнеофитона.

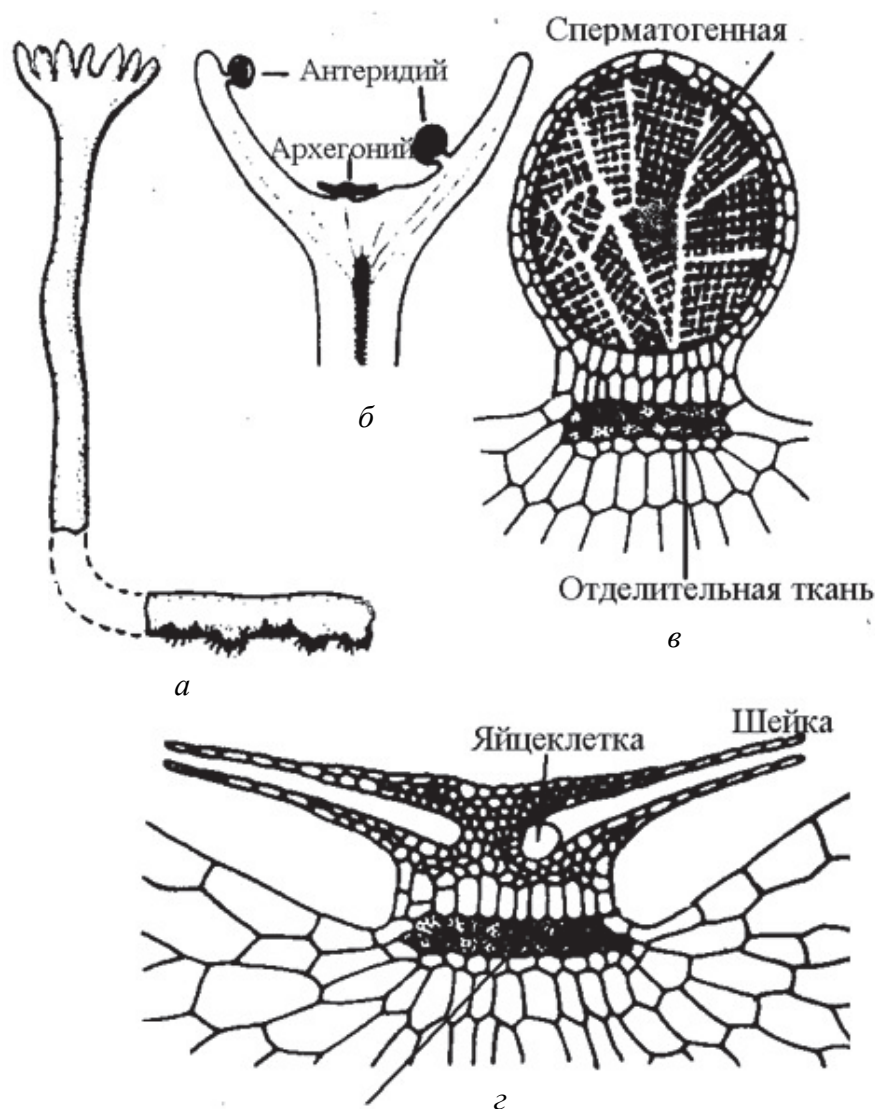


Рис. 5. Реконструкция *Lyonophyton rhyniense*: *a* – внешний вид; *б* – гаметангиофор; *в* – антеридий; *г* – архегоний

*Genus (род) Taeniocrada (Тениокрада)*. Несколько видов рода встречалось в течение девонского периода на территориях Западной Европы,

Северной Америки (штат Нью-Йорк), юга Западной и Средней Сибири. В последнем случае это наиболее древние образцы. Растение водное. Теломы ветвящиеся, уплощенные – в виде лент (рис. 6, *a*), протостелические. Спорангии эллиптические (как у риниевых), собраны в терминальные или боковые кисти. У некоторых видов прикреплялись к теломам сбоку. Родовое название по уплощенному виду осевых структур произведено от «*taeniatus*», что означает «лентовидный».

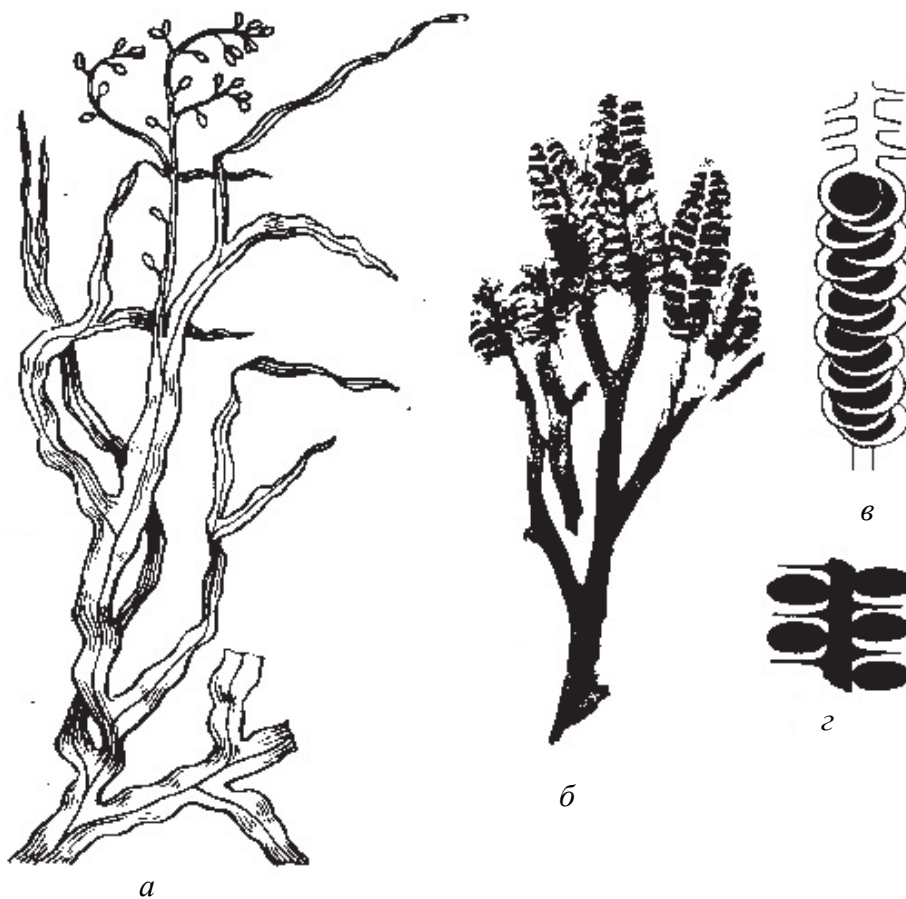


Рис. 6. Древние сосудистые растения: *a* – часть *Taenio-crada*; *б* – фертильная ветвь *Protobarinophyton obrutschewii*; *в* – схема строения стробил баринофитона; *г* – схема строения стробил критодеофитона

## DIVISIO (отдел) ZOSTEROPHYLLOPHYTA

Первые высшие растения, имеющие синтелом, – результат объединения теломов. Осевые части растения можно обозначить термином «синтелом» (стебли отсутствуют). Спорангии округлые или поперечно вытянутые, собраны в терминальные образования типа стробилов или рассеяны по оси, имеют небольшую ножку, а также поперечную дистальную щель, способствующую вскрытию структуры. Стенки спорангиев в районе щели утол-

щены. Протоксилема экзархная, в нечетких группах или диффузно-рассеянная по периферии ксилемы. Впервые появляются органы, напоминающие корни. У некоторых представителей в месте ветвления осей наблюдается остаток пазушной оси. Включает единственные класс, порядок и семейство. Их анатомо-морфологическая характеристика совпадает с таковой отдела.

## CLASSIS (класс) ZOSTEROPHYLLOPSIDA

### Ordo (порядок) Zosterophyllales

#### *Familia (семейство) Zosterophyllaceae*

*Genus (род) Zosterophyllum (Зостерофиллум)* (рис. 8, а). Известно 5 видов рода. Встречались в нижнем девоне. Известны из Ферганской впадины, Шотландии, Средней Европы, Австралии, Торгашино на Енисее у г. Красноярска. Растения имеют разнотипные синтеломы: плагиотропные – стелющиеся по субстрату (или внутри субстрата), а также два вида ортотропных. Вверх направленные синтеломы – вегетирующие или спороносящие; вниз направленные – играют функцию корней. Спорангии собраны в верхушечные стробилы (в одном стробиле может быть до 60 спорангиев).

*Sawdonia ornata (Содония украшенная)*. Встречалась в нижнем девоне Западной Сибири. Осевые органы покрыты эмергенцами. Спорангии почковидные, также имеют небольшие эмергенцы, располагались небольшими группами в средних частях синтеломов. Концевые растущие меристематические участки улитковидно свернутые.

*Genus (род) Gosslingia (Госслингия)*. Известна из нижнего девона Южного Уэльса (Великобритания). Ортотропные части растения вырастали до 50 см высотой и отходили от ветвящегося ризоида, покрытого ризоидами (рис. 4, з). Спорангии были равномерно рассеяны по дихотомически ветвящимся осям, имевшим диаметр от 0,5 до 4 мм. Верхушки ветвей спирально закрученные. В местах ветвления осей наблюдался остаток пазушной оси. Корни отсутствовали.

*Genus (род) Crenaticaulis (Кренатикаулис)*. Описан из нижнего девона с полуострова Гаспе. Близкородствен Госслингии и внешне очень на нее похож. Отличается строением спорангиев, раскрывавшихся при созревании на две резко неравные части. Название рода по характерной бугристости (благодаря спорангиям) осей растения образовано от слов «городчатый» и «стебель».

*Genus (род) Renalia (Реналия)*. Встречалась в нижнем девоне Северной Америки. Таксон имеет промежуточные признаки, переходные к риниевым: внешний вид, теломный уровень организации. По анатомическому строению несомненный представитель отдела Zosterophyllophyta.

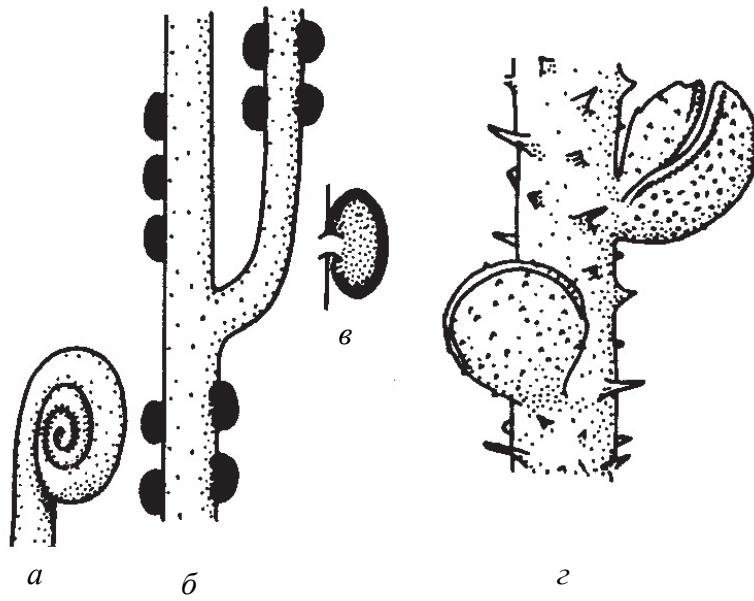


Рис. 7. Древнейшие зостерофилловые: *Oricilla bilinearis* (*a* – верхушка молодого синтелома; *б* – фертильная ветвь; *в* – схема строения спорангия); *Sawdonia acanthothesa* (*г* – участок фертильной ветви)

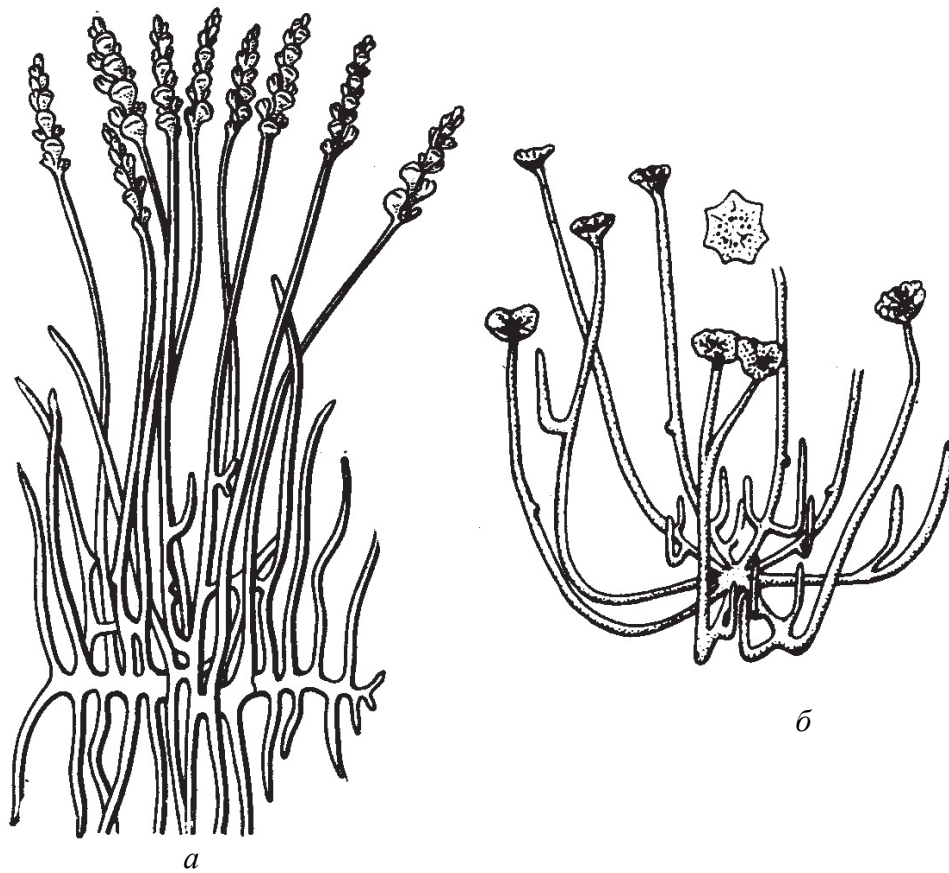


Рис. 8. Внешний вид вымерших первых высших растений: *a* – *Zosterophyllum*; *б* – *Sciadophyton*

*Oricilla bilinearis* (Орицилла двулинейная). Встречалась в нижнем девоне Северной Америки. Имела спорангии, расположенные в два ряда по осевым органам (рис. 7).

## Сателлитные таксоны отдела ZOSTEROPHYLLOPHYTA

Сателлитный (спутниковый) таксон отдела, очевидно, является гаметофитом каких-то представителей зостерофилловых. Вследствие недостаточности данных, касающихся жизненного цикла вымерших древнейших растений, более точная таксономическая характеристика пока невозможна.

*Genus (род) Sciadophyton* (Сциадофитон). Нижний девон Западной Германии, Бельгии, Канады, Западной Сибири (рис. 8, б). Название означает: «растение тени». Как и Лионофитон риниевый, по предположению специалистов, является гаметофитом каких-то зостерофилловых (очевидно, рода *Zosterophyllum*).

## DIVISIO (отдел) PSILOTOPHYTA

Небольшой, несомненно, древний отдел, представленный только современными видами, имеющими тропическое и субтропическое распространение. Уровень соматической организации – синтелом. Спорангии, сросшиеся в синангии. Подземные органы представлены ризоидом. Корни отсутствуют. Надземные осевые органы дихотомически многократно разветвленные. Проводящая система – лопастная сифностела (актиностела с сердцевинной). Функцию листьев выполняют филлоиды. Характеризуются равноспоровостью. Филогенетически, вероятно, очень близки риниофитам. Эпифитные растения, иногда встречаются на скалах, у оснований стволов деревьев и на перегнойной почве. Включает единственные класс, порядок и семейство. Их анатомо-морфологическая характеристика совпадает с таковой отдела. К псилотовым принадлежит два современных рода.

## CLASSIS (класс) PSILOTOPSIDA

### Ordo (порядок) Psilotales

#### *Familia (семейство) Psilotaceae*

*Genus (род) Psilotum* (Псилот). Двухвидовой род (рис. 9, а–в). Синангии из трех спорангиев. Филлоиды чешуевидные. Один из видов – *Psilotum nudum* (Псилот голый) – имеет трехгранные синтеломы. Встреча-

ется в тропических и субтропических регионах. Поселяется на почве, богатой перегноем. Другой вид – *Psilotum flaccidum* (Псилот повислый) – имеет уплощенные синтеломы. Встречается в тропических и субтропических регионах. Поселяется на стволах деревьев как эпифит.

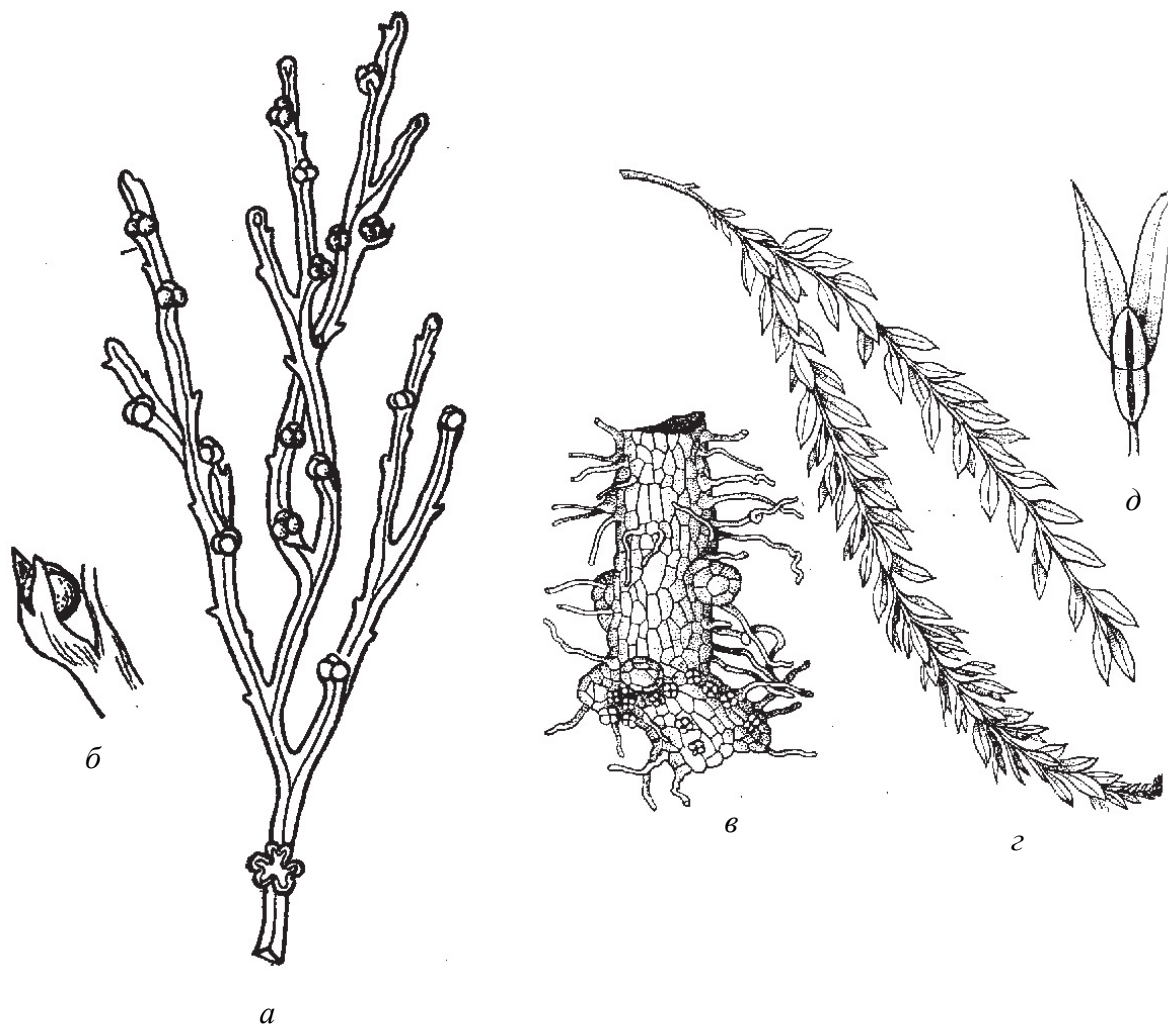


Рис. 9. *Psilotum nudum*: а – веточка; б – отдельный спорофилл с синангием; *Tmesipteris tannensis*: в – гаметофит; з – веточка; д – спорофилл с синангием

*Genus (pod) Tmesipteris (Тмезиптерис)*. Олиготипный (маловидовой) род, включающий около 10 видов (рис. 9, з, д). Для тмезиптерисов характерны двухспорангиальные синангии. Филлоиды крупные, листовидные. Спорофиллы, в отличие от цельных трофофиллов, вильчатые на верхушке. Самый распространенный вид – *Tmesipteris tannensis*. Встречается на тропических островах Юго-Восточной Азии, в Полинезии, Австралии и Океании. Поселяется на стволах деревьев как эпифит.

## DIVISIO (отдел) BARINOPHYTA

Своеобразная древняя группа растений, просуществовавшая до среднего карбона. Вероятно, имеют родственные связи с зостерофилловыми и плаунами. Соматический уровень организации – синтелом. Осевые органы дихотомически ветвящиеся. Спорангии двурядно расположенные, поперечно вытянутые, сидят на крючковидно изогнутых спорангиофорах. Протостела экзархная. Впервые среди высших растений появляется разноспоровость. Включает единственные класс, порядок и семейство. Их анатомо-морфологическая характеристика совпадает с аналогичной отдела.

## CLASSIS (класс) BARINOPSIDA

### Ordo (порядок) Barinales

#### *Familia (семейство) Barinaceae*

*Protobarinophyton obrutschevii* (*Протобаринофитон Обручева*). Встречался в начале среднего девона в Южной Сибири: Кузбассе, Рыбинской, Минусинской и Тувинской котловинах (рис. 6, б–г). Другие виды встречались на территории Восточной Канады. К характерным признакам рода относится наличие терминальных стробиловидных агрегатов из спорангиев. Равноспоровый.

*Genus (род) Krithodeophyton* (*Кримодеофитон*). Нижний девон Западной Европы. Внешне напоминает предыдущий род, но спорангии в стробилах разделены стерильными придатками. На рис. 6, г показана схема расположения на оси спорангиев и брактеев, чередующихся друг с другом.

*Genus (род) Barinophyton* (*Баринофитон*). Спорангии расположены по обе стороны от оси. Растения разноспоровые. Вид *Barinophyton robustus* (*Баринофитон мощный*) встречался в начале среднего девона в Западной Сибири; *Barinophyton richardsonii* (*Баринофитон Ричардсона*) – в конце девона в США (штат Мэн). Другие виды рода встречались в Восточной Европе и Австралии. На рис. 6, в показана схема расположения спорангиев (зачернены) на одной из сторон оси; спорангиофор крючковидно изогнутый.

## DIVISIO (отдел) LYCOPODIOPHYTA

Одни из древнейших существующих высших растений. Появились в начале девона палеозойской эры от риниофитов или зостерофиллофитов. Расцвет по видовому многообразию и количественному обилию приходится на каменноугольный период. Плауны имеют синтеломный уровень

организации. Уже у примитивных древних форм встречаются синтеломы двух типов: ортотропные и плагиотропные. Присутствуют придаточные корни. Спорангии собраны в стробилы или покрывают ортотропные оси (синтеломы). Равноспоровые и разноспоровые. Проводящая система от протостели до сифонотели и плектостели. Травянистые и вторично утолщающиеся древовидные представители. Функцию листьев выполняют филлоиды энационнй природы. У древних примитивных форм «листья» – эмергенцы либо микрофиллы (с центральной жилкой и без жилки); у совершенных – макрофиллы синтеломного происхождения. На поперечных сечениях осей у древних плаунов впервые появляется листовй след. Известно около 1 200 видов современных представителей отдела.

### CLASSIS (класс) DREPANOPHYCOPSIDA

Древнейшие плауны. Некоторые представители настолько примитивно устроены, что часто включались в отдел Rhyniophyta. Существовали в течение девонского периода. Спорангии расположены обособленно или в пазухах спорофиллов. Стробилы отсутствуют. Равноспоровые. Синтеломы ортотропные и плагиотропные, внешне друг с другом сходного облика. Функцию фотосинтеза выполняют эмергенцы либо микрофиллы. Проводящая система – актиностела. «Листья» и «стебли» с многочисленными устьицами.

*Asteroxylon mackiei* (Астероксилон Маки). Встречался в нижнем девоне Западной Европы (рис. 10). Один из самых примитивных представителей плаунов, иногда относимый к псилофитам. В первичной коре развит аэренхима, указывающая на земноводные условия существования; заметны листовые следы. «Листья» представлены эмергенцами. Проводящий пучок – листовй след – подходит к основанию эмергенца, но не входит в него. Молодые синтеломы улиткообразно свернутые. Спорангии на ножках, располагающиеся на ортотропных осях.

*Barragwanathia longifolia* (Баррагванация длиннолистная). Открыта в 1935 г. в силурийско-девонских отложениях Австралии (штат Виктория). За пределами Австралии не обнаружена. Имеет хорошо сформированные микрофиллы длиной до 5 см, густо покрывающие ортотропные оси (рис. 11, а). Спорангии на ножках в пазухах микрофиллов либо на микрофиллах.

*Drepanophycus spinaeformis* (Дрепанофукус колючий). Открыт в 1852 г. в нижнедевонских отложениях Германии. Встречался в нижнем и верхнем девоне в Западной Европе, Западной Сибири и США. Высота растения около 50 см. Имеет редкие крючковидные микрофиллы до 1–2 см длиной

с центральной жилкой, покрывающие ортотропные оси и расположенные спирально (рис. 11, б). Спорангии на ножках, располагающиеся на ортотропных осях, крупные – до 6 мм в диаметре.

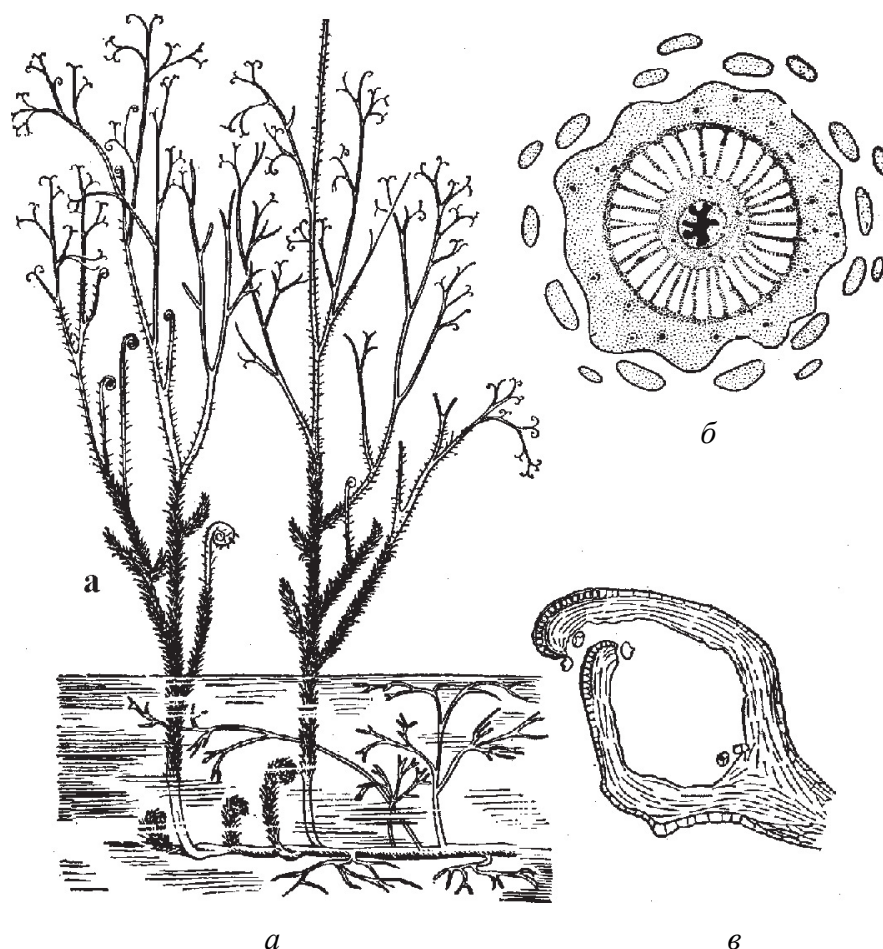


Рис. 10. *Asteroxylon maskiei*: а – общий вид растения; б – поперечный разрез синтелома; в – продольный разрез спорангия

### CLASSIS (класс) LYCOPODIOPSIDA

Одна из древнейших групп плаунов, берущая начало от дрепанофиковых и очень сходная с ними. Впервые появляются в середине девона, существуют до наших дней. Отличаются от дрепанофиковых более расчлененной проводящей системой – плектостелью; появлением спороносных стробиллов и у некоторых представителей специализированных клубневидных ризофоров. Спорангии на ножках, почковидные, расположены в пазухах спорофиллов либо непосредственно на них. Спорофиллы отличаются от трофофиллов хорошо развитой пяткой в основании, формой и цветом.

## Ordo (порядок) Lycopodiales

Развиты ортотропные и плагиотропные синтеломы. Спорангии почковидные, собраны в стробилы. Впервые появляются в девонском периоде. Порядок включает единственное семейство с четырьмя современными родами и около 200 видов.

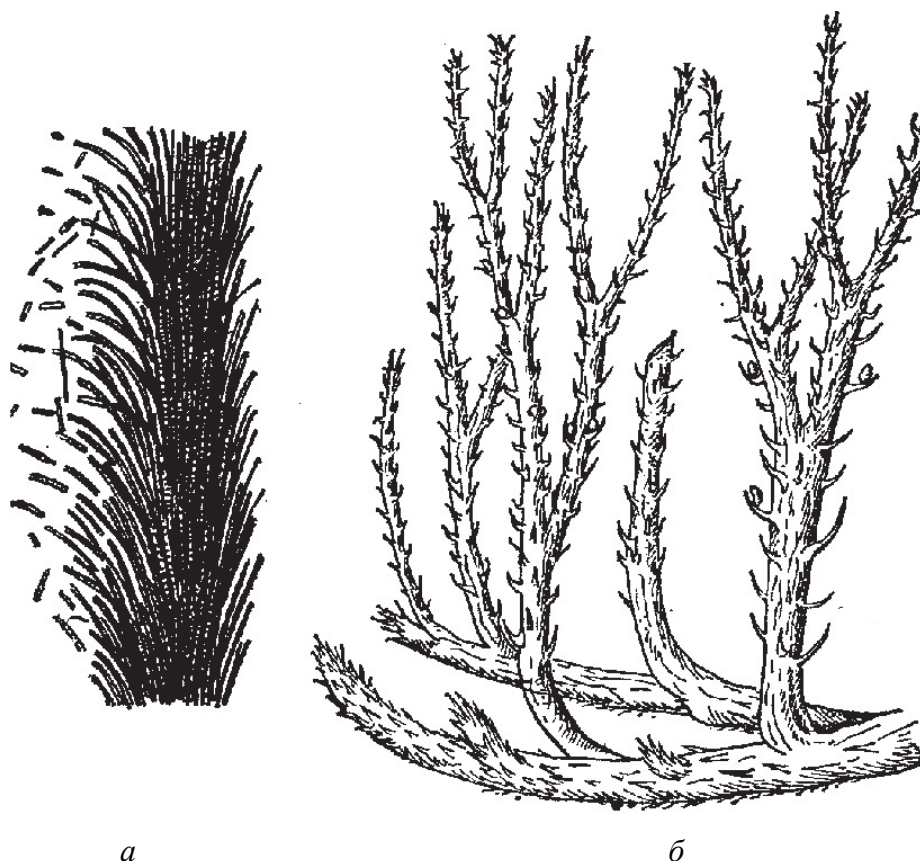


Рис. 11. Дрепанофиковые плауны: *a* – Baragwanathia; *б* – Drepanophycus

### **Familia (семейство) Lycopodiaceae**

*Genus (род) Lycopodites (Ликоподитес)*. Вымерший сборный род, принятый для фрагментарных остатков (ортотропные оси, покрытые микрофиллами), внешне сходных с современными плаунами. Известен с девонского периода.

*Genus (род) Oxroadia (Оксроадия)*. Вымерший род, известный с начала каменноугольного периода. Синтеломы протостелические. Имеются спороносные стробилы.

*Genus (род) Lycopodium (Плаун)*. Современный олиготипный род, включающий около 10 видов, распространенных в основном в северном полушарии. Это многолетние вечнозеленые растения, имеющие линейно-ланцетные прижатые к оси или отклоненные микрофиллы. Спороносные

стробилы плотные. Спорангии раскрываются на верхушке. Самыми распространенными в России являются голарктический (в пределах Голарктики северного полушария) *Lusorodium clavatum* (Плаун булавовидный), произрастающий в хвойных и смешанных лесах, на лесных опушках, по окраинам болот в лесной зоне, и евразийский *Lusorodium annotinum* (Плаун годичный, можжуха), встречающийся в зеленомошных еловых, пихтовых, кедровых и сосновых лесах, а в горных регионах – по каменистым россыпям и в зарослях кустарников.

Относительно более редкими являются *Lusorodium dubium* (Плаун сомнительный) (рис. 12) и *Lusorodium lagopus* (Плаун куропаточий) (рис. 13). Оба вида по общему распространению являются голарктическими и приурочены главным образом к арктическим и высокогорным (альпийским) тундровым местообитаниям. Реже встречаются также в лесотундре, сосновых лесах, на мшистых каменистых россыпях и скалах.



Рис. 12. Спороносящий плаун *Lusorodium dubium* среди курумника в высокогорьях Западного Саяна

*Genus (pod) Diphasiastrum (Дифазиаструм)*. Современный небольшой род (около 25 видов), представители которого распространены по

всему земному шару. Ортотропные синтеломы дихотомически ветвящиеся. Микрофиллы чешуевидные, часто дорзовентрально уплощенные. Стробилы терминальные, тупые. Два самых распространенных вида – *Diphasiastrum complanatum* (Дифазиаструм уплощенный) и *Diphasiastrum alpinum* (Дифазиаструм альпийский) (рис. 14). Оба вида голарктические. Первый вид приурочен к лесным местообитаниям с моховым или лишайниковым покровом, старым гарям, скалам, горным редколесьям и окраинам болот. Второй – к тундровым местообитаниям: встречается в горных регионах на альпийских лугах и в субальпийских редколесьях, на щебнистых склонах и во влажных хвойных лесах, а также в арктических тундрах. В полосе субальпийских редколесий найдена редкая раса Дифазиаструма альпийского с серповидными боковыми филлоидами и слабо развитыми брюшными филлоидами, сильно уплощенными вегетативными веточками. Эту расу может быть описана как новая разновидность: ***Diphasiastrum alpinum* var. *ergakensis* Stepanov var. nov** (рис. 24). Phylloids on branchlets 4-ranked, not overlapping; upper side leaves appressed, narrowly lanceolate, 4–5 mm; lateral phylloids crescent curved to cauloid, 5–6. × 1.5 mm; underside phylloids little developed, not narrowed at the base or few narrowed, 1.5–2 × 0.4–0.5 mm. Sporophylls deltate to narrowly deltate, cuneate at the base (fig. 24). From *Diphasiastrum alpinum* s.str. differ by lateral phylloids crescent curved to cauloid, little underside phylloids with other form, more narrowly sporophylls. Holotypus: West Sayan, Kulumys mountain ridge, Ergaki nature park, locus Kamennyi Gorod, subalpine woodlands, on rock covered by moss, 23.VII.2017. N.V. Stepanov (KRSU), isotypes – KRSU.



Рис. 13. Общий вид плауна куропаточего – *Lycopodium lagopus* среди каменистых осыпей хребта Кулумыс (Западный Саян)

Среди редких видов – Дифазиаструм узкопобеговый (**Diphasiastrum hastulatum (Sipl.) Stepanov comb. nov.** (fig. 15, right) – *Diphasium hastulatum* Sipl., 1973, Новости систематики высших растений 10:348, рис. 1. – *Diphasiastrum complanatum* subsp. *hastulatum* (Sipl.) Ivanenko et Tzvelev.). Этот вид был впервые описан из Прибайкалья (Сипливинский, 1973), а позднее был найден и в других горных районах Голарктики (Иваненко, Цвелев, 2004) (рис. 15).



Рис. 14. Общий вид плауна *Diphasiastrum alpinum* в высокогорной тундре Западного Саяна (парк «Ергаки», близ р. Тушканчик) среди ледяных градин

### **Ordo (порядок) Huperziales Stepanov ord.nov.**

*Shoots are vertical. Horizontal shoots absent. Sporangia borne in axils of unmodified leaves, in zones or scattered along shoot. Typus: Huperzia Bernhardi.*

Травянистые растения без плагиотропных синтеломов (рис. 16). Ортоотропные синтеломы дихотомически ветвящиеся, в основании укореняющиеся. Спороносные стробилы отсутствуют. Спорангии пазушные, раскрывающиеся одной щелью. Присутствуют специализированные органы вегетативного размножения – выводковые «почки». Включает один род и около 150 видов, распространенных по всему земному шару.

*Huperzia apressa* (Баранец прижатый). Современный. Встречается в кедровых и лиственничных редколесьях, в высокогорных тундрах, на щебнистых склонах, скалах, во влажных хвойных лесах (рис. 15). Вид северного полушария.



Рис. 15. Плауны Сибири: слева – *Huperzia apressa* в высокогорной тундре Западного Саяна (хр. Кулумыс); справа – *Diphasiastrum hastulatum* в кедрово-пихтовых редколесьях природного парка «Ергаки» (Каменный Город)

### **Ordo (порядок) Phylloglossales**

Характерными особенностями являются наличие клубневидного ризофора и редукция в развитии вегетативных и генеративных органов спорофита. Включает единственный вид.

#### ***Familia (семейство) Phylloglossaceae***

*Phylloglossum drummondii* (Филлоглоссум Драммонда) (рис. 16). Современный. Встречается в зарослях жестколистных вечнозеленых кустарников, в эвкалиптовых лесах и на участках с господством травянистых однодольных, а также на других территориях, подверженных частым пожарам. Ареал охватывает Юго-Западную Австралию, Тасманию и Новую Зеландию. Растение несколько сантиметров высотой. На верхушке однолетнего клубня развивается пучок узких языковидных листьев (около 2 см длиной). Благодаря их форме растение и получило свое название («лист» + «язык»). От верхней части клубня отходят также 1–3 корня и особый орган – ножка, преобразующаяся в конце зимы – начале весны в новый клубень. У зрелых растений на верхушке клубня развивается укороченный стробил на длинной голой оси. Проводящая система в клубне представлена мезархной сифоностелой, в оси стробила распадающейся на отдельные

пучки. Гаметофит цилиндрический, 2–6 мм длиной, частично погруженный в субстрат, способен к фотосинтезу. Растения имеют микоризу.

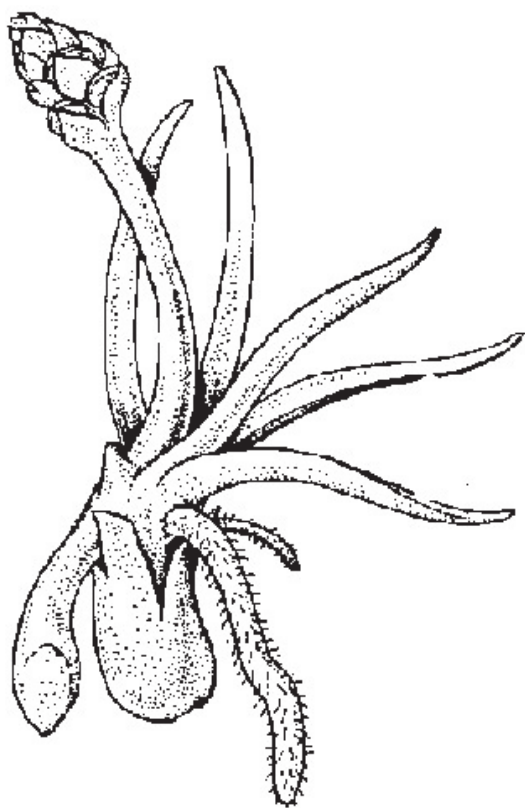


Рис. 16. Современные ликопоидопсиды: слева – *Phylloglossum drummondii* (общий вид); справа – *Huperzia selago* среди сфагновых мхов на гумусированной поверхности скал в субальпийских редколесьях природного парка «Ергаки»

### **CLASSIS (класс) PROTOLEPIDODENDROPSIDA**

Равноспоровые травянистые плауны, имеющие лигулу. Стела в поперечном сечении почти округлая, со слабо выраженными зубцами по периферии, к которым приурочены протоксилемные пучки. Вегетативные и фертильные микрофиллы однотипные, пятилопастные или вильчатые. Спорофиллы собраны в фертильные зоны. Спорангии с короткой ножкой или без нее.

*Protolepidodendron scharyanum* (*Протолепидодендрон Шари*) (рис. 17, *a*). Встречался в среднем девоне Северной Америки. Микрофиллы на верхушке дихотомические. Спорангии «лежат» на верхней поверхности спорофилла. Проблематичный вид, к которому отнесены плохо изученные остатки растений. Название рода образовано из сочетания слов «первичный» + «лепидодендрон» и указывает на то, что данные представители являлись предками крупных древовидных плаунов – лепидодендронов.

*Leclercqia complexa* (Леклеркия охватывающая) (рис. 17, в, г). Встречалась в среднем девоне Западной Европы и США. Изучена полнее предыдущего вида и, возможно, идентична с ним. Микрофиллы пятилопастные. Лопасты длинные, достигают половины длины филлоида. Спорангии эллиптические, расположены на поверхности спорофилла и открываются продольной щелью. В основании вегетативных микрофиллов располагалась лигула. На спорофиллах язычок находился в дистальной части по сравнению со спорангием.



Рис. 17. Древнейшие плауны: а – *Protolepidodendron* (общий вид); б – спорофилл *Estinnophyton* со спорангиями; в – спорофилл *Leclercqia complexa*; г – спорофилл *Leclercqia complexa* со спорангием (стрелками показано положение язычка)

*Estinnophyton wahnbachense* (Эстиннофитон ванбахский) (рис. 17, б). Встречался в нижнем девоне Западной Европы. Имеет дваждывилчатые спорофиллы, а спорангии – на коротких ножках.

### CLASSIS (класс) ISOETOPSIDA

Потомки протолепидодендроновых. Появились в конце девонского периода. Самые совершенные среди плаунов. Характеризуются наличием

язычка и появлением разноспоровости. Также впервые появляются прямо-стоячий древовидный ствол, вторичные ткани, ризофор. Вторичный прирост главным образом за счет феллогена, а вторичный прирост древесины ограничен. Листовидные органы – макрофиллы, характеризуются значительно более крупными размерами, чем в предыдущих группах. Наблюдается разделение на трофофиллы и спорофиллы. После опадения «листа» на стволе остается рельефная листовая подушка, на которой заметны остатки от проводящих пучков и лигула. Форма листовых подушек имеет таксономическое значение. Женский гаметофит не способен к фотосинтезу.

### Ordo (порядок) *Lepidocarpaceles*

Крупные древовидные плауны высотой до 40 м. Ствол прямой, у молодых особей неветвистый, с пучком макрофиллов на верхушке, а у взрослых экземпляров выше 3/4 высоты, многократно вильчато разветвленный. Ризофоры крупные, корневидные или ветковидные – стигмарины. На стигмарииях по правильной спирали развивались многочисленные корневидные аппендиксы, которые с возрастом опадали, подобно «листьям», за счет отделяющегося слоя. Листовые подушки у многих представителей сближенные, образуют чешуйчатый рисунок (рис. 18, 19).

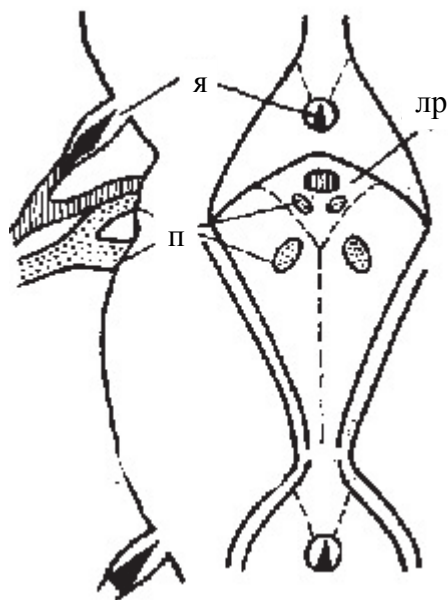


Рис. 18. Полушниковые: слева – листовая подушка лепидодендрона (а – на продольном разрезе ствола; б – вид сверху (лр – листовый рубец; я – язычок; п – парихнос); справа – спороносящее растение *Isoetes setacea* с оз. Светлого (парк «Ергаки»)

**Familia (семейство) *Lepidocarpaceae***

Наиболее крупные древовидные плауны. Стволы в верхней части более или менее сильно разветвленные. После отпадения макрофиллов на стволах оставались листовые подушки правильной формы, в верхней части которых была лигула, а в средней – рубец с выходами воздухоносной ткани (парихнос) и «листовым» следом.

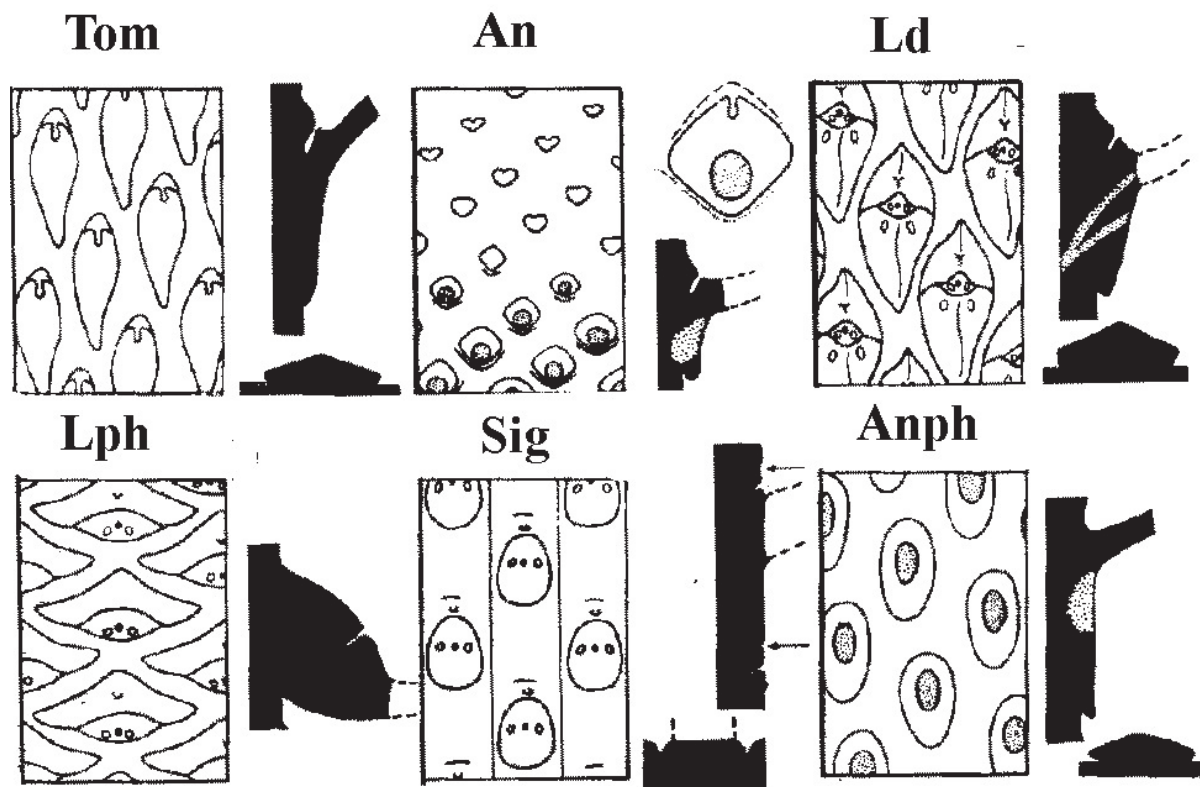


Рис. 19. Схемы листовых подушек участков отхождения макрофиллов, в том числе на продольном и поперечном срезе у полушниковых: Tom – Tomiodendron; An – Angarodendron; Ld – Lepidodendron; Lph – Lepidophloios; Sig – Sigillaria; Amph – Angarophloios

*Genus (pod) Lepidocarpon (Лепидокарпон)*. Известен из среднего карбона Европы. Вероятно, сборный таксон, объединяющий представителей с однополыми (женскими) стробилами. В мегаспорангиях единственная мегаспора, иногда зародыш. Края спорофилла образуют выросты, срастающиеся вокруг мегаспорангия, образуя интегументоподобное вместилище. Название по особенностям строения генеративных органов (мегаспорангий и спорофилл), аналогичных плоду покрытосеменных, происходит от слов «чешуйчатый» и «плод».

*Genus (pod) Lepidodendron (Лепидодендрон)* (рис. 20). Сборный таксон, объединяющий представителей, идентифицируемых по отпечаткам коры. Это древовидные плауны имеют характерный рисунок из листовых подушек, которые по форме вытянуты вдоль ствола. Стволы до 40 м в вы-

соту и до 2 м в поперечнике. Большая часть вторичного прироста (иногда до 90 %) обусловлена приростом коры, а не древесины. Вторичной флоэмы не было. Макрофиллы до 1 м в длину с единичной жилкой. Около 55 видов встречались в среднем карбоне Северной Америки и Евразии. Название рода по характерному рельефу коры образовано от слов «чешуйчатый» и «дерево».

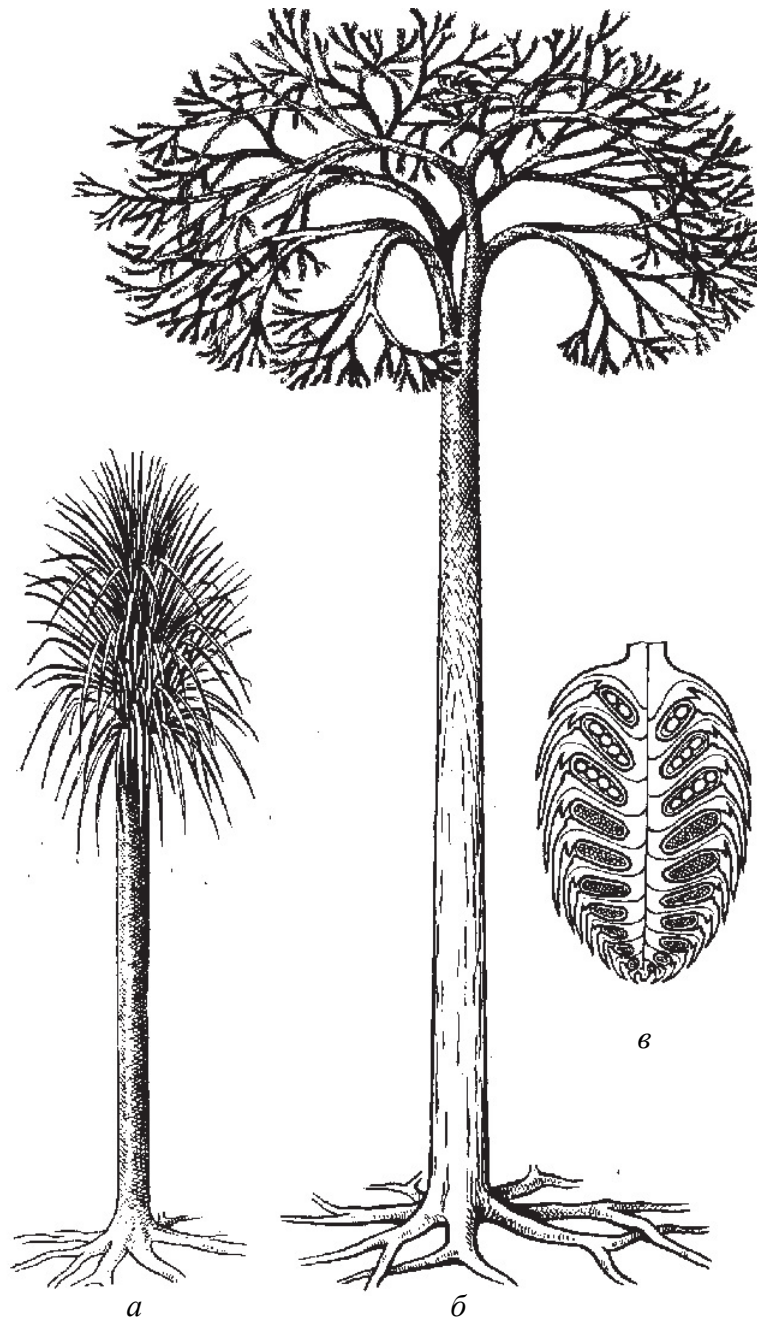


Рис. 20. Лепидодендрон: *а* – молодое растение; *б* – взрослое растение; *в* – стробил

*Genus (pod) Lepidostrobus (Лепидостробус)*. Сборный таксон, объединяющий представителей с равноспоровыми стробилами и стробилами

с неизвестным строением спор. Встречался в первой половине каменноугольного периода на территориях Донбасса, Урала, Западной Европы, Малой Азии, Северной Америки. Родовое название означает «чешуйчатая шишка».

*Genus (pod) Lepidophloios (Лепидофлойос)*. Встречался в первой половине каменноугольного периода в Евразии. Около 10 видов. Род, близкий к Лепидодендрону, но отличающийся характером листовых подушек: имеют поперечную вытянутость и листовой рубец в нижней части. Родовое название означает «чешуйчатая кора».

*Genus (pod) Flemingites (Флемингитес)*. Сборный таксон, объединяющий представителей, внешне похожих на Лепидостробус, но с разноспоровыми стробилами, то есть в одном стробиле развивались и микроспорангии, и мегаспорангии.

*Genus (pod) Lycospora (Ликоспора)*. Сборный таксон, который объединяет представителей, описываемых по характерным микроспорам: округло-треугольным, трехлучевым, похожим на споры плауна. Средний карбон США и Европы. Родовое название по характерному виду спор образовано от слов «плаун» и «спора». Отдельные мегаспоры описывались под названием *Lagenicula*.

*Genus (pod) Caudatocarpus (Каудатокорпус)*. Таксон, возможно, близкородственный Лепидокарпону и известный по изолированным мегаспорангиям. Встречался в то же время, но отличался недоразвитием интегументоподобного покрывала вокруг мегаспорангия. Родовое название по характерному виду мегаспор образовано от слов «хвост» и «тело».

*Genus (pod) Stigmara (Стигмария)*. Встречалась в каменноугольном и пермском периодах палеозойской эры в Европе и Северной Америке. Искусственный таксон, объединяющий фрагменты растений – крупные ризофоры или стигмарины. Ветвление дихотомическое. На более или менее тонких ответвлениях располагались корневидные аппендиксы диаметром до 1 см. На поперечном срезе заметна сердцевина, слабо выраженная протоксилема, метаксилема (иногда отсутствует), вторичная древесина.

### ***Familia (семейство) Sigillariaceae***

Очевидно, представляют звено деградирующей линии полушниковых. Древовидные плауны высотой до 20 м (редко до 30 м) с почти не ветвящимися стволами. «Листовые» рубцы располагаются не на «листных» подушках, а непосредственно на коре. Стробилы однополые, на длинных ножках, располагались на стволах ниже облиственной части. Ризофоры стигмариновидные. Кроме типового в семействе известны роды: *Mazocarpon*, *Crassispora*, *Stigmariopsis*, *Sigillariostrobus* и др.

*Genus (род) Sigillaria (Печатница)* (рис. 21, *a*). Встречалась в каменноугольном и пермском периодах в Северной Америке и Европе. Известно около 80 видов. Крупные стволы на верхушке один-два раза ветвились дихотомически. Поверхность коры продольно-ребристая.

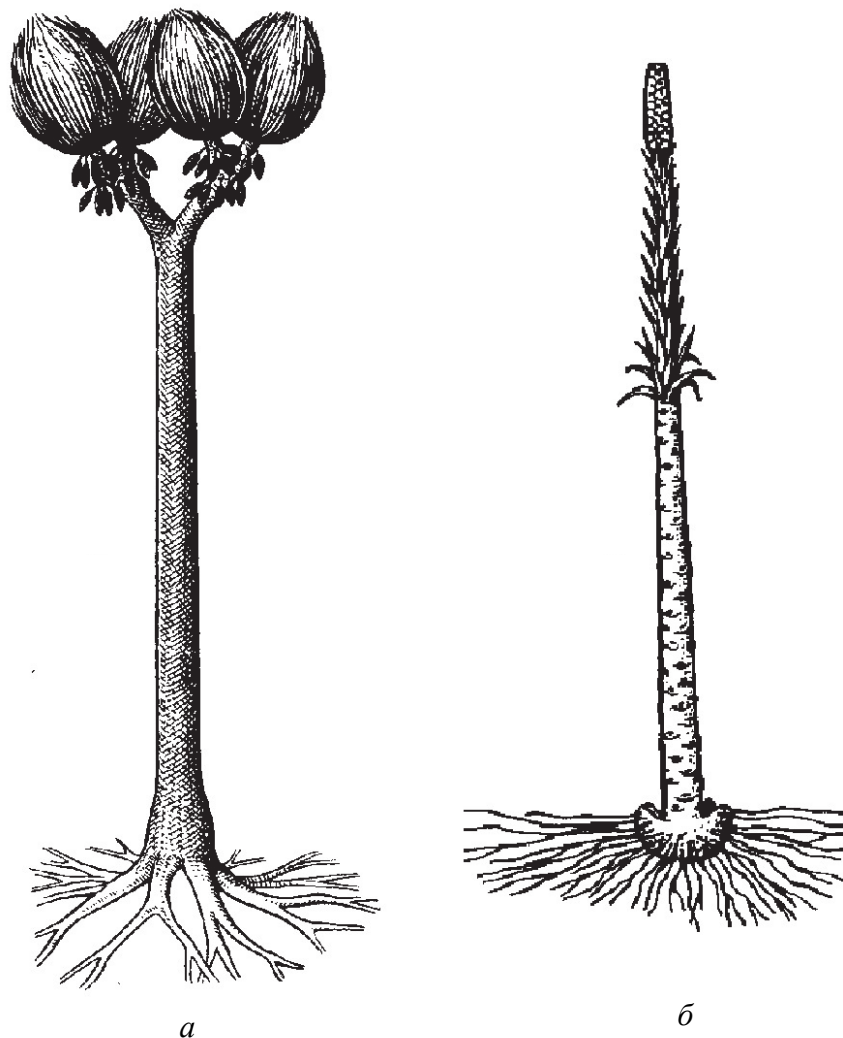


Рис. 21. Общий вид плаунов: *a* – *Sigillaria*; *б* – *Pleuromeia*

### ***Familia (семейство) Chaloneriaceae***

Продолжают линию деградации полушниковых. Встречались в среднем и верхнем карбоне Западной Европы и Северной Америке. По вегетативным органам сходны с лепидокарповыми, но растения более мелкие. Синтеломы протостелические, в средней части с сердцевинной. Есть вторичная древесина. Вегетативные и фертильные макрофиллы однотипные. Спорангии в стробилах или фертильных зонах. Ризофоры клубневидные. В семействе несколько вымерших родов: *Chaloneria* (Чалонерия) – спорангии расположены на спорофилле всем основанием (рис. 22, *б*); *Spencerites* (Спенсеритес) – спорангии на дистально смещенной ножке

(рис. 22, *в*); Sporangiostrobus (Спорангиостробус) – спорангии в стробилах или фертильных зонах (рис. 22, *а*) и др.

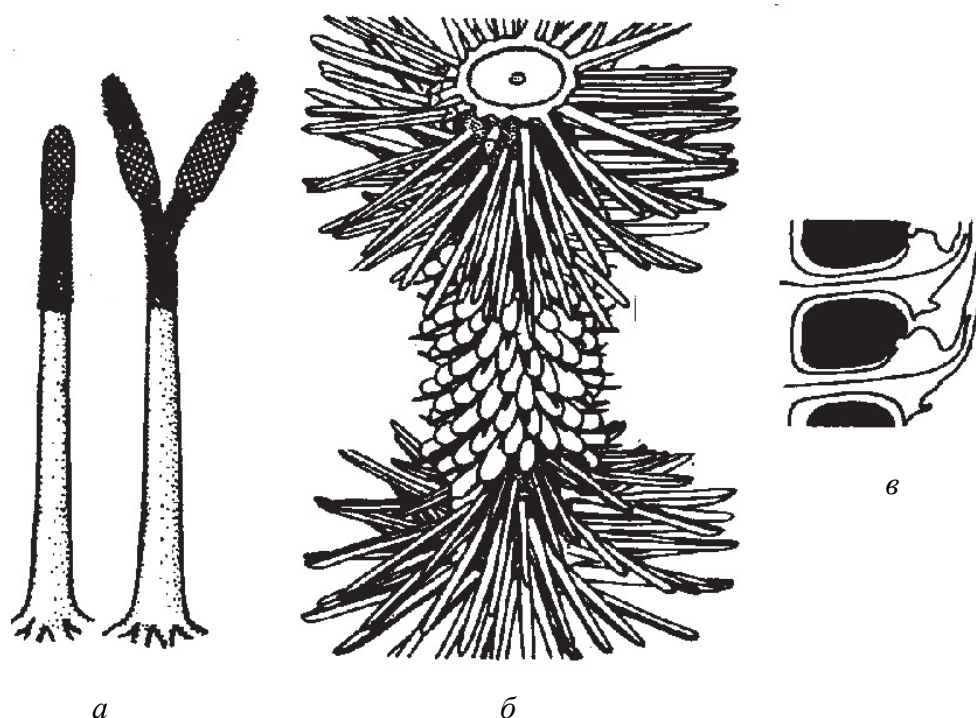


Рис. 22. Чалонериевые плауны: *а* – общий вид растений Sporangiostrobus; *б* – фертильный участок ветви Chaloneria; *в* – схема строения стробила Spencerites на продольном разрезе (спорангии зачернены)

### ***Familia (семейство) Pleuromeiaceae***

Происходят, вероятно, от Чалонериевых и продолжают линию деградации полушниковых. Растения высотой 1–2 м, до 10 см в диаметре. Встречались в Европе, Средней Азии, Сибири, Южном Приморье в пермском и триасовом периодах. Ствол неветвящийся. Ризофор клубневидный, лопастной, покрытый аппендиксами. Стела округлая. Макрофиллы мясистые, узкотреугольные. Спорофиллы отличаются от трофофиллов. Спорангии в стробилах. Вторичная ксилема отсутствует. В семействе несколько родов: Pleuromeia (Плевромейя) (рис. 21, *б*), Tomiostrobus (Томиостробус), Chinlea (Хинлея) и др., отличающихся размерами и строением ствола, формой макрофиллов, типом спор.

### **Ordo (порядок) Isoetales**

Заключительное звено эволюционной линии полушниковых по пути деградации. В своем происхождении, вероятно, связаны с Плевромейевыми. Небольшие растения, иногда с полностью редуцированным стволом.

Ризофор клубневидный. Мегаспоры многочисленные, обычно в числе 50–100. Сперматозоиды многожгутиковые. Гаметофит существует за счет запаса питательных веществ мегаспоры и не становится фотосинтезирующим. Известны с пермского периода. Некоторые представители как реликты сохранились до настоящего времени.

***Familia (семейство) Isoetaceae***

Водные или земноводные растения с 2–3-лопастным, клубневидным ризофором, микро- и макроспорангии сидячие, прикрыты индузием. В семействе 2 современных рода и 77 видов, распространенных в водоемах земного шара.

*Genus (род) Nathorstiana (Натхорстиана)*. Встречалась в начале мелового периода. Имела небольшой ствол около 12 см высотой, с пучком макрофиллов наверху. Верхние макрофиллы несли спорангии.

*Genus (род) Stylites (Стилитес)*. Современный. Открыт в 1956 г. в Центрально-перуанских Андах на высоте 4 750 м над уровнем моря на берегу ледникового озера. Внешне напоминает Натхорстиану (развит ствол), но по анатомии ближе к полушникам. Известно два вида. *Stylites andicola* (Стилитес андийский) имеет вильчато-ветвистый ствол до 7 см, покрытый темной корой и остатками отмерших «листьев». Макрофиллы 5–5,5 см длиной и 0,5–0,8 см шириной, в основании черепитчато налегают друг на друга.

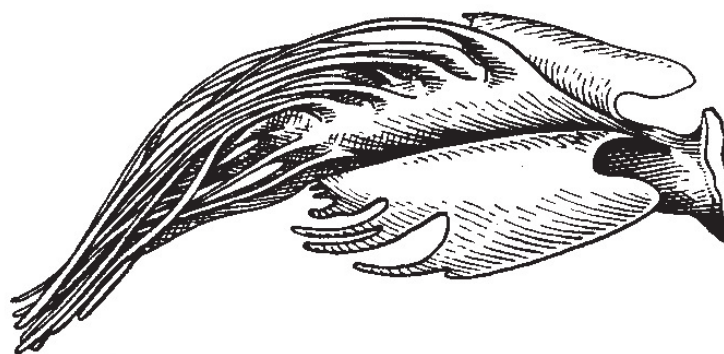


Рис. 23. Мегаспорофилл *Miadesmia*

*Genus (род) Isoetes (Полушник)*. Современный. Известно 75 видов, распространенных в умеренной и тропической зонах. Стерильные макрофиллы имеют шиловидную форму и располагаются в центре пучка; спорофиллы расположены по периферии. Некоторые виды внешне похожи на лук батун. В Сибири очень редко встречаются два вида. *Isoetes lacustris* (Полушник озерный) (рис. 24) имеет прямые макрофиллы 1,5–2 мм шириной и 6–20 см длиной. Мегаспоры складчато-морщинистые. Известен с Алтая и из Иркутской области. Внесен в Красную книгу России (1988).

Другой вид – *Isoetes setacea* (Полушник колючеспоровый) (рис. 18) имеет более мелкие дуговидно изогнутые макрофиллы 0,1–1,5 мм шириной и 3–10 см длиной, а также шиповатые мегаспоры. Встречается в озерах и реках Западной и Восточной Сибири.

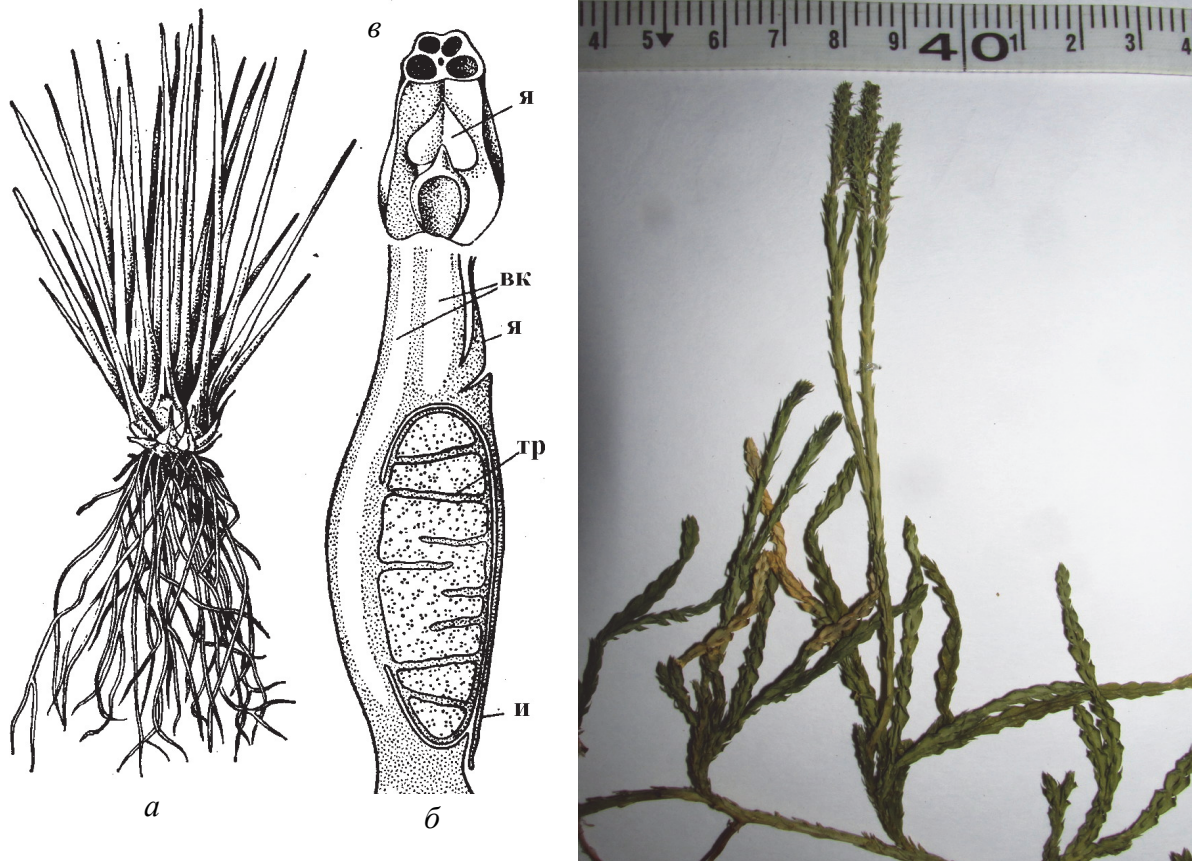


Рис. 24. Полушник озерный (слева): *а* – общий вид растения; *б* – нижняя часть спорофилла (продольный срез); *в* – нижняя часть спорофилла (общий вид).  
 Обозначения: и – индустий, вк – воздушные камеры, я – язычок, тр – трабекулы;  
*Diphasiastrum alpinum* var. *ergakensis* (справа)

### Сателлитные таксоны класса ISOETOPSIDA

Во время расцвета класса в каменноугольном периоде в Сибири были распространены очень необычные представители. Их отнесение к тому или иному порядку проблематично по причине отсутствия данных о генеративных структурах.

*Genus (pod) Tomiodendron (Томиодендрон)*. Известно около 6 видов, которые были распространены на юге Сибири, в Монголии и Казахстане в конце девона – начале карбона. Небольшие (до нескольких метров в высоту и до 30 см в диаметре) древовидные неветвящиеся плауны. «Листовые» подушки удлинённо-ромбические. Макрофилл прикреплялся в верхней

части «листовой» подушки, а в его пазухе была лигульная ямка. Протостеллические формы.

*Genus (pod) Angarodendron (Ангародендрон)*. Более мелкие плауны. Стволы диаметром до 10 см. Были распространены севернее предыдущего таксона: от Южной Сибири до Тунгусского бассейна в первой половине каменноугольного периода. «Листовые» подушки поперечно-ромбические или линзовидные. Спорангии вытянутой формы, мегаспоры крупные (до 9 мм в диаметре).

## CLASSIS (класс) SELAGINELLOPSIDA

Разноспоровые лигульные травянистые плауны, напоминающие внешним обликом мхи. Вторичный рост отсутствует. Проводящий цилиндр в виде сплюснутой протостелы подвешен на трабекулярных нитях в полости. Ксилема экзархная. Микрофиллы не более 5 мм длиной, диморфные или мономорфные. Трофофиллы и спорофиллы морфологически сходны или неотличимы. Мегаспоры в числе 1–4. Женский гаметофит становится фотосинтезирующим. Сперматозоиды двужгутиковые. Ризофоры корневидные.

### Ordo (порядок) Selaginellales

#### *Familia (семейство) Miadesmiaceae*

*Miadesmia tembranacea (Миадесмия перепончатая)* (рис. 23). Встречалась в нижнем карбоне Англии. Травянистое растение, напоминающее внешне селягинеллу. Мегаспорофиллы были собраны в рыхлые колоски, в их пазухах развивалось по мегаспорангию с одной развитой мегаспорой. Спорофиллы имели лопастные выросты и почти полностью закрывали мегаспорангий, образуя подобие интегумента и микропиле.

#### *Familia (семейство) Selaginellaceae*

Стелющиеся или выющиеся растения с пазушными спорангиями в рыхлых стробилах. Все современные представители (около 800 видов) относятся к одному роду и распространены по всему земному шару.

*Genus (pod) Selaginellites (Селягинеллитес)* (рис. 25). Вымерший. Известно около 20 видов рода. Встречались в течение каменноугольного периода вплоть до верхнего мела на территориях Западной Европы, Южной Сибири, Северной Америки, Гренландии. Внешне похож на современные селягинеллы.

*Genus (pod) Selaginella (Селягинелла)* (рис. 27). Современный. Микрофиллы с одной жилкой, цельнокрайние или слабозубчатые. Большая часть видов распространена в дождевых тропических лесах. Произрастают

в напочвенном покрове вместе с мхами. У большинства видов синтеломы сплюснутые (дорсивентральные) за счет характерного расположения микрофиллов в сочетании с гетерофиллией (неодинаковость «листьев»). При этом более мелкие филлоиды двумя рядами покрывают верхнюю (спинную) часть оси, два других ряда состоят из более крупных, оттопыренных «листьев» (рис. 26). В Сибири как очень редкие встречаются несколько видов. *Selaginella borealis* (Селягинелла северная) встречается только на юге региона: Туве, Красноярском крае, Прибайкалье. Растение имеет небольшие размеры (3–7 см в высоту) и образует рыхлые дерновинки. Растет на тенистых скалах. *Selaginella sanguinolenta* (Селягинелла кровяно-красная) имеет необычную для плаунов экологию: она встречается в довольно сухих местообитаниях: на скалах, каменистых склонах, в петрофитных степях. Распространены главным образом на юге Красноярского края и в Прибайкалье. *Selaginella selaginoides* (Селягинелла плауновидная) предпочитает, наоборот, переувлажненные местообитания. Этот вид дальше других проникает на север и встречается за Полярным кругом. Очень редка Селягинелла саянская (*Selaginella sajanensis*) (рис. 27), известная с 2005 г. по образцам из Саяно-Шушенского заповедника. Все известные местонахождения приурочены к долине р. Енисея. Родственный вид – *S. rossii* – встречается на юге Дальнего Востока.



Рис. 25. Генеративная ветвь *Selaginellites*



Рис. 26. Уплощенное ветвление тропической селягинеллы (*S. willdenowii*) из Таиланда (фото М. Скотниковой)

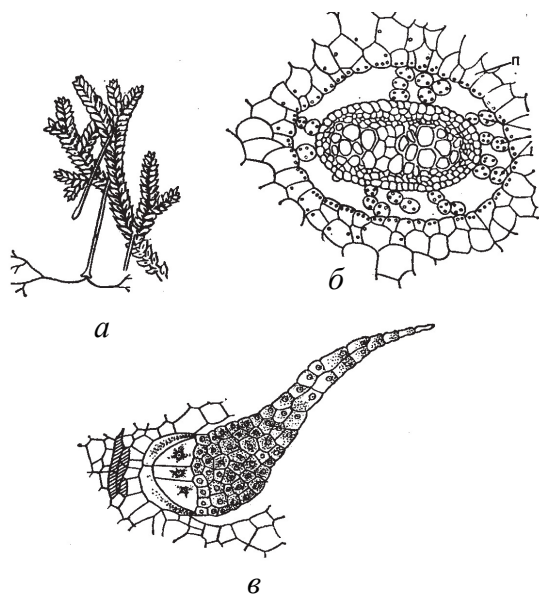


Рис. 27. Селягинелла. Слева: *a* – веточка с ризофором и корнями; *б* – поперечный разрез синтелома (проводящий пучок); *в* – язычок (продольный разрез); справа: вегетативные ростки *Selaginella sajanensis* в расщелине тенистой скалы по берегу Майнского водохранилища ниже пос. Черёмушки

## DIVISIO (отдел) EQUISETOPHYTA

Представители отдела появились в конце девонского периода палеозойской эры – около 360 млн лет назад. Их предками, вероятно, явились кладоксилеевые папоротники. Максимального видового разнообразия достигли в каменноугольном и пермском периодах палеозоя. В течение мезозоя и кайнозоя количество видов хвощей неуклонно падает. В настоящее время отдел представлен двумя очень близкими родами и 29 видами. По соматическому уровню организации это синтеломные растения. У видов обычно хорошо представлены и ортотропные, и плагиотропные оси. Характерным признаком является метамерное, или членистое, строение осевых органов. Имеются вставочные меристемы, которые обуславливают более быстрое развитие спорофитов. Фотосинтезирующие структуры – микротеломы – результат уплощения концевых частей синтеломов (теломов) предкового типа хвощей. Позднее микротеломы, располагаясь в узлах, стали иметь защитное значение, прикрывая меристемы. Функция фотосинтеза у современных хвощей перешла к осевым органам. Спорангии собраны в особые образования – спорангиофоры. Проводящая система от актиностелы до артростелы. Равноспоровые и разнospоровые.

## CLASSIS (класс) BOWMANITIOPSIDA

Древнейший класс хвощей. Характеризуется трехлучевой актиностелой (редко 4- или 6-лучевой). Ксилема экзархная. Протоксилема может разрушаться, оставляя лауну. Иногда способны к вторичному утолщению. Трахеиды вторичной древесины лестничные и точечные. Возможно, есть сосуды. Синтеломы ребристые, ветвящиеся. Филлоиды овальные, клиновидные, линейные, цельные или рассеченные, собраны в мутовки в числе, обычно кратном трем. Устьица сосредоточены на нижней стороне. Равноспоровые. Многие представители имеют стробилы. Иногда спорангиофоры расположены в пазухах филлоидов.

### Ordo (порядок) Bowmanitales

#### *Familia (семейство) Bowmanitaceae*

Спорангиофоры в стробилах или в пазухах филлоидов.

*Genus (род) Bowmanites (Бовманитес)* (рис. 28). Представители рода встречались в карбоне в пределах Европы и Северной Америки. Характерны хорошо оформленные терминальные стробилы. Иногда спорангиофоры приурочены к пазухам обычных микротеломов-филлоидов. Брактеи подобны стерильным микротеломам-филлоидам или отличаются от них. Для

западноевропейского *B. fertilis* характерно наличие многочисленных, сросшихся пучками спорангиофоров, собранных в мутовки. Спорангии прирастают попарно к небольшому щитку. У *B. dawsonii* (Западная Европа) спорангиофоры состоят из двух частей: нижней – стерильной, образующей чашу, и верхней – фертильной, состоящей из разветвленных осей, несущих терминальные, одиночные спорангии. У *B. aquensis* из Северной Америки спорангии одиночные, на ножке в пазухах шиловидных брактеев. Собраны в мутовки по шесть.

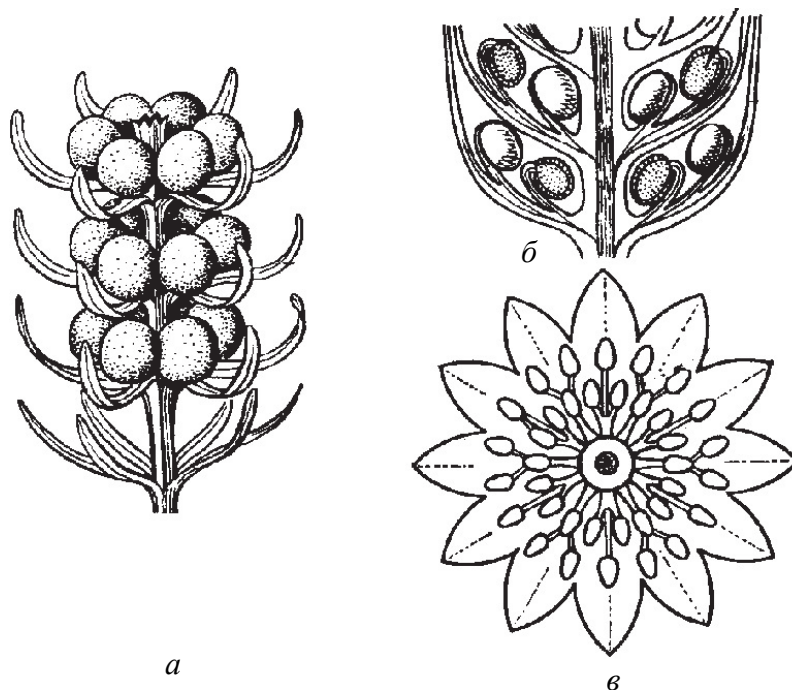


Рис. 28. Бовманитовые: *Bowmanites aquensis* (*a* – часть генеративной ветви); *Bowmanites dawsonii* (*б* – продольный разрез стробила; *в* – поперечный разрез стробила в области междоузлия)

*Mesidiophyton paulus*. Встречался в среднем карбоне в США. Микротеломы-филлоиды цельные, длиннотреугольные, до 3 мм длиной.

*Sphenophyllum cuneifolium* (*Сфенофиллум клинолистный*) (рис. 29). Встречался в карбоне в Северной Америке, Западной Европе, на Кавказе, в Китае. Некрупное лазящее растение с длинными, моноподиально разветвленными синтеломами. Первичная проводящая система в виде трехлучевой актиностелы. Ксилема экзархная. Вторичная проводящая система – эустела. Развита перидерма. Микротеломы-филлоиды по 6–12 в мутовке, треугольной формы с клиновидным основанием, наверху закругленные, усеченные или выемчатые, симметричные.

*Trizygia speciosa* (*Тризигия заметная*) (рис. 42, *a*). Вид встречался в перми в Индии. Аналогичен предыдущему, но микротеломы-филлоиды

асимметричной формы. За счет этого мутовка микротеломов-филлоидов по форме напоминает бабочку.

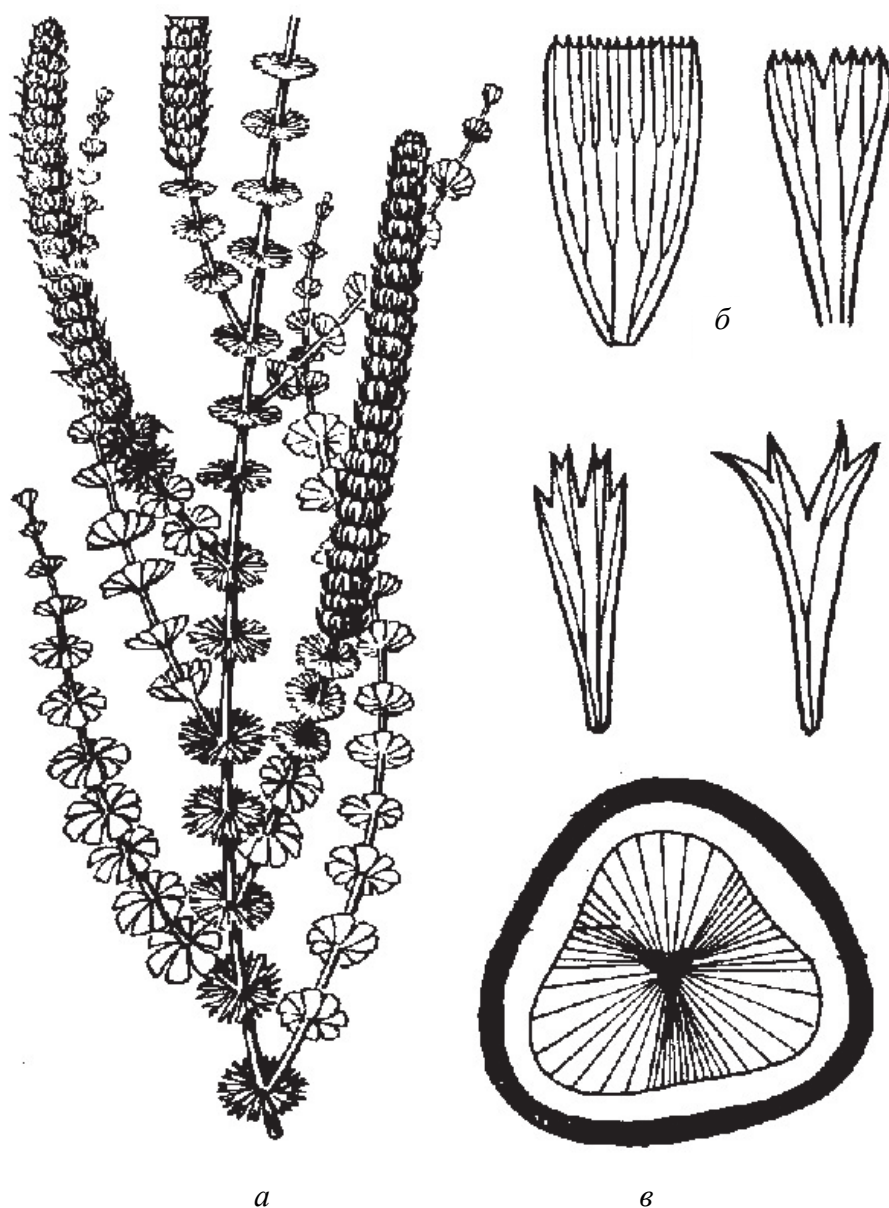


Рис. 29. *Sphenophyllum cuneifolium*: *a* – генеративная ветвь; *б* – микротеломы-филлоиды; *в* – схема поперечного сечения синтелома в области междоузлия

*Peltastrobus reedae* (Пельтастробус Риды) (рис. 30, *б*, *в*). Встречался в карбоне США. В узле расположены, чередуясь, три стерильные и три фертильные брактей. В пазухе фертильной брактей располагаются по пять спорангиофоров. Под щитком спорангиофора два ряда спорангиев. В роде известен один разноспоровый вид.

**Familia (семейство) *Lilporiaceae***

Стробилы расположены в одной мутовке, чередуясь с вегетативными филлоидами. Стробилы компактные, состоят из сближенных спорангиофоров.

*Lilporia raciborskii* (Лильнопия Рациборского) (рис. 30, а). Встречалась в нижней перми Западной Европы (Польша). Растение с тонкими, трехгранными осевыми органами. Стробилы шишковидные, состоят из короткой оси с плотно расположенными на ней спорангиофорами, имеющими висячие спорангии.

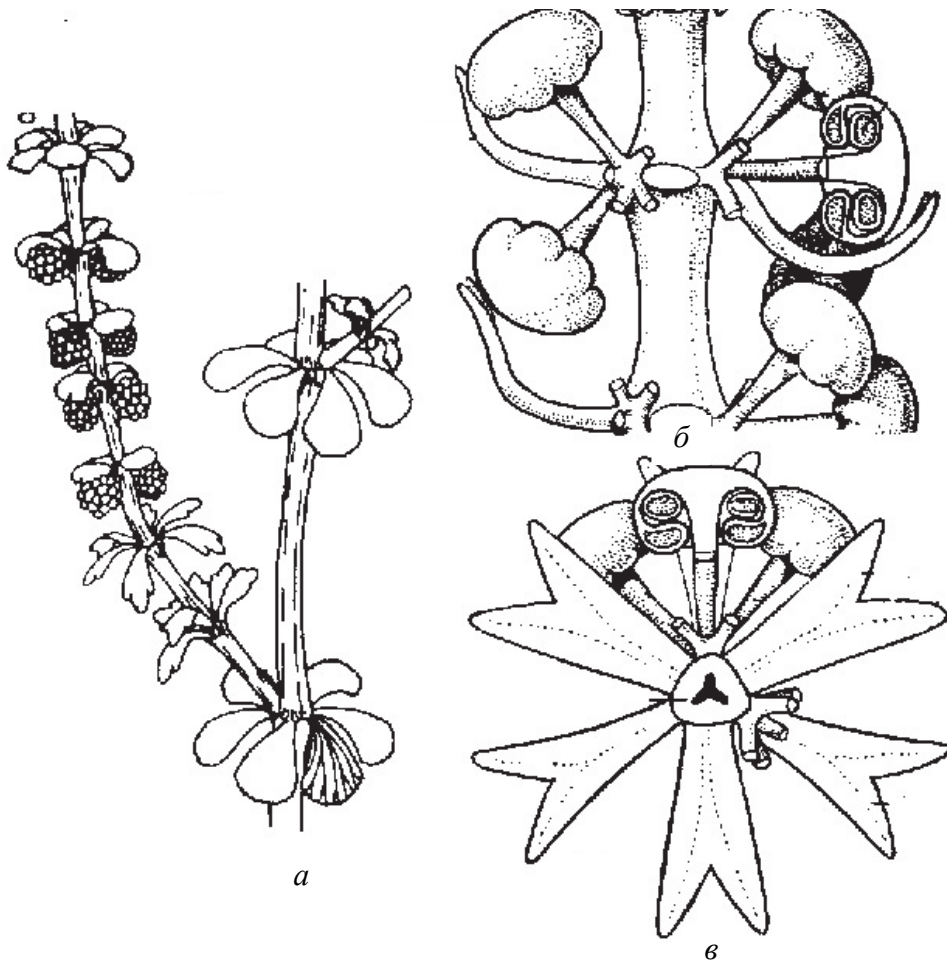


Рис. 30. Бовманитовые: *Lilporia raciborskii* (а – генеративная ветвь); *Peltastrobus geedae* (б – участок стробила, вид сбоку; в – при поперечном срезе через междоузлие. Часть брактей и спорангиофоров удалены)

**CLASSIS (класс) EQUISETOPSIDA**

Потомки бовманитовых. Появились в начале каменноугольного периода. В ортотропных синтеломах характерно образование сердцевинной полости. Проводящие пучки расположены концентрически вокруг сердце-

вины. На месте протоксилемы образуется каринальный канал. Древние представители способны к вторичному утолщению. В более поздних группах эта особенность была утрачена.

### **Ordo (порядок) Calamostachyales**

Более древний порядок класса. Это вымершие растения разной величины: от травянистых до лиан и древовидных форм. Последние имели интенсивное ветвление и мощную вторичную древесину. Поверхность осевых органов гладкая или ребристая. Выражена сердцевина, которая у крупных растений замещена полостью. В узлах имеются перегородки – диафрагмы. Нижние узлы осей несли мутовки придаточных корней. Стробилы состоят из чередующихся мутовок брактеев и спорангиофоров. Их проводящие пучки выходят из главной оси независимо. В порядок включаются два семейства.

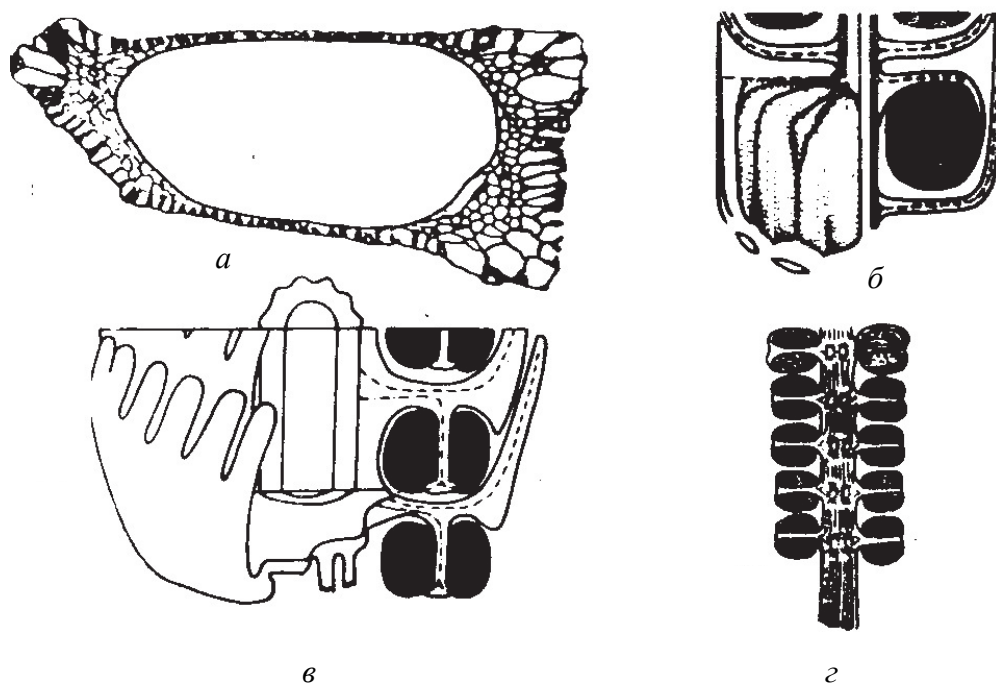


Рис. 31. Каламостахиевые: *a* – мегаспора в мегаспорангии у *Calamocarpon*; *б* – часть стробила *Mazostachys*; *в* – часть стробила *Pendulostachys*; *г* – стробил *Pothocites*

### **Familia (семейство) Asterocalamitaceae**

Крупные древовидные растения, более или менее неправильно ветвистые. Оси в узлах не утолщенные. Проводящие пучки в узлах не чередующиеся. Микротеломы-филлоиды тонкие и очень длинные, с линейной пластинкой, многократно вильчато разветвленной. Спорангиофоры крупные, в сближенных мутовках, образующие фертильные зоны. По-видимому,

представители семейства явились предками для всех остальных таксонов класса. Встречались в карбоне Европы. Известно несколько родов. По сердцевинным отливам и вегетативным органам описываются виды *Archaeocalamites* (рис. 32); по генеративным частям – *Pothocites* (спороносные зоны разделены мутовками стерильных брактеей, ножка спорангиофора делилась сразу на четыре ветви, на которых сидели обращенные к оси спорангии); *Protocalamostachys* (характер фертильных зон не изучен; ножка спорангиофора ветвилась сначала в горизонтальной, а затем в вертикальной плоскости).

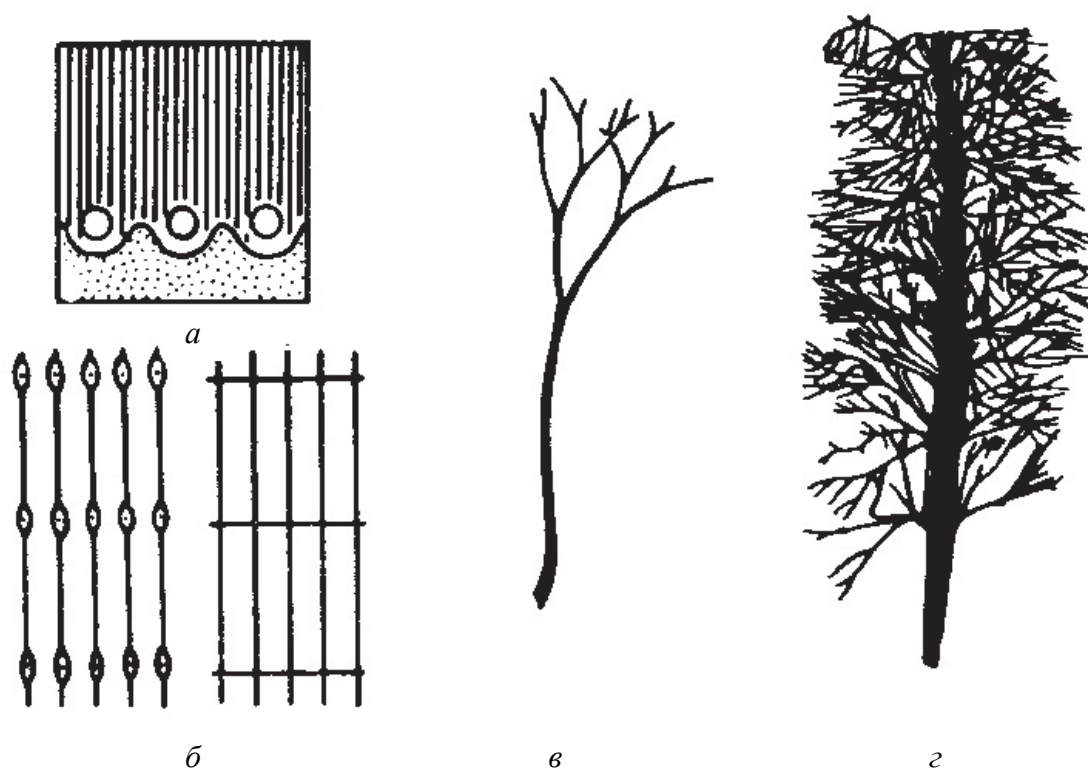


Рис. 32. *Archaeocalamites*: *a* – схема участка поперечного сечения оси; *б* – схемы прохождения проводящих пучков через узлы; *в* – микротелом-филлоид; *z* – вегетативная ветвь

### ***Familia (семейство) Calamostachyaceae***

*Genus (род) Calamostachys (Каламостахис)* (рис. 33, б). Виды рода встречались в карбоне и перми Северной Америки, Европы и Азии. Родовое название принято для ископаемых стробилов. Брактеи ланцетной и треугольной форм подобны вегетативным филлоидам, в онтогенезе появлялись раньше спорангиофоров, коленообразно изогнуты вверх, в горизонтальной части сросшиеся между собой. Спорангиофоры пельтатные, несут по четыре спорангии, в меньшем количестве, чем брактеей. Равноспоровые и разноспоровые. Известно около 15 видов.

*Genus (pod) Palaeostachya* (Палеостахия) (рис. 33, а). Около 6 представителей рода встречались в карбоне Северной Америки и Европы. Спорангиофоры в пазухах бракет. Перемещение спорангиофора в процессе эволюции отмечено коленообразным изгибом проводящего пучка.

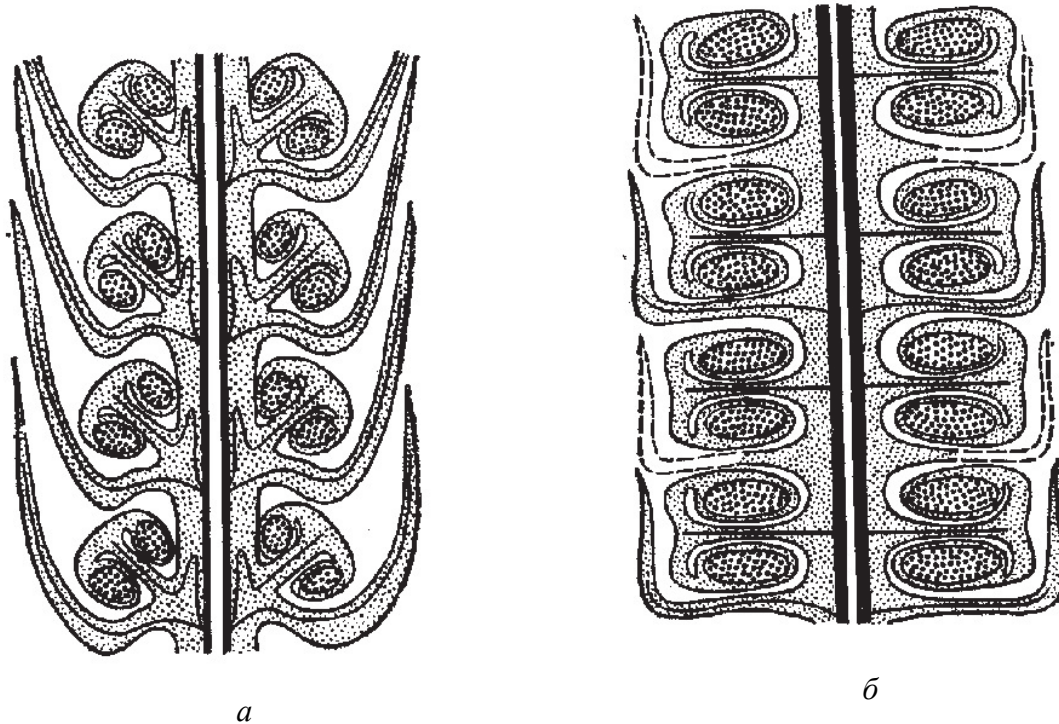


Рис. 33. Стробилы со спорангиофорами на продольном разрезе:  
а – *Palaeostachya*; б – *Calamostachys*

*Mazostachys pendulata* (Мазостахис повислый) (рис. 31, б). Встречался в карбоне Северной Америки. Спорангиофоры были прикреплены к верхней мутовке бракет и переместились так в результате приспособительной эволюции; спорангиофоры имеют по два спорангия, которые располагаются в нижней половине.

*Pendulostachys cingulariformis* (Пендулостахис цингуляриевый) (рис. 31, в). Встречался в карбоне Северной Америки. Спорангиофоры прикрепляются к нижней поверхности бракете, но сохраняют независимую проводящую систему.

*Calamocarpon insignis* (Каламокарпон замечательный) (рис. 31, а). Встречался в карбоне Северной Америки. Разноспоровый. В мегаспорангии одна мегаспора.

*Genus (pod) Calamites* (Каламитес) (рис. 34, а, в). Родовое название ископаемых представителей семейства принято для фрагментов, остатков сердцевинных слепков стволов. На этих слепках отпечаталась структура внутренней поверхности осей растений. Известно около 40 видов, которые

встречались в течение среднего карбона – нижней перми в Европе, Восточной Азии и на Кавказе. Это были крупные, древовидные, способные ко вторичному утолщению хвощи. Плагиотропный синтелом в виде мощного корневища был скрыт глубоко в субстрате. От него отходили вертикально вверх ортотропные оси – стволы, более или менее разветвленные. Ребра в смежных междуузлиях чередующиеся. У близкого представителя – *Mesocalamites* – пучки (и ребра) в смежных междуузлиях не всегда чередующиеся и одновременно представлены оба типа прохождения пучков через узел. Растения, у которых сохраняется анатомическая структура осей, относят к следующему таксону.

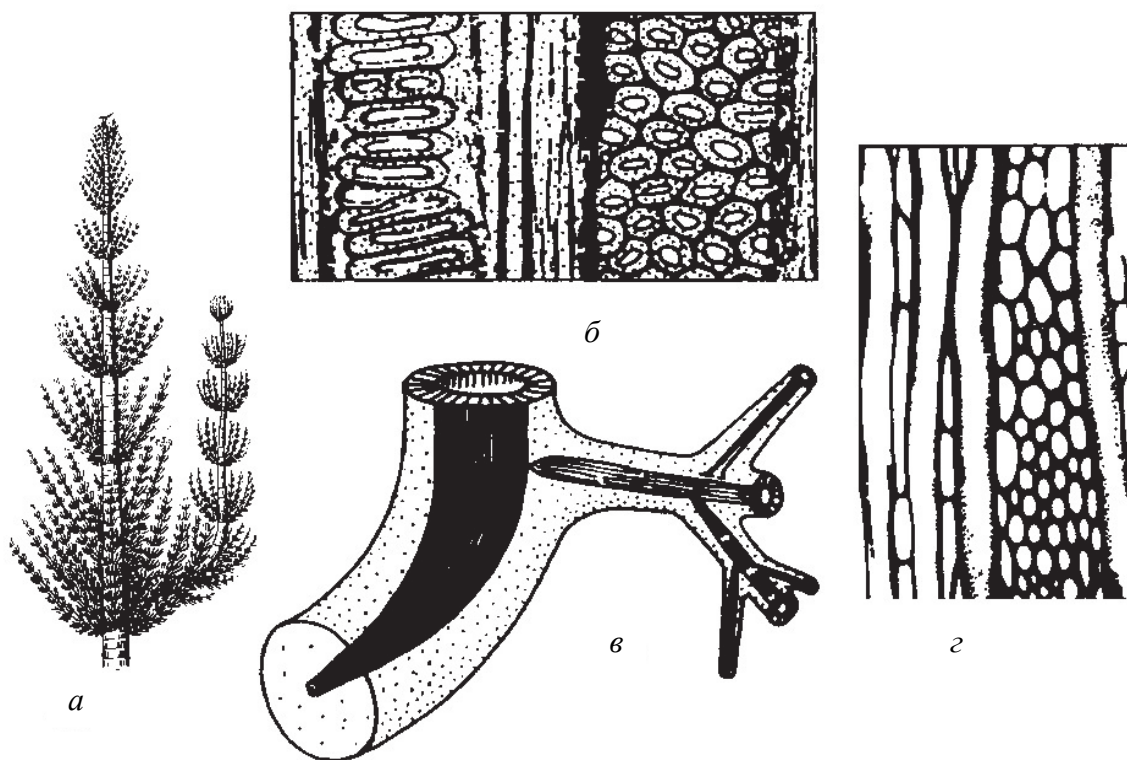


Рис. 34. Каламостахиевые: *a* – реконструкция облика *Calamites*; *б* – поры на стенках трахеид у *Arthropitys*; *в* – схема подземной части *Calamites*; *г* – тангентальный срез вторичной древесины с сердцевинными лучами у *Arthropitys*

*Genus (pod) Arthropitys (Arthropitys)* (рис. 34, *б*, *г*; 42, *б*). Виды рода встречались в каменноугольном периоде в Европе и Северной Америке. По внешнему виду аналогичны каламитам. Сюда отнесены представители с сохранившейся анатомической структурой. Первичные проводящие пучки эндархные и мезархные. Вторичная древесина более или менее массивная и сложена трахеидами, имеющими лестничную, сетчатую или точечную поровость. Вторичная древесина разделена на отдельные клинья межпучковыми сердцевинными лучами. Выражена перидерма. У близкого рода *Calamodendron* перидерма не представлена.

## Ordo (порядок) Equisetales

Потомки каламостахиевых. Появились в каменноугольном периоде. Травянистые растения. Спорангиофоры собраны в терминальные стробилы или образуют фертильные зоны, не сопровождаются стерильными брактелями.

### *Familia (семейство) Tschernoviaceae*

Спорангиофоры образуют фертильные зоны на междоузлиях осей разных порядков; пельтатные, содержащие 10–11 спорангиев, которые расширенным основанием плотно прижаты к щитку и закрывают всю его нижнюю поверхность.

*Phyllopitys heeri* (Филлопитис Хеера) (рис. 35, а). Принадлежит каменноугольно-пермскому роду. Встречался в Сибири. Фертильные зоны из спорангиофоров расположены на боковых ветвях. Родовое название состоит из слов «хвоя» + «ель» и указывает, очевидно, на характер вегетативных структур.

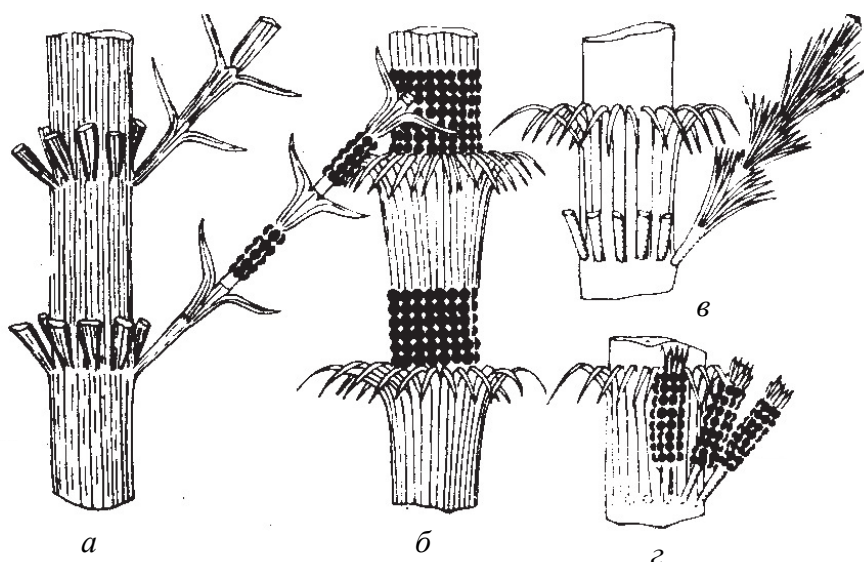


Рис. 35. Сибирские Черновиевые: а – *Phyllopitys heeri*; б, в – *Equisetinostachys gorelovae*; г – *Sendersonia matura*

*Equisetinostachys gorelovae* (Эквизетиностахис Гореловой) (рис. 35, б, в). Принадлежит каменноугольно-пермскому роду. Встречался в Сибири. Фертильные зоны из спорангиофоров расположены в основаниях междоузлий неветвящейся главной оси. Родовое название можно условно перевести как «хвощеколосьник».

*Sendersonia matura* (Сендерсония созревающая) (рис. 35, г). Принадлежит пермскому роду. Произрастала в Сибири. Фертильные зоны на боковых ветвях, которые редуцированы до единственного междоузлия, венчаемого пучком тонких микротеломов-филлоидов.

*Genus (род) Tschernovia (Черновия)*. Родовое название принято для изолированных спорангиофоров характерного строения. Встречалась в Сибири.

***Familia (семейство) Gondwanostachyaceae***

Для представителей семейства характерны чашевидные влагалища из сросшихся микротеломов-филлоидов. Внутри них располагаются сложно разветвленные спорангиофоры. Ножка спорангиофора дважды дихотомизирует. На конце каждого ответвления располагался щиток с четырьмя висячими спорангиями.

*Gondwanostachys australis (Гондваностахис австралийский)* (рис. 36, з). Встречался в верхней перми Австралии. Родовое название можно перевести как «гондваноколосник».

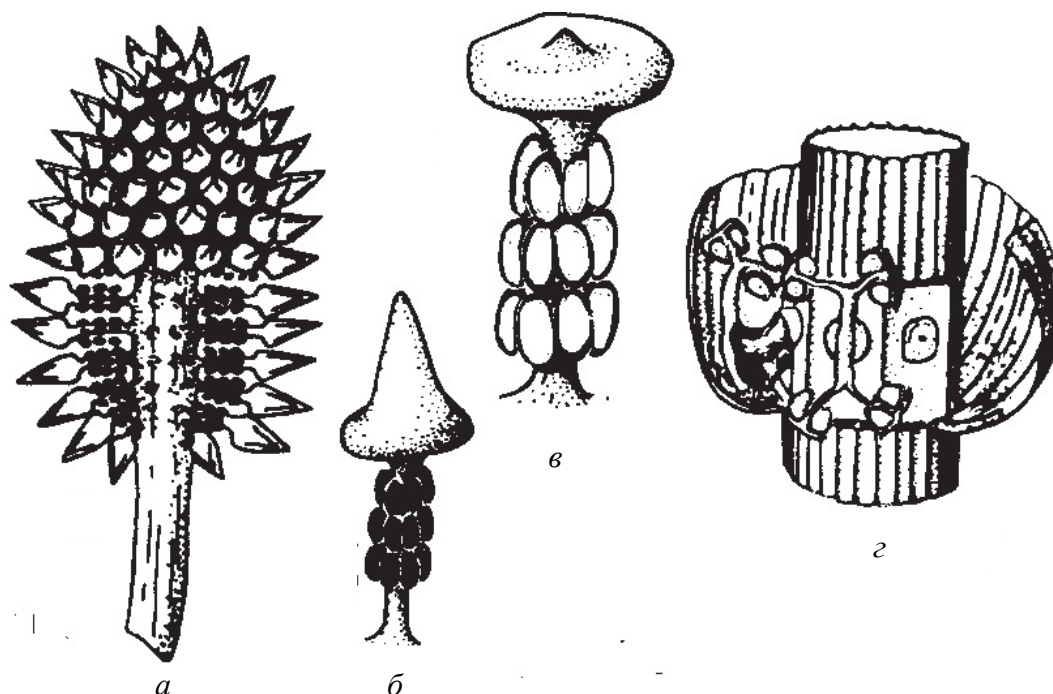


Рис. 36. Представители порядка Equisetales: *Echinostachys oblonga* (а – стробил; б – спорангиофор; в – спорангиофор другого вида – *E. cylindrica*); з – узел с микротеломным влагалищем и спорангиофорами у *Gondwanostachys*

***Familia (семейство) Echinostachyaceae***

Спорангиофоры в стробилах. Стробилы на длинных ножках и располагались в пазухах интенсивно ветвящихся осей. Щиток спорангиофора дисковидный или конический. Под щитком на ножке спорангиофора располагались спорангии в трех продольных рядах. Разноспоровые. Пермский род *Echynostachys* (рис. 36, а–в) встречался в перми Западной Европы. Родовое название состоит из слов «еж» + «колос» и указывает на ежевидный облик стробиллов благодаря особой форме спорангиофоров.

### *Familia (семейство) Equisetaceae*

Спорангиофоры в терминальных стробилах. Спорангии в числе 5–10 располагаются под щитком спорангиофора в один ряд. Равноспоровые. Ортотропные синтеломы, как правило, ветвистые в узлах. Микротеломы бесхлорофилльные, сросшиеся во влагилица. Многолетние растения с ползучими подземными плагиотропными синтеломами в виде «корневищ».

*Genus (род) Equisetites (Эквизетитес)* (рис. 37; 41, в). Встречался в конце пермского периода в Западной Европе. Род, достаточно похожий на современные хвощи, но недостаточно хорошо изученный. У некоторых видов рода в стробилах спорангиофоры чередуются со стерильными брактелями, что характерно для порядка Calamostachyales.

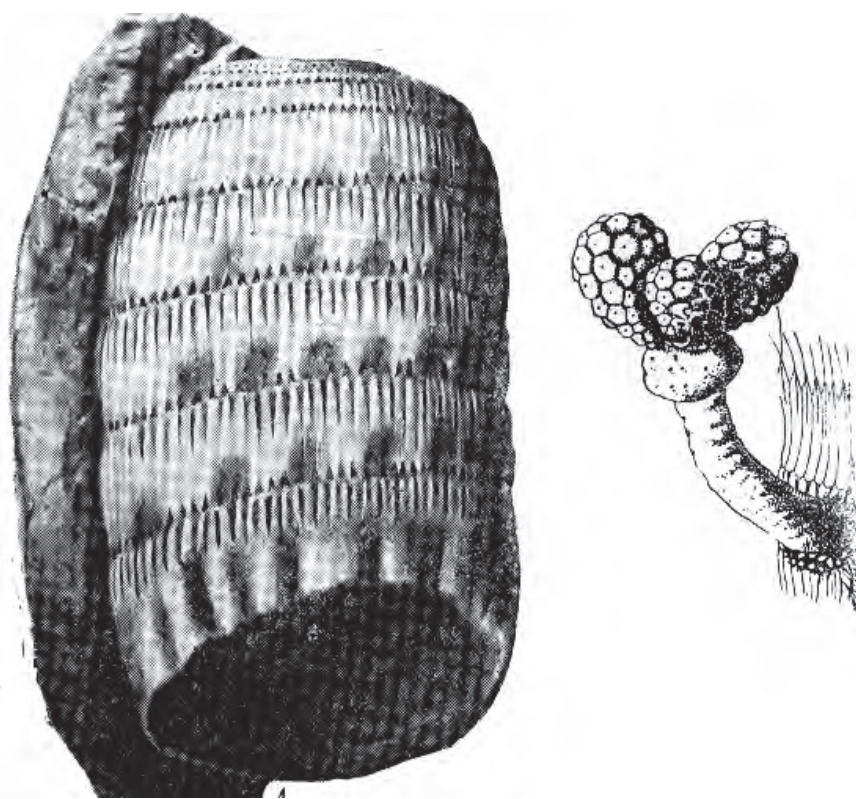


Рис. 37. Окаменелая часть верхушки синтелома и реконструированные стробилы *Equisetites arenaceus*

*Genus (род) Equisetostachys (Эквизетиностахис)*. Ископаемый род, установленный для изолированных стробил или фрагментов спороносных осей, близких по строению современным хвощам.

*Genus (род) Neocalamites (Неокаламитес)* (рис. 42, в). Ископаемый род (около пяти видов). Встречался в течение триасового и начала юрского периодов в Европе, Центральной и Восточной Азии, Южной Сибири. Генеративные органы как у современных хвощей. Микротеломы-филлоиды

более или менее свободные до основания, часто сросшиеся в отдельные группы, длинные, ланцетные.



Рис. 38. Средняя часть синтеломов хвоща зимующего – *Hippochaete hiemalis*

*Genus (pod) Equisetum (Хвощ)*. Современный род, включающий 29 видов. Подразделяется на два подрода, а иногда и рода. Для хвощей в узком смысле характерны следующие признаки: синтеломы однолетние, мягкие, незимующие; стробилы без остроконечия на верхушке. Наиболее распространенными видами в Сибири являются внешне похожие Хвощ полевой (*Equisetum arvense*) и Хвощ луговой (*Equisetum pratense*) (рис. 39). Встречаются по берегам рек, на лугах, залежах, в зарослях кустарников, как сорняки в посевах; Хвощ луговой обычен также в лесных сообществах.

В Красноярском крае встречаются от южных границ до Заполярья, а Хвощ луговой – даже до побережья северных морей бассейна Ледовитого океана. Другой распространенный вид – Хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum*). Внешне хорошо отличается от предыдущих видов не простыми, а многократно разветвленными веточками. В большей степени приурочен

к естественным местообитаниям. Часто встречается в лесах, на лугах, по окраинам болот.



Рис. 39. Молодые, весенние растения *Equisetum pratense* (Хвощ луговой) в смешанном лесу на склоне Николаевской сопки в окрестностях г. Красноярска

Еще два вида – Хвощ болотный (*Equisetum palustre*) и Хвощ топяной (*Equisetum fluviatile*) – встречаются в достаточно сырых и переувлажненных местообитаниях и также широко распространены по всей Сибири. Хвощ топяной может образовывать чистые заросли и произрастать непосредственно в воде. Это один из самых крупных сибирских хвощей. Его высота может достигать полутора метров.

*Genus (pod) Hippochaete (Gunnoxeme)*. Современный род. Иногда включается в состав рода *Equisetum* в ранге подрода. Характерные особенности: двулетние, зимующие, жесткие синтеломы; стробил заканчивается

стерильным остроконечием. У сибирских видов ортотропные синтеломы неветвящиеся. Такие виды, как *Hippochaete sciroides* (Гиппохете камышковая) и *Hippochaete variegata* (Гиппохете пестрая), являются довольно распространенными в Сибири, особенно в северных районах. Это небольшие растения до 25–30 см высотой. Оба вида встречаются по берегам рек, а первый вид – чаще в тенистых, влажных хвойных лесах. Более редкий вид, приуроченный к южным районам Сибири, – Гиппохете зимующая (*Hippochaete hiemalis*) (рис. 38). Растения встречаются по берегам рек, в пойменных лесах, кустарниках, лугах; в высоту достигают более одного метра.

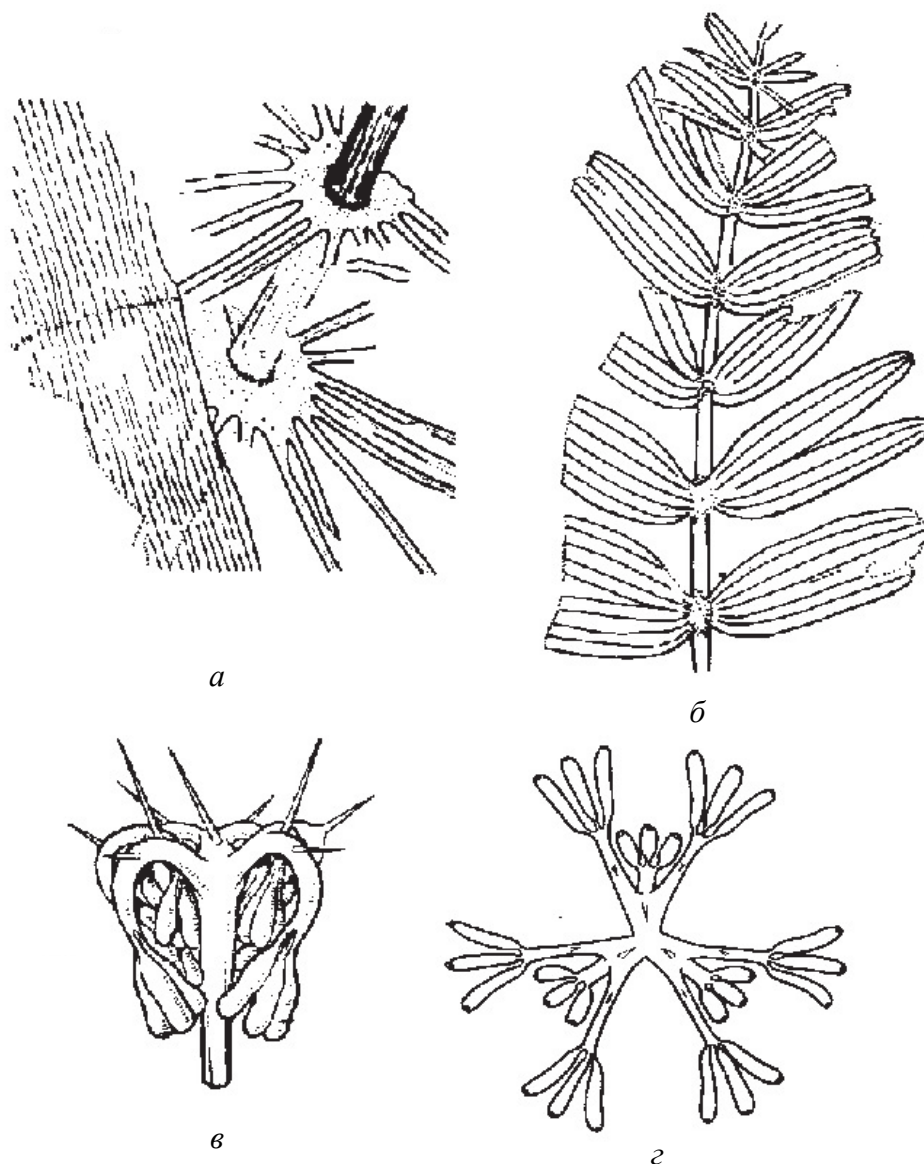


Рис. 40. Сателлитные представители отдела Equisetophyta: а – *Phyllothecha indica*; б – *Schizoneura manchuriensis*; в – спорангиофор *Eviostachya hoegii*; г – то же в расправленном состоянии

## Сателлитные таксоны отдела EQUISETOPHYTA

*Pseudobornia ursina* (Псевдоборния медвежья) (рис. 41, а). Описана с острова Медвежьего, где произрастала в верхах девона – низах карбона. Растение имело главную ось – синтелом членистого строения высотой до 20 м, а в диаметре до полуметра. Ветви трехметровые. Верхние ветви заканчивались стробилами размером в 30 см, состоящими из чередующихся мутовок брактеев и спорангиофоров. Спорангиофоры вильчатые, имеют до 30 спорангиев. Ветви последнего порядка располагаются в мутовках по четыре и дихотомируют до четырех раз. Сердцевинная полость в стволах и ветвях отсутствует, что приближает Псевдоборнию к бовманитовым хвощам. Однако специфика строения вегетативных органов указывает на таксономическую изолированность этого представителя. Таксономический ранг в настоящее время не определен из-за слабой изученности ископаемых остатков.

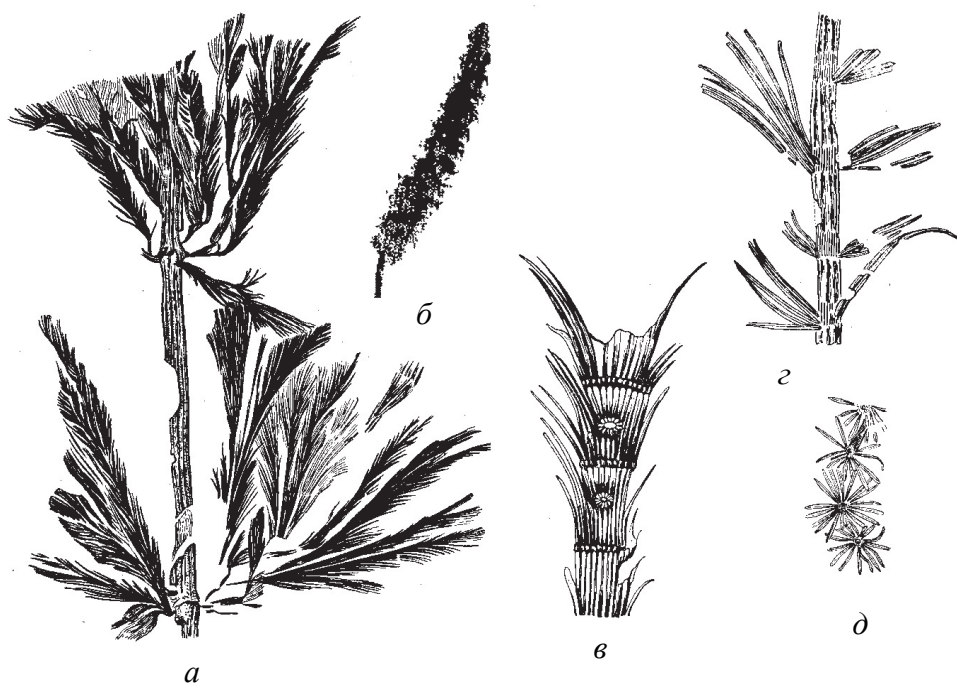


Рис. 41. Ископаемые эквизетофиты: *Pseudobornia ursina* (а – ветвь); *Eviostachya hoegii* (б – стробил); *Equisetites sibirica* (в – часть фертильного синтелома); *Phyllothesa czekanowskii* (г – часть синтелома); *Annularia radiata* (д – часть синтелома)

*Eviostachya hoegii* (Эвиостахия Хэга) (рис. 40, в, г). Один из самых древних представителей хвощей неопределенного таксономического ранга. Характерно своеобразие в строении генеративных и вегетативных органов. Протостела трехлучевая с парными протоксилемными полюсами близ концов лучей. Стробилы в мутовках. Спорангиофоры ветвящиеся. Спорангии

вытянутые, располагаются по три на концах веточек. По характеру анатомического строения осей и морфологии спорангиофоров Эвиостихия занимает промежуточное положение между древнейшими Бовманитовыми хвощами и еще более древними ибиковыми папоротниками (класс *Cladoxyllopsida*). Вполне вероятно, что Эвиостихия представляет собой связующее звено между двумя отделами высших растений и проливает свет на происхождение всех *Equisetophyta*.



Рис. 42. Ископаемые эквизетофиты: *Trizygia biarmicum* (*a* – стерильные синтеломы); *Arthropitys communis* (*б* – часть поперечного среза через древесину (первичную и вторичную) ортотропного синтелома); *Neocalamites aff. carrerei* (*в* – фертильный синтелом со стробилами)

*Genus (rod) Phylloteca (Филлотека)* (рис. 40, *a*; 41, *з*). Сборный род, охватывающий ископаемые остатки хвощей, имеющих микротеломы-филлоиды («листья»), сросшиеся на значительную длину в чашевидные или конические влагалища. Подобные вегетативные органы известны у представителей семейств Гондваностахиевых и Черновиевых в порядке *Equisetales*, по этой причине более детальные исследования разных видов

Филлотек позволят многие из них относить к разным родам одного либо другого семейства.

*Genus (род) Schizoneura (Шизонеура)* (рис. 40, б). Сборный ископаемый род, представители которого имеют строение вегетативных органов, похожее на филлотеки. Отличительной особенностью является то, что микротеломы-филлоиды («листья») срослись не все вместе, а только в несколько групп. Каждая группа («солистья») похожа на отдельный лист за счет полного, по всей длине, срастания элементов структуры. Изучение генеративных структур некоторых шизонеур позволило отнести их к другим ископаемым родам: *Echinostachys* (Гондвана) и *Manchurostachys* (Катазия).

## **DIVISIO (отдел) ANTHOCEROTOPHYTA**

Своеобразная группа растений. Как и у мхов, в жизненном цикле преобладает гаметофит. Однако растения данного отдела, в отличие от мхов, характеризуются очень специфическим строением и гаметофита, и спорофита. Рядом особенностей в строении полового поколения напоминают водоросли. Бесполое поколение по признакам – типичное Embryobionta. Вероятно, антоцеротовые мхи близки первым древним высшим растениям. В филогенетической системе высших растений занимают изолированное положение. Гаметофит не расчленен на «стебель» и «листья», состоит из стелющегося по субстрату пластинчатого розетковидного слоевища; последнее не дифференцировано на основную и ассимиляционную ткани, без выраженного эпидермиса, часто с «устыцами» на нижней поверхности, которые открываются в полости, заполненные сначала слизью, а затем шаровидными колониями синезеленых водорослей из рода *Nostoc*; каждая клетка содержит по одному пластинчатому хроматофору с пиреноидом (рис. 43). В коробочке кроме спор почти всегда развиваются стерильные, пустые образования – псевдоэлатеры, состоящие из одной или нескольких клеток, обычно коленчато-изогнутые, без спиральных утолщений стенок. Спорофит стручковидный, без ножки, с нитевидной колонкой, вскрывающийся двумя створками. Отдел включает один класс и один порядок.

## **CLASSIS (класс) ANTHOCEROTOPSIDA**

### **Ordo (порядок) Anthocerotales**

### **Familia (семейство) Anthocerotaceae**

Семейство с типичными признаками отдела. Наименее специализированные представители. Включает 4 рода.

*Genus (pod) Anthoceros (Антоцерос)* (рис. 43, а, з). Представители рода не имеют крупных слизевых полостей. Споры желтые. Растения двудомные и однодомные. Один из наиболее распространенных видов – *A. laevis* (Антоцерос гладкий). Встречается в Европе и Северной Африке. Произрастает на влажной кислой почве на полях, по краям канав, вымоин. Другой, также достаточно распространенный вид – *A. carolinianus* (А. каролинский). Встречается в аналогичных местообитаниях. Распространен в умеренной полосе и в горах тропической полосы.

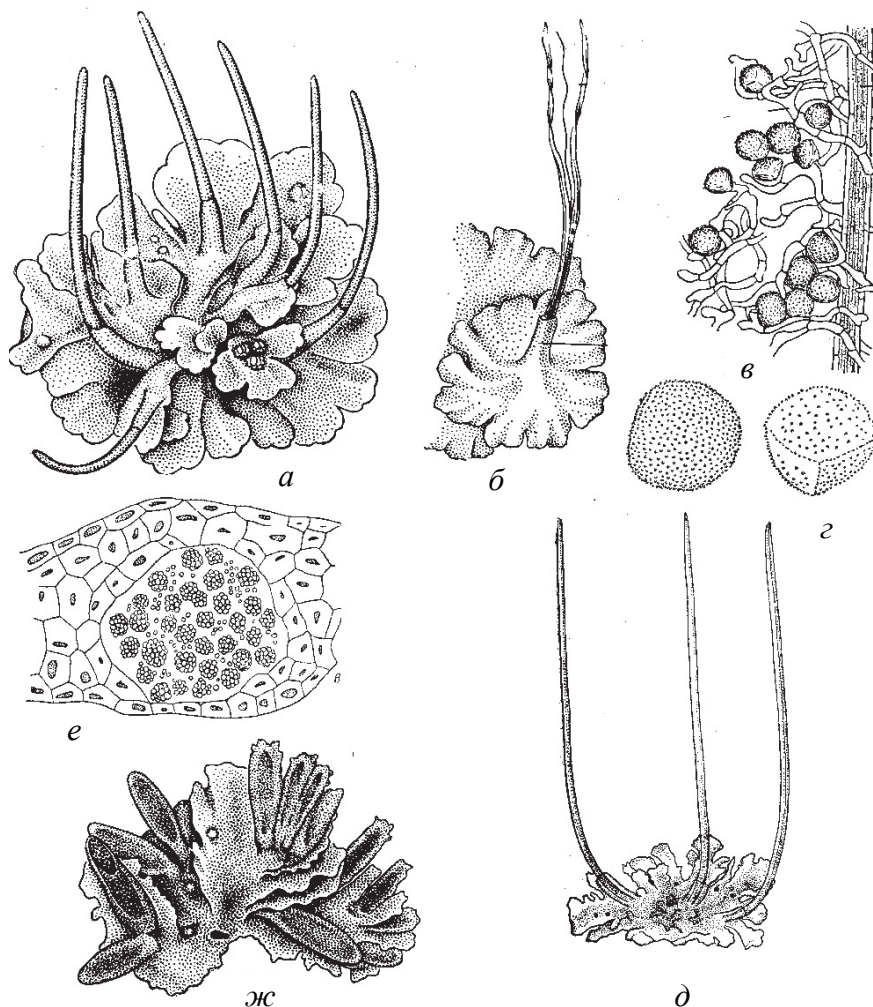


Рис. 43. Антоцеротовые. *Anthoceros laevis*: а – общий вид; б – растение со зрелыми, раскрытыми спорогонами; в – часть колонки со спорами и псевдоэлатерами; з – споры; *Aspiromitus cavernosus*: д – общий вид; е – разрез через участок слоевища с полостью; *Notothylas orbicularis*: ж – общий вид слоевища

*Genus (pod) Aspiromitus (Аспиромитус)* (рис. 43, д). Слоевище с крупными слизевыми полостями, заполненными синезелеными водорослями. Споры бурые или черные. В роде более 100 видов.

### ***Familia (семейство) Notothylaceae***

Представители семейства более специализированы. Спорофит имеет зачаточную ножку и ограниченный рост. Хлоропласты в наружных клетках спорогона отсутствуют. Включает единственный род *Notothylas* (Нототилас) (рис. 43, ж).

### **Группа отделов мохообразные**

Это растения, у которых в жизненном цикле преобладает половое поколение (гаметофит). Бесполое поколение – спорогон – имеет подчиненное значение. Уровень соматической организации – телом. Телом мхов представлен монотеломом. Спорофит мохообразных неветвистый; прикреплен к гаметофиту; его проводящая система редуцирована; настоящая ксилема и флоэма отсутствуют, вместо них развиваются лептоиды (аналог флоэмы) и гидроиды (аналог ксилемы). Спорангий (коробочка) более или менее шаровидный и имеет приспособления для вскрывания. Внутри спорангиев кроме спор могут развиваться стерильные образования – элатеры; центральная часть коробочки может быть представлена особым образованием – колонкой. Гаметофит представлен в виде слоевища или разделен на «стебель» – каулидий и «листья» – филлидии. По различным подсчетам на планете встречается от 22 до 27 тысяч видов мохообразных.

## **DIVISIO (отдел) MARCHANTIOPHYTA**

Гаметофит представителей класса имеет дорзовентральное (очень редко радиальное) строение, при этом может быть слоевищным или «листочкостебельным» образованием. В клетках гаметофита имеются особые выделения – масляные тельца. В коробочке спорофита кроме спор развиваются стерильные одноклеточные образования – элатеры (пружинки), способствующие рассеиванию спор. Колонка отсутствует. Спорофит без ножки или с тонкой, быстро увядающей ножкой, иногда развивается внутри гаметофита; вскрывается двумя-четырьмя створками или неправильными разрывами. Протонема почти не развита и представлена либо короткой нитью, либо пластинкой. Известно около 8,5 тысяч видов печеночников.

## **CLASSIS (класс) MARCHANTIOPSIDA**

Гаметофит в виде многослойного слоевища сложного строения: нижняя часть его образована бесцветными клетками, содержащими крахмал (основная, или запасающая, ткань), в верхней части расположена ас-

симиляциянная ткань, состоящая из богатых хлоропластами клеточных нитей или однослойных стенок с узкими промежутками или чаще широкими полостями (воздушными камерами) между ними; в последнем случае верхняя поверхность слоевища сетчатая, разделена нечеткими или резко выраженными темноватыми линиями на многоугольные участки с «устыщем» в центре; нижняя поверхность слоевища с брюшными чешуйками и ризоидами двух типов – гладкими и язычковыми; органы размножения расположены на особых зонтиковидных или головчатых подставках, реже непосредственно в верхней части слоевища.

### **Ordo (порядок) Marchantiales**

Ассимиляциянная ткань гаметофита состоит из воздушных камер, разделенных одноклеточными зелеными (с хлоропластами) стенками. Внутри, на дне воздушных камер, часто развиваются клеточные нити – ассимиляторы. Верхний эпидермис гаметофита с дифференцированными «устыщами». Архегонии расположены на особых подставках, возвышающихся над слоевищем. Спорогон со стопой и короткой ножкой. Элатеры развиты или отсутствуют.

### **Familia (семейство) Marchantiaceae**

Антеридии и архегонии на подставках с ножкой. «Устыща» на поперечных срезах через слоевище имеют бочонковидную форму. Вегетативное размножение осуществляется с помощью особых выводковых телец. Амфигастрии расположены в двух или более рядах. В составе семейства 7 родов.

*Genus (род) Marchantia (Маршанция)* (рис. 44, ж). Мхи с крупными слоевищами, на поверхности которых четко просматриваются границы воздушных камер. Основная ткань слоевища бесцветная. Амфигастрии мелкие, бесцветные или пурпуровые, расположены в 4–6 рядов. На поверхности слоевища развиваются выводковые корзинки. Архегониальная подставка разделена на 8–11 лучей. Название рода дано по имени французского ботаника Н. Маршана. Род включает около 70 видов. Самый распространенный – *M. polymorpha* (М.многообразная). Распространена на всех континентах, кроме Антарктиды и Австралии. Произрастает на влажных почвах: по берегам ручьев, озер, краям канав, в садах и огородах, иногда на скалах. Слоевища этого вида довольно крупные: могут достигать 10 см длины и 2 см ширины.

*Genus (род) Preissia (Прейссия)* (рис. 44, а–в). Слоевища менее крупные – до 3 см. Поверхность «таллома» с заметными ячейками – воздушными камерами, как у Маршанции. Основная ткань слоевища в области срединного ребра красноватая. Амфигастрии крупные, пурпуровые, дву-

рядные. Выводковых корзиночек нет. Архегиональная подставка коротко 3–4-лопастная. Название дано по имени пражского врача Б. Прейсса. В составе рода единственный вид – *P. quadrata* (П. квадратная). Встречается в Евразии и Северной Америке. Гигро-мезофильный кальцефил. Произрастает на мелкоземистой поверхности скал, по берегам ручьев и рек.



Рис. 44. *Preissia quadrata*: *a* – общий вид слоевища с подставкой; *б* – срез через верхнюю часть слоевища с «устьищем»; *в* – участок верхней поверхности слоевища; *Reboulia hemisphaerica*: *г* – слоевище с подставкой; *д* – ложе подставки с нижней стороны; *е* – амфигастрий; *Marchantia polymorpha*: *ж* – слоевища с мужскими и женскими подставками

### ***Familia (семейство) Auctoniaceae***

Антеридии погружены в слоевище. «Устьица» простые. Амфигастрии полулунной формы, с одним-двумя ланцетными или почти линейными придатками. Коробочка раскрывается посредством отделения верхней части в виде крышечки. В составе семейства 5 родов.

*Genus (род) Reboulia (Ребулия)* (рис. 44, *г–е*). Слоевище средних размеров: до 3 см длиной и 8 мм шириной, сверху пурпуровое или только с окрашенными в этот цвет краями. Амфигастрии с нитевидными придатками. «Устьица» окружены тремя-пятью кольцеобразными рядами клеток. Ассимиляционная ткань занимает от половины до  $\frac{3}{8}$  толщины слоевища. Название дано по фамилии французского ботаника Э. Ребуля. В роде, вероятно, один вид – *R.hemisphaerica* (Р.полушаровидная). Встречается на всех континентах, кроме Антарктиды. Произрастает на скалах (большей частью известняковых) со слоем гумуса.

*Genus (род) Mannia (Манния)* (рис. 45, *а–в*). Слоевище более мелких размеров, сверху светло-охристого или песочного, иногда с зеленоватым оттенком, цвета. Амфигастрии с узкотреугольными или почти ланцетными придатками. «Устьица» окружены двумя-тремя кольцеобразными рядами клеток. Ассимиляционная ткань занимает от половины до  $\frac{3}{8}$  толщины слоевища. Род включает более 10 видов.

### ***Familia (семейство) Conocephalaceae***

Антеридии погружены в слоевище. «Устьица» простые. Амфигастрии ланцетной формы, с почти округлым или почковидным придатком. Коробочка разрывается на 4–8 лопастей. В составе семейства 2 рода.

*Genus (род) Conocephalum (Коноцефалум)* (рис. 45, *г–ж*). Слоевища крупные или средних размеров: до 10 см длиной и 2 см шириной; сверху ячеистые. Архегиональная подставка закругленно-конической формы. «Устьица» окружены четырьмя-семью кольцеобразными рядами клеток. Включает 2 вида. Самый распространенный – *C.conicum* (К.конический). Встречается в умеренной полосе северного полушария. Произрастает на влажной гумусированной почве, по берегам ручьев, на скалах. Мезогигрофит.

### **Ordo (порядок) Ricciales**

Ассимиляционная ткань гаметофита без дополнительных ассимиляционных нитей. «Устьица» часто редуцированы или отсутствуют. Гаметангии и спорогонии погружены в слоевище, последние могут быть без ножки и стопы. Элатеры отсутствуют.

**Familia (семейство) Ricciaceae**

Ассимиляционная ткань в виде воздушных камер или в виде вертикальных нитей из одного ряда клеток, разделенных узкими каналами.

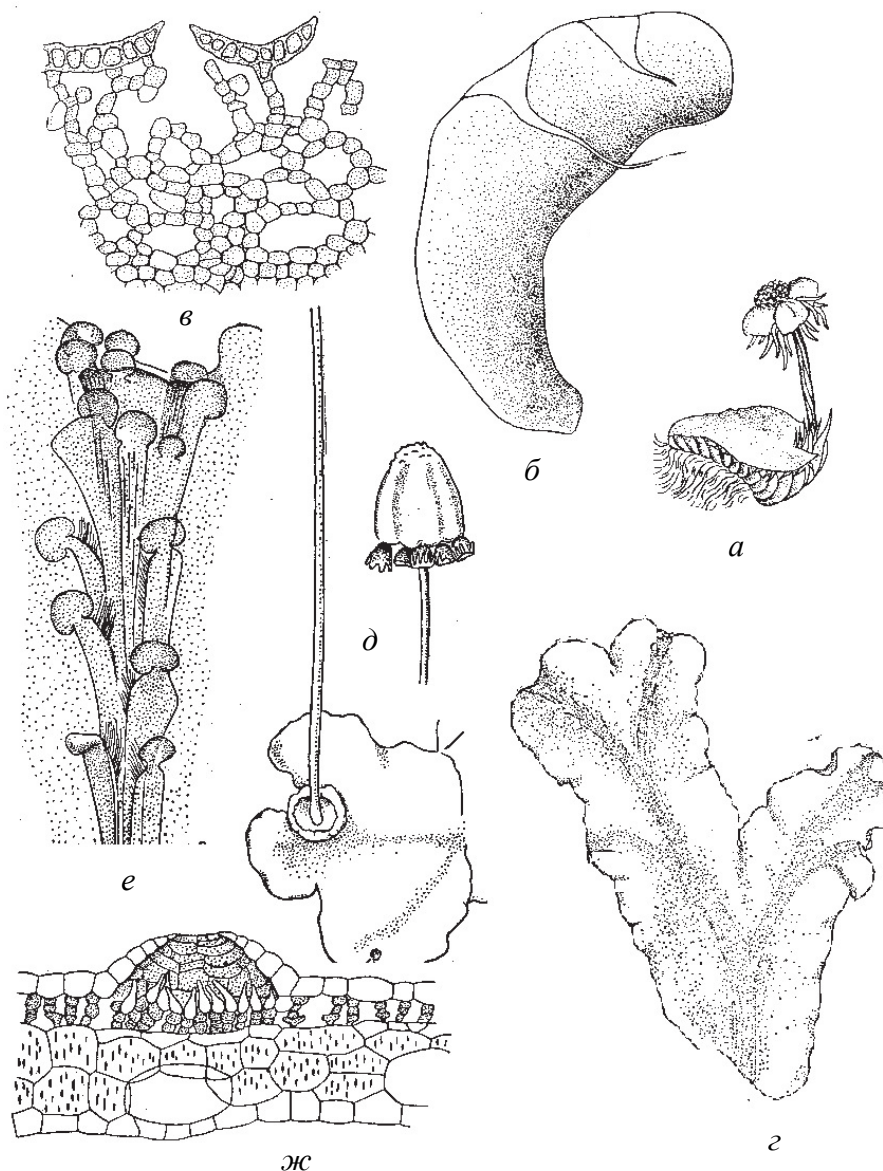


Рис. 45. *Mannia fragrans*: *a* – общий вид; *б* – амфигастрий; *в* – срез через верхнюю часть слоевища; *Сопосерhalum conicum*: *z* – часть стерильного слоевища; *д* – слоевище с архегониальной подставкой; *е* – амфигастрии на слоевище; *ж* – срез через слоевище в области «устыца»

*Genus (род) Ricciocarpus (Риччиокарнос)* (рис. 46, з). Растение водное, редко наземное. Ризоиды обычно отсутствуют. Амфигастрии линейные или линейно-продолговатые, по краю зубчатые, фиолетовые или зеленовато-бурые, содержат масляные тельца. Включает единственный вид –

*R. natans* (Р.плавающий). Встречается на всех континентах, кроме Антарктиды. Распространен в водоемах со стоячей водой, а также на иле по обсыхающим берегам. В Сибири очень редок.

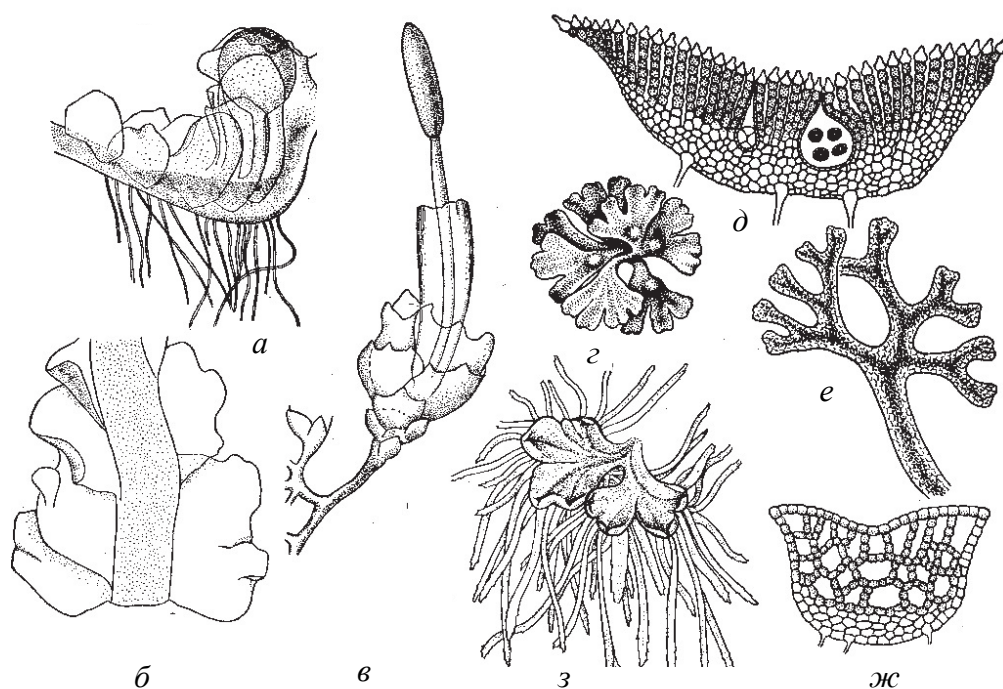


Рис. 46. *Fossombronia foveolata*: *a* – растение со спорогоном; *б* – часть слоевища (вид сверху); *Naplomitrium hookeri*: *в* – общий вид; *Riccia glauca*: *г* – общий вид; *д* – срез через слоевище со спорогоном; *Riccia huebeneriana*: *е* – общий вид; *ж* – срез через слоевище; *Ricciocarpos natans*: *з* – общий вид слоевища с амфигастриями

*Genus (род) Riccia (Риччия)* (рис. 46, *г–ж*). Растение водное или наземное. Ризоиды обильные. Амфигастрии мелкие, цельнокрайние, рано разрушающиеся, не содержат масляные тельца. Назван по фамилии флорентийского ботаника П. Ф. Риччи. В роде около 100 видов. Один из наиболее известных – *R. fluitans* (Р.плавающая). Вид является гидрофильным космополитом. Встречается в мелких водоемах со стоячей или слабопроточной водой, на болотцах, на обсыхающих илистых местах по берегам водоемов.

## CLASSIS (класс) JUNGERMANNIOPSIDA

Гаметофит расчленен на «стебель» и «листья» или в виде слоевища простого, недифференцированного строения. Брюшные чешуйки – амфигастрии – отсутствуют или очень мелкие. Ризоиды только гладкие. Гаметангии и спорогонии всегда расположены непосредственно на поверхности гаметофита: или в терминальной части, или на спинной стороне.

## Superordo Haplomitrianae

### Ordo (порядок) Haplomitriales

Вегетативное тело гаметофита расчленено на ортотропный «стебель» и три ряда почти одинаковых «листьев». Филлидии цельные, цельнокрайние или со слегка выемчатыми краями, поперечно прикрепленные; «листья» спинного ряда иногда несколько более узкие. Ризоидов нет. Спорогон и гаметангии верхушечные. Защитные образования вокруг спорогона отсутствуют, развит только мясистый «стеблевой» колпачок. Включает одно семейство и два рода.

#### *Familia (семейство) Haplomitriaceae*

*Genus (род) Haplomitrium (Гапломитриум)* (рис. 46, в). Филлидии с выемчатыми краями. Антеридии и архегонии расположены на дисковидно расширенной верхушке «побега». Род включает около 9 видов, распространенных большей частью в Юго-Восточной Азии, Южной Америке и Австралии. В арктической Европе и Карпатах встречается самый северный вид – *H. hookeri* (Г.Гукера). Произрастает на влажной песчаной и торфянистой почве.

## Superordo Metzgerianaе

Вегетативное тело гаметофита в виде пластинчатых или лентовидных слоевищ, часто разветвленных, редко гаметофит листостеблеобразный. Гаметангии развиваются на спинной стороне слоевища и никогда не бывают верхушечными.

### Ordo (порядок) Fossombroniales

Гаметофит листостеблеобразный, дорзовентральный. Спинная сторона «стебля» плоская или вогнутая. «Листья» языковидные, сильно сбегающие, с более или менее курчавыми, слабовеямчатыми краями. Ризоиды фиолетово-пурпуровые. В порядке одно семейство и три рода.

#### *Familia (семейство) Fossombroniaceae*

*Genus (род) Fossombronia (Фоссомброния)* (рис. 46, а, б). Единственный род семейства, встречающийся в России. На севере Западной Сибири встречается *F. alascana* (Ф.аляскинская). Этот вид встречается также в арктической полосе Северной Америки. Произрастает в тундрах на пятнах голого субстрата, содержащего известь.

## Ordo (порядок) Metzgeriales

Гаметофит в виде пластинчатого или лентовидного слоевища простого строения, не дифференцированного на различные слои. Стенка спорангия 2–5-слойная; коробочка раскрывается двумя (пятью) створками; эпидермальные клетки коробочки окрашенные, непрозрачные.

### *Familia (семейство) Blasiaceae*

Слоевище гаметофита со слабо выраженным срединным ребром; вильчато-ветвящееся. На нижней стороне слоевища развиваются небольшие брюшные чешуйки и «ушки» – особые небольшие полости, заполненные синезелеными водорослями *Nostoc*. Выводковые тела двух типов. В семействе два рода, один из которых распространен только в Японии.

*Blasia pusilla* (*Блазия крошечная*) (рис. 47, *a*). Единственный, довольно широко распространенный вид рода. Встречается в бореальной зоне (в меньшей степени в субтропической) северного полушария и в Австралии. Произрастает на кислых или нейтральных слабозадернованных глинистых или илисто-песчаных почвах: по берегам водоемов, в лесах, по краю дорог и троп. Выводковые тела двух типов: звездчатые (расположены свободно на поверхности слоевища) и сферические (развиваются в особых выводковых вместилищах – колбочках).

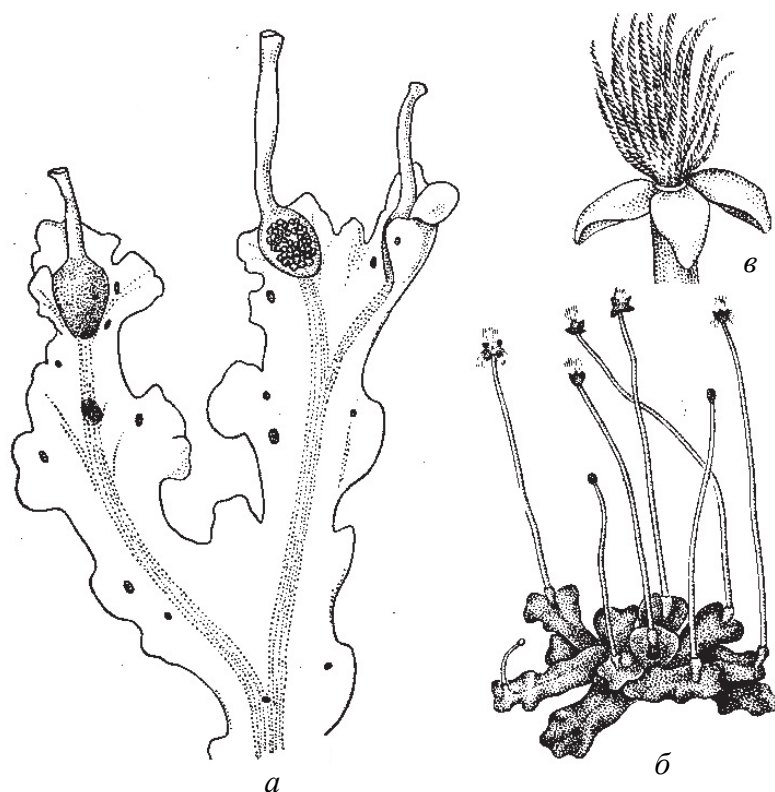


Рис. 47. *Blasia pusilla*: *a* – слоевище с выводковыми колбочками; *Pellia epiphylla*: *б* – общий вид; *в* – раскрытая коробочка с пучком элатер на элатофоре

### ***Familia (семейство) Pelliaceae***

Слоевище гаметофита без резко выдающегося срединного ребра. Амфигастрии отсутствуют. Гаметангии развиваются в полостях или углублениях на верхней стороне слоевища. Архегонии в группах, прикрыты специальным выростом слоевища в виде чешуйки – псевдопериантием. Коробочка спорофита шаровидная, раскрывается до основания четырьмя створками. В центре коробочки развивается элатофор. В семействе представлено два рода.

*Genus (род) Pellia (Пеллия)* (рис. 47, б, в). Небольшой род, включающий четыре вида. Один из наиболее распространенных видов – *P. epiphylla* (П.налистная). Встречается в умеренной полосе северного полушария. Произрастает на сырых и болотистых почвах по берегам ручьев и озер, вдоль канав, на осоковых болотах. Слабоацидофильный, иногда кальцефильный гигрофит.

### ***Familia (семейство) Aneuraceae***

Слоевище гаметофита без выраженного срединного ребра, многослойное, постепенно утончающееся к краям. Ветвление вильчатое или перистое. В области архегониев ткань слоевища разрастается и образует крупный, мясистый плодовый мешок. Коробочка спорофита эллипсоидальная или почти цилиндрическая. Выводковые почки развиваются внутри клеток верхней поверхности слоевища. В семействе три рода.

*Genus (род) Aneura (Аневра)* (рис. 48, а–в). Крупнослоевищный печеночник. Масляные тельца мелкие, во множестве или по несколько в клетках. В роде около семи видов. В Сибири встречается только *A. pinguis* (А.тучная), которая распространена также по всему земному шару, в том числе и на антарктических островах. Произрастает в сырых местах: на берегах водоемов, болотах, склонах оврагов, в моховых тундрах, близ снежников, на скалах, на гнилых деревьях. Предпочитает субстраты, содержащие известь.

### ***Familia (семейство) Metzgeriaceae***

Слоевище гаметофита ложнодихотомически ветвящееся, резко дифференцированное на срединное ребро – «жилку» и однослойную краевую часть – «крыло». Вместо ризоидов развиваются одноклеточные волоски с хлоропластами. Они могут присутствовать не только на нижней и боковой поверхностях слоевища, но и на верхней. Вместо псевдопериантия развивается мясистый «побеговый» колпачок. Коробочка спорофита раскрывается четырьмя створками и имеет двухслойные стенки. В семействе три рода.

*Genus (род) Apometzgeria (Апометцгерия)* (рис. 48, г–е). Включает два вида. Поверхность слоевища волосистая с обеих сторон. В Сибири довольно

редко встречается только *A. pubescens* (А.пушистая). Приурочена к южной части умеренной зоны северного полушария. Произрастает на гумусированной поверхности скал, редко на стволах деревьев. Предпочитает известковистые субстраты.

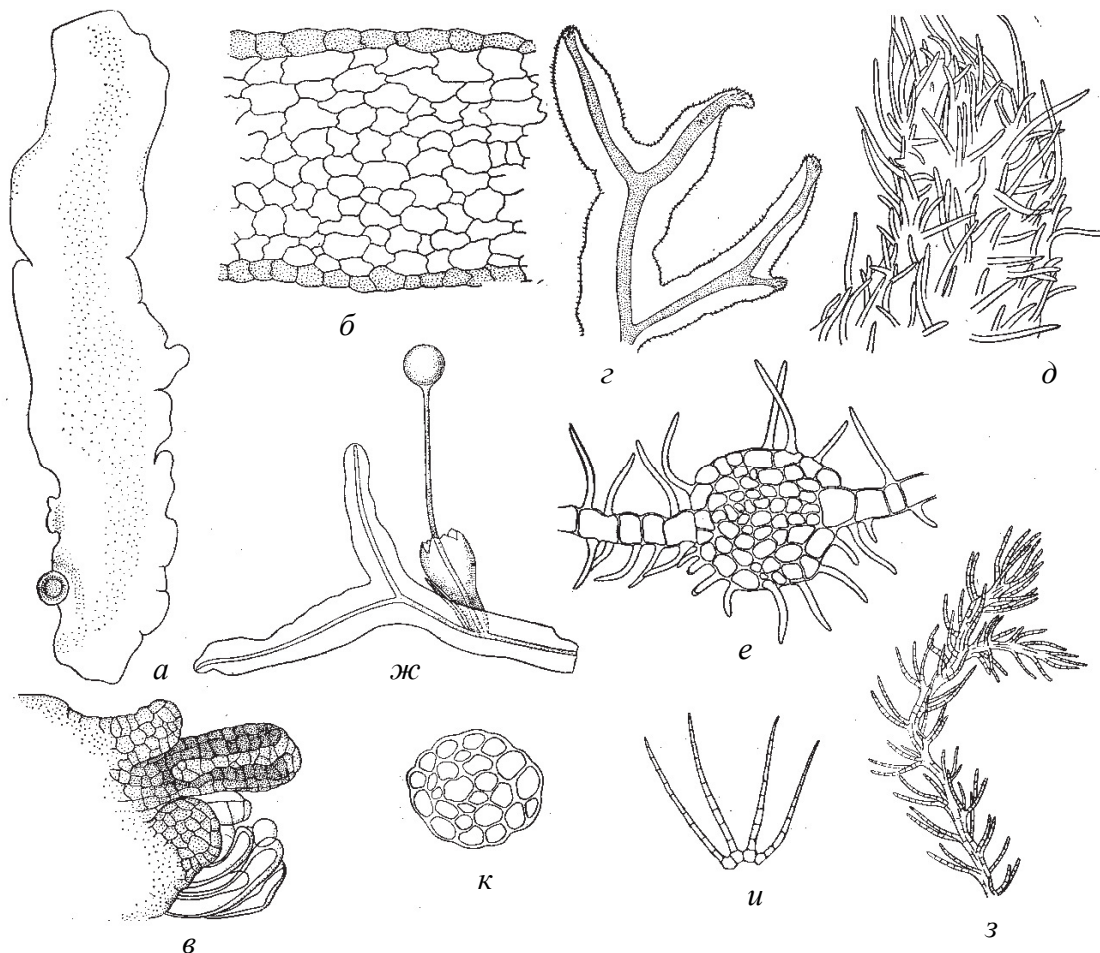


Рис. 48. *Aneura pinguis*: а – слоевище; б – поперечный срез через слоевище; в – участок слоевища с архегониями; *Arometzeria pubescens*: г – часть слоевища; д – апикальная часть слоевища; е – поперечный срез через слоевище; *Metzgeria furcata*: ж – слоевище со спорогоном; *Vlepharostoma trichophyllum*: з – общий вид; и – «лист»; к – поперечный срез «стебля»

*Genus (pod) Metzgeria (Мецгерия)* (рис. 48, ж). В роде более 120 видов. Характерно отсутствие опушения на верхней стороне слоевища. В Сибири очень редко встречается только *M. furcata* (М. вильчатая). Единственное местонахождение зафиксировано в государственном природном заповеднике «Столбы» близ города Красноярска. Встречается также в Европе, Юго-Восточной Азии, Северной и Центральной Америке, Австралии, Африке. Произрастает на скалах, камнях, пнях и корнях деревьев, колоднике, предпочитает сухие тенистые места.

## Superordo Jungermannianaе

Вегетативное тело гаметофита в виде «стебля» и «листьев». Гаметангии и спорогонии верхушечные. Ризоиды бесцветные или буроватые, иногда отсутствуют. «Стебель» сверху выпуклый. «Листья» цельные или 2–5-лопастные, иногда рассеченные.

### Ordo (порядок) Ptilidiales

Амфигастрии крупные, сходные с боковыми «листьями». Ризоиды, как правило, развиваются у основания амфигастриев. «Листья» от двураздельных или двурассеченных до 4–5-рассеченных, без мешковидных образований при основании.

#### *Familia (семейство) Pseudolepicoleaceae*

Мелкие растения. «Стебель» с едва дифференцированным коровым слоем. «Листья» поперечно прикрепленные или сбегающие, 2–5-раздельные или рассеченные. Доли «листьев» почти равные. В семействе 9 родов.

*Vlepharostoma trichophyllum* (Блефаростома волосолистная) (рис. 48, з–к). Мелкое растение, имеющее размеры тела гаметофита 4–12 мм. «Листья» почти до основания разделены на 3–4 сегмента, каждый из которых состоит из одного ряда клеток. Встречается в умеренных широтах северного и южного полушарий. Произрастает в лесах, по берегам рек и ручьев, в тундрах на валежнике, гниющих стволах, корнях деревьев и кустарников, скалах. Довольно распространенный вид.

#### *Familia (семейство) Ptilidiaceae*

Растения более или менее правильно, просто или дважды-трижды-перистоветвистые. «Листья» по краям с характерными ресничками, часто несимметричные, почти поперечно прикрепленные, набегающие, 3–5-лопастные. Перигоний образуется. В составе семейства два рода.

*Genus (род) Ptilidium* (Птилидиум) (рис. 49, г–е). В составе рода три вида. Амфигастрии сходны с «листьями», имеют почти такие же размеры. Растения относительно более крупные: вегетативное тело гаметофита может достигать 3–8 см. «Листья» резко несимметричные с более крупной спинной лопастью, состоят из изодиаметрических, сильно колленхиматических клеток. В лесной полосе Южной Сибири широко распространен *P. pulcherrimum* (П. красивейший), часто произрастающий на коре деревьев хвойных пород и березы, гниющей древесине, скалах. Это мелкое растение, имеющее 0,7–2 см длины. «Листья» разделены на три доли на 2/3–4/5 длины. Другой, более крупный вид – *Ptilidium ciliare* (Птилидиум реснитчатый), распространен в горах юга Сибири, где представлен во влажных тундрах, в лесах на валежнике, на скалах. Встречается почти на всех континентах.

«Стебель» достигает 2–6 см длины. «Листья» на 1/3–1/2 разделены на 4–6 лопастей.

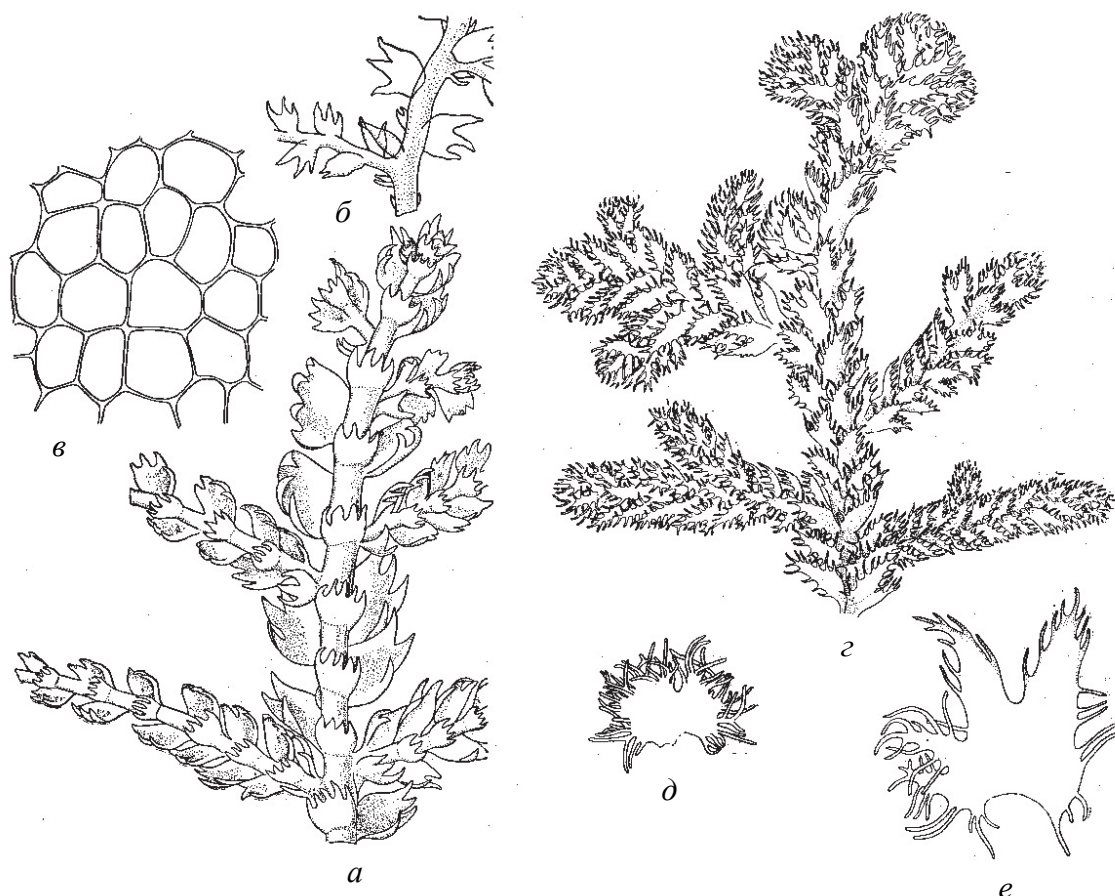


Рис. 49. *Lepidozia reptans*: *a* – общий вид растения с брюшной стороны; *б* – часть «побега» теневой формы; *в* – клетки «листа»; *Ptilidium ciliare*: *г* – общий вид; *д* – амфигастрий; *е* – «лист»

### **Ordo (порядок) *Lepidoziales***

Амфигастрии довольно мелкие, иногда отсутствуют, заметно отличаются по форме от «листьев». Масляные тельца в клетках часто отсутствуют. «Листья» набегающие или сбегаящие, поперечно прикрепленные, цельные или 3–4-раздельные. Наружные клетки «стебля» более крупные и тонкостенные, образуют гиалодермис. В составе порядка пять семейств.

#### ***Familia (семейство) Lepidoziaceae***

Растения перисто-ветвистые. Амфигастрии составляют 0,2–0,7 величины «листьев» по площади. «Листья» цельные или 3–4-раздельные, набегающие или поперечно прикрепленные. Ризоиды отходят только от оснований амфигастриев. Перинтий крупный, вверху трехгранный, кверху стянутый. В составе семейства свыше 20 родов.

*Genus (род) Lepidozia (Лепидозия)* (рис. 49, а–в). Довольно крупный, в основном тропический род, включающий около 300 видов. «Листья» примерно до середины или глубже 3–4-лопастные или отдельные. Амфигастрии сходны с боковыми «листьями». Ветви продолжены в плетевидные флагеллы. Растения имеют «олиственный стебель» не менее 0,6 мм шириной. В Сибири распространен вид *Lepidozia reptans* (Лепидозия ползучая). Кроме Сибири встречается по всей лесной зоне умеренной полосы северного полушария. Произрастает на гнилой древесине, гумусированной почве, скалах. Размеры гаметофита 0,7–3 см длиной.

#### ***Familia (семейство) Cephaloziaceae***

Довольно мелкие растения. «Стебель» с более или менее выраженным гиалодермисом. «Листья» косо сбегаящие, вдоль или почти поперечно прикрепленные, двулопастные или двураздельные, цельнокрайние. Амфигастрии, как правило, отсутствуют. В составе семейства 8–10 родов.

*Genus (род) Cephalozia (Цефалозия)* (рис. 50, а–в). Многовидовой род. Амфигастрии очень мелкие или отсутствуют. «Листья» косо прикрепленные, имеют более или менее острые лопасти. В лесной полосе Сибири широко распространен вид *Cephalozia bicuspidata* (Цефалозия двузаостренная). Это довольно маленькое растение: его «побеги» составляют от 1,5 мм до 2 см длины. Произрастает в темнохвойных и лиственных лесах на гниющей древесине, почве, влажных скалах, камнях среди русел горных рек, в тундрах и на болотах.

#### **Ordo (порядок) Jungermanniales (Lophoziales)**

Растения анизофильные или двурядно «облиственные». Амфигастрии особой формы, очень мелкие или отсутствуют. Ризоиды хорошо развиты и равномерно распределены на брюшной стороне гаметофита. Мужские генеративные структуры четко отграничены от остальной части «побега». Ножка спорогона длинная.

#### ***Familia (семейство) Lophoziaceae***

Амфигастрии крупные, мелкие или отсутствуют. «Листья» 2–4-лопастные или отдельные, сбегаящие или почти поперечно прикрепленные, вогнутые. Перидантий хорошо развитый, не сжатый с боков. Коробочка шаровидная или эллипсоидальная. В семействе свыше 20 родов.

*Genus (род) Orthocaulis (Ортокаулис)*. Небольшой род, включающий около 10 видов. «Стебель» прямостоячий или восходящий, не дифференцирован дорсивентрально. Амфигастрии с одной или несколькими ресничками либо отсутствуют. Растения двудомные. В Сибири один из наиболее широко встречающихся видов – *O. attenuatus* (*O. утончающийся*): произра-

стает от средней части лесной зоны до гор на юге региона. Поселяется на гнилой древесине, скалах, тофянистых почвах.

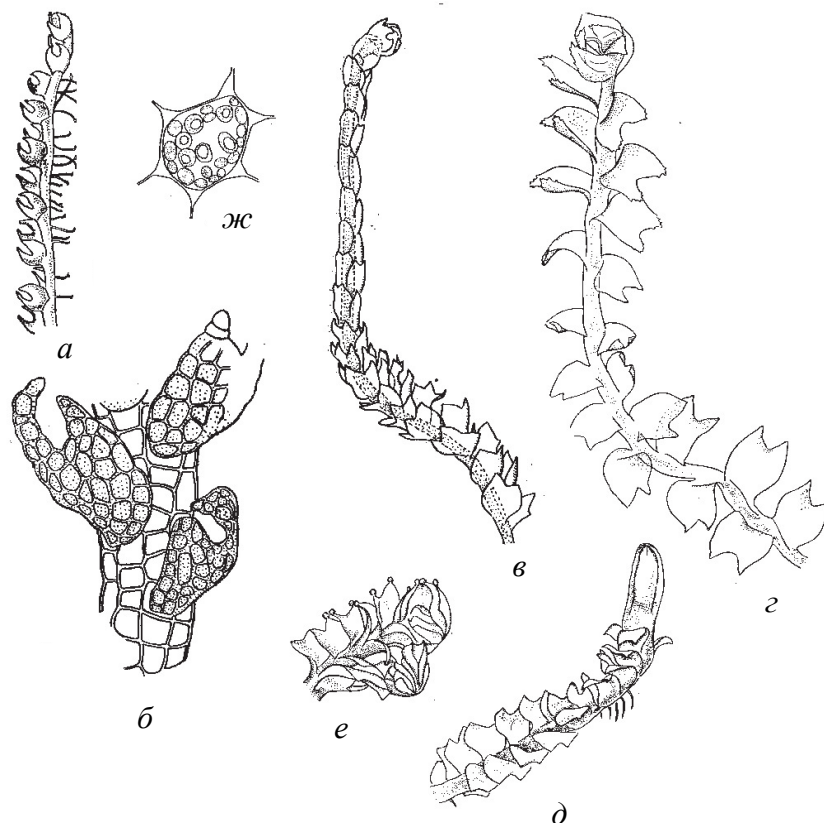


Рис. 50. *Cephalozia bicuspidata*: *a* – общий облик; *б* – участок «побега» с клеточной сетью; *Orthocaulis attenuatus*: *в* – общий вид; *Lophozia ventricosa*: *г* – стерильное растение; *д* – растение с периантием; *е* – растение с выводковыми почками; *ж* – клетка с масляными тельцами и хлоропластами

*Genus (rod) Lophozia (Лофозия)* (рис. 50, *г–ж*). В составе рода около 30 видов. Это мелкие или средних размеров растения, имеющие цвет гаметофита от бледно-зеленого до красно-бурого, буровато-пурпурового или почти черного. «Стебель» распростертый или приподнимающийся. «Листья» 2–3-лопастные, несущие выводковые почки. Амфигастрии, как правило, отсутствуют. Масляные тельца зернистые. Одним из наиболее распространенных в Сибири видов является *Lophozia ventricosa* (Лофозия вздутая). Это бореальный вид северного полушария. Произрастает в лесах на гниющей древесине, основаниях стволов деревьев, почве, в тундрах.

#### ***Familia (семейство) Jungermanniaceae***

Амфигастрии мелкие или отсутствуют. «Стебель» прямостоячий или стелющийся, без ясной дорсивентральной дифференциации. Ризоиды бесцветные или окрашенные. «Листья» сбегующие, косо прикрепленные,

цельные или наверху выемчатые, редко двулопастные. Коробочка по созреванию до основания разрывается на 4 створки. В составе семейства 20 родов.

*Genus (род) Jungermannia* (Юнгерманния) (рис. 51, а–в). В составе этого небольшого рода 8 видов. «Листья» от яйцевидных до почти округлых, их клетки без угловых утолщений стенок. Ризоиды желто-бурые или охристо-желтые. Перидантий наверху более или менее складчатый. В Южной Сибири известен единственный вид – *Jungermannia atrovirens* (Юнгерманния темно-зеленая). Встречается в горных районах северного полушария. Произрастает на известковых скалах и в воде ручьев в районах распространения известняков или других карбонатных пород.

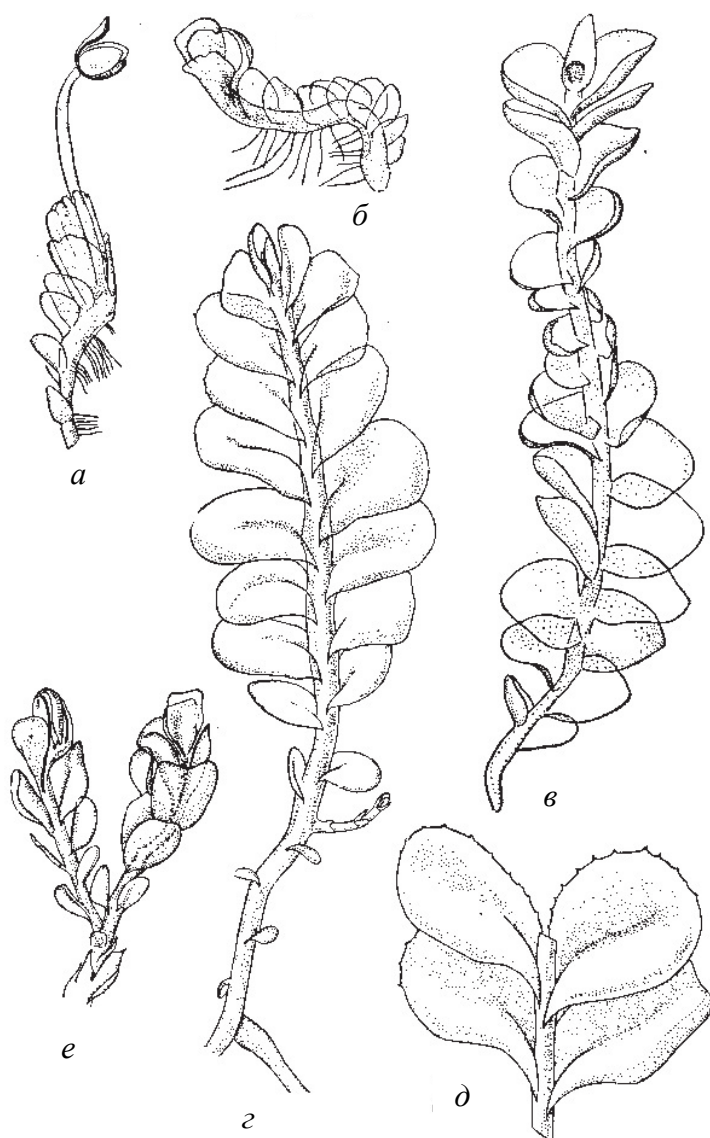


Рис. 51. *Jungermannia atrovirens*: а – растение со спорогоном; б – «мелколистная» модификация; в – теневая модификация; *Plagiochila porelloides*: з – общий вид; д – часть растения с зубчатыми «листьями»; е – карликовая арктическая раса

### ***Familia (семейство) Plagiophilaceae***

Амфигастрии мелкие или отсутствуют. «Листья» сбегаящие, цельные, редко двухлопастные, более или менее «стеблеобъемлющие», состоят из клеток с угловыми утолщениями. Ризоиды распределены равномерно на брюшной стороне «стебля». В семействе один род.

*Genus (род) Plagiophila (Плагиохила)* (рис. 51, *г–е*). Довольно крупный род, включающий несколько сотен видов. Лесной европейский вид *P. major* (П.большая) является самым крупным в России: длина «стебля» гаметофита может достигать 15 см. Самый распространенный в Сибири вид – *P. porelloides* (П.порелловидная), встречается в лесной полосе северного полушария. Поселяется во влажных лесах, часто в прирусловых на гниющей древесине, основаниях стволов деревьев, скалах. Длина растения 3–7 см.

## **Subordo Porellinae**

Амфигастрии развиты или отсутствуют. Ризоиды развиваются на основаниях амфигастриев или на участках, им соответствующих. В составе подпорядка насчитывается пять семейств.

### ***Familia (семейство) Jubulaceae (Frullaniaceae)***

Растения часто окрашены, имеют вторичные пигменты. «Листья» цельнокрайние, разделены до основания на две доли, прикрепляющиеся к «стеблю», как правило, косо. Брюшная лопасть «листа» более мелкая, соединена со спинной очень узкой полоской, полая, колпачковидная, кувшиновидная, иногда в виде листочка. Амфигастрии всегда имеются, двулопастные. В семействе три рода.

*Genus (род) Frullania (Фруллания)* (рис. 52, *е–ж*). Обширный род, охватывающий около 300 большей частью тропических и субтропических видов. В России встречаются 15 видов, многие из которых очень редкие. Один из наиболее распространенных видов – *Frullania dilatata* (Ф.расширенная). Его ареал – южная полоса умеренной зоны Евразии. Произрастает на коре лиственных деревьев, а в северной части ареала – на скалах.

## **Subordo Radulinae**

Амфигастрии отсутствуют. Ризоиды развиваются только на брюшных лопастях «листьев», а на «стебле» гаметофита отсутствуют. «Листья» набегающие. Перiantoй уплощенный в спинно-брюшном направлении,

имеет широкое усеченное устье. В состав подпорядка входит единственное семейство и один род.

**Familia (семейство) Radulaceae**

*Genus (род) Radula (Радула)* (рис. 52, а–д). Крупный род, охватывающий более 200 видов, главным образом тропических. В России встречается 6 видов, из которых только два – в Сибири. Самый распространенный вид – *Radula complanata* (Радула сплюснутая) – обычен по всей умеренной полосе северного полушария. Предпочитает поселяться на коре деревьев (обычно лиственных пород), а также на скалах. Это небольшой печеночник, имеющий размеры гаметофита несколько сантиметров длиной и 1–2,5 мм шириной.

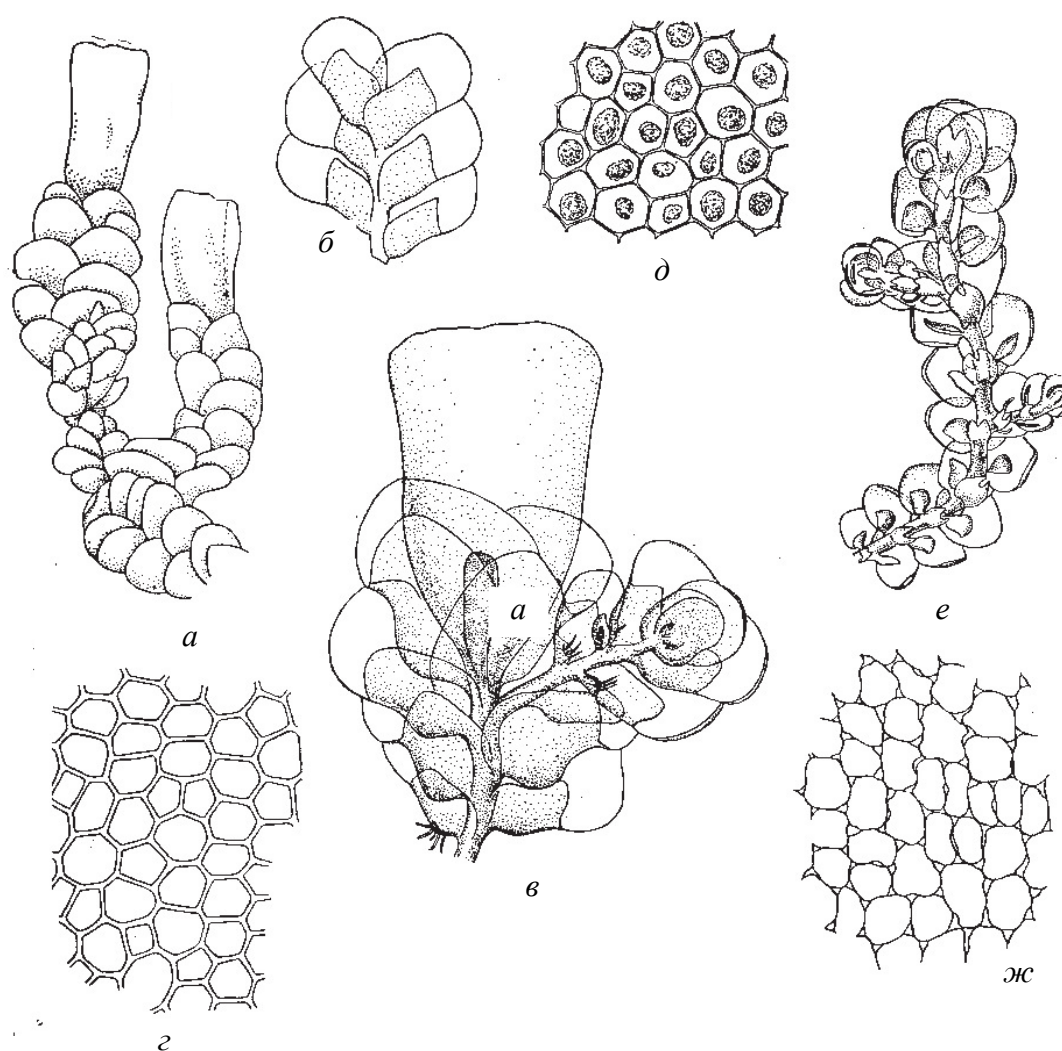


Рис. 52. *Radula complanata*: а – общий вид; б – часть слоевища с брюшной стороны; в – верхушка растения с антеридиальными и архегониальными покровными «листьями» и периантием; г – клетки «листа»; д – то же с масляными тельцами; *Frullania dilatata*: е – растение с брюшной стороны; ж – клетки «листа»

## DIVISIO (отдел) BRYOPHYTA

Гаметофит представителей класса имеет радиальное строение и никогда не бывает слоевищным. Спорофит усложненного строения, представлен коробочкой различной формы с колонкой внутри, обычно с дифференцированной крышечкой или раскрывающейся четырьмя створками. Элатеры в спорангии не развиваются. «Листья» расположены трех- или двухрядно на «стебле», часто имеют сложное анатомическое строение, в том числе жилку, не бывают отдельными или лопастными. Амфигастрии отсутствуют. Протонема в виде длинной разветвленной нити, редко пластинчатая. Известно (по разным подсчетам) от 14,5 до 18 тысяч видов современных мхов.

## CLASSIS (класс) TAKAKIOPSIDA

### Ordo (порядок) Takakiales

Мелкие до 1 см высотой растения, имеющие радиальную симметрию. Гаметофит с ортотропными и плагиотропными каулидиями. «Листья» в виде цилиндрических полых выростов, расположенные по 2–4. Археогонии расположены по «стеблю» неупорядоченно. Изолированный в систематическом отношении таксон. Включает единственный двухвидовой род.

### *Familia (семейство) Takakiaceae*

*Genus (род) Takakia (Такакия)* (рис. 53). Род с дизъюнктивным ареалом, включает два вида. *T. lepidozioides* (Т. лепидозиевая) встречается в горных районах Японии, в Гималаях и на о. Калимантан; *T. ceratophylla* (Т. рооголистная) – на тихоокеанском побережье Северной Америки.

## CLASSIS (класс) SPHAGNOPSIDA

Растения крупные, беловато-зеленые, бурые или красноватые. Типичные болотные мхи (рис. 54), обычно образующие подушковидные дерновинки. «Стебель» ветвящийся пучками, вверху с более короткими ветвями, собранными в головку. Ризоиды отсутствуют. «Листья» состоят из клеток двоякого рода: крупных, бесцветных, лишенных содержимого (водоносные клетки) и узких, длинных, зеленых (хлорофиллоносные клетки). Спорофит на ложной ножке, шаровидный, темно-бурый, с недоразвитыми устьицами, без перистома, с крышечкой (рис. 55, б). Колпачок недоразвитый. Споровый слой в виде свода покрывает колонку.

### Ordo (порядок) Protosphagnales

Примитивный, вымерший порядок. Разделения на «стеблевые» и веточные «листья» не наблюдается. В «листьях» имеется средняя жилка. В порядок входят несколько родов.

*Protosphagnum nervatum* (Протосфагнум жилковый). Представитель вымершего рода. Встречался в перми Западной Сибири.



Рис. 53. *Takakia lepidozoides*: *а* – общий вид растения; *б* – верхушка растения; *в* – «лист»; *г* – поперечный срез «листа»

### Ordo (порядок) Sphagnales

Современный порядок. «Листья» дифференцированы на «стеблевые» и веточные, без средней жилки. Известно единственное семейство и род, в составе которых описано более 300 видов сфагновых мхов, распространенных по всему земному шару, из них 43 встречаются в пределах России.

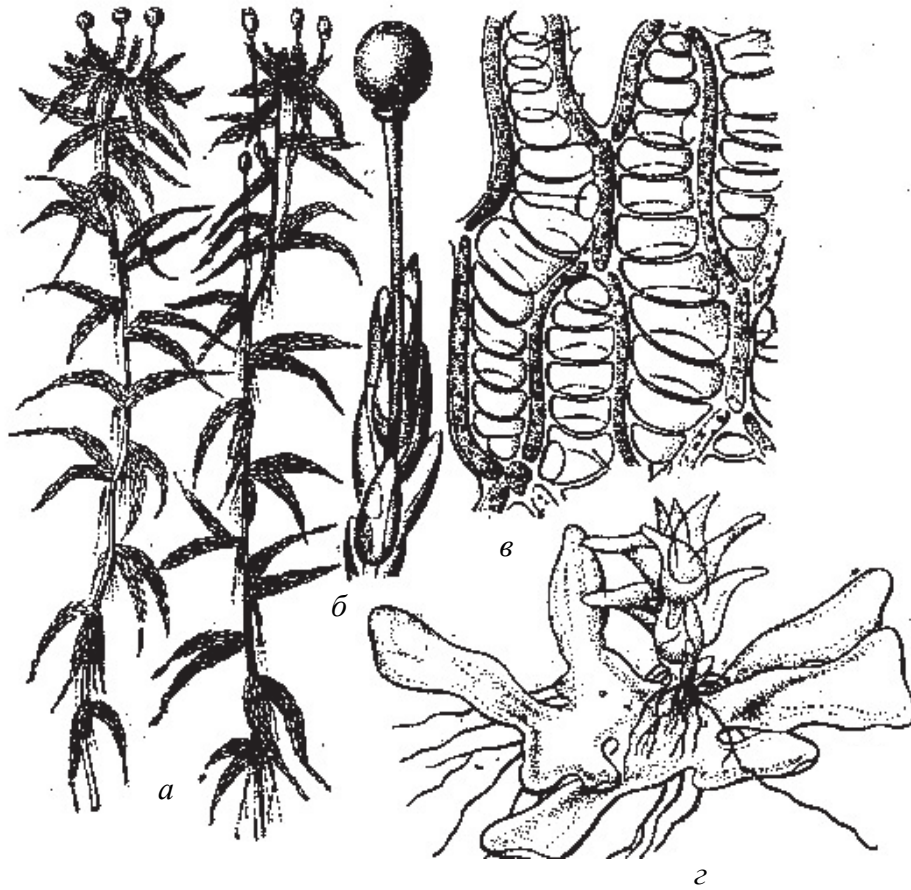


Рис. 54. Сфагновые мхи: *а* – общий облик растений; *б* – веточка со спорофитом; *в* – водоносные и хлорофиллоносные клетки веточного «листа»; *г* – протонема и молодой гаметофит

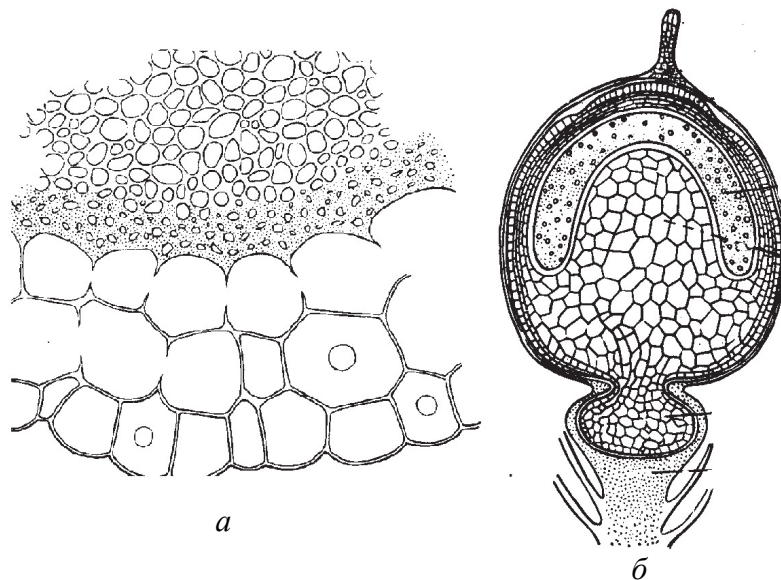


Рис. 55. Сфагновые мхи: *а* – часть поперечного среза «стебля» гаметофита (центральная часть – сердцевина или основная ткань, в середине – кора или древесинный цилиндр, самая наружная часть – гиалодерма); *б* – строение спорогона

## ***Familia (семейство) Sphagnaceae***

### **Subfamilia (Sectio) Sphagnum**

Веточные «листья» крупные, сильновогнутые, плотно прилегают друг к другу, по этой причине ветви растения кажутся вздуто «облиственными». Клетки гиалодермиса со спиральными волокнами и порами.

*Sphagnum magellanicum* (*Сфагнум магелланский*). Довольно распространенный в лесной полосе Евразии торфообразующий мох. Проникает в арктическую и высокогорную тундры. Встречается также в умеренной полосе Северной Америки, а также в Южной Америке, Австралии, Новой Зеландии и на Азорских островах. Образует дерновинки красноватого, пурпурно-фиолетового, желтоватого или сизо-зеленого цвета высотой от 5 до 30 см. Произрастает предпочтительно на верховых болотах, иногда в других местообитаниях с избыточным увлажнением.

### **Subfamilia (Sectio) Squarrosa**

Веточные «листья» с более или менее оттопыренно отогнутыми верхушками. «Стеблевые» «листья» языковидные, узкоокаймленные. Клетки гиалодермиса без спиральных волокон, с порами или без них.

*Sphagnum squarrosum* (*Сфагнум оттопыренный*). Довольно распространенный бореальный вид. Произрастает в тенистых сырых и заболоченных лесах, на кустарниковых и ключевых болотах, по зарастающим озерам и старицам. Теневынослив. Образует светло- или темно-зеленые, иногда сизоватые или буроватые дерновинки.

### **Subfamilia (Sectio) Cuspidata**

Веточные «листья» более или менее прилегающие, имеют узкоусеченные или мелкозубчатые верхушки. Хлорофиллоносные клетки на поперечном срезе треугольные или трапециевидные, открытые широкой стороной на внешнюю поверхность «листа». Ветви по 3–6 в пучке. Клетки гиалодермиса без спиральных волокон, с порами или без них. Растения не бывают красных тонов. В России произрастает 13 видов, принадлежащих этому подсемейству.

*Sphagnum balticum* (*Сфагнум балтийский*). Образует рыхлые, мягкие дерновинки, окрашенные в желтоватый, бурый или бледно-зеленый цвета. Распространен в арктической и умеренной зонах северного полушария. В Сибири относительно редок. Произрастает в мочажинах на верховых и переходных болотах, в зарослях кустарников в высокогорьях, в тундрах, бывает доминантом в сфагновых сосняках.

### **Subfamilia (Sectio) Acutifolia**

Веточные «листья» более или менее прилегающие, имеют узкоусеченные или мелкозубчатые верхушки. Хлорофиллоносные клетки на поперечном срезе – треугольные или трапециевидные, открытые широкой стороной на внутреннюю поверхность «листа». Ветви по 3–6 в пучке. Клетки гиалодермиса без спиральных волокон, с порами или без них. Рас-

тения большей частью красноватые или ржаво-бурые до зеленых. В России произрастает 12 видов, принадлежащих этому подсемейству.

*Sphagnum fuscum* (*Сфагнум бурый*). Образует плотные, подушковидные дерновинки ржаво-бурого или зеленого цвета. Относительно распространенный вид в умеренной зоне северного полушария. Произрастает на верховых болотах, зыбких участках зарастающих озер, в зарослях субальпийских кустарников, в кочкарных тундрах.

## CLASSIS (класс) ANDREAEOPSIDA

Мелкие скальные мхи, образующие подушечки. Окрашены в цвета от красно-бурого до почти черного. «Листья» без жилки или с жилкой из однородных зеленых клеток. Спорофит на ложной ножке, имеет удлинено-яйцевидную форму, раскрывается четырьмя-восемью продольными щелями, без перистома, без устьиц. Колпачок конусовидно-шапочковидный, лопастной, небольшой. Споровый слой покрывает верхнюю часть колонки. В составе подкласса единственные порядок и семейство и два рода.

### Ordo (порядок) Andreaeales

#### *Familia* (семейство) *Andreaeaceae*

*Andreaea rupestris* (*Андрея скальная*) (рис. 56). Один из самых распространенных видов рода. Встречается на всех континентах. Проникает в арктическую и антарктическую зоны. Произрастает на безызвестковых каменистых субстратах. Мелкое растение, имеющее «стебель» 1–2 см высотой. «Листья» без жилки.

## CLASSIS (класс) BRYOPSIDA

Растения различного облика. Спорофит на собственной ножке, рано выступает из гаметангия и несет в верхней части развитый колпачок – остаток брюшка архегония. «Листья» с жилкой или без нее, разной формы и анатомического строения. Спорангий довольно сложно устроен: коробочка имеет перистом – особое образование, способствующее рассеиванию спор в благоприятные периоды в течение длительного времени (рис. 59). Споровый слой пронизан колонкой и окружен воздушной прослойкой. Очень полиморфный подкласс, включающий много различных порядков, около 85 семейств, 700 родов и 14 000 видов.

## Ordo (порядок) Tetraphidales

Перистом простой из четырех массивных конических зубцов. Спорогон верхушечный, прямостоячий, правильный. Протонема остающаяся. Изолированный в таксономическом отношении порядок, включающий единственное семейство и два рода.

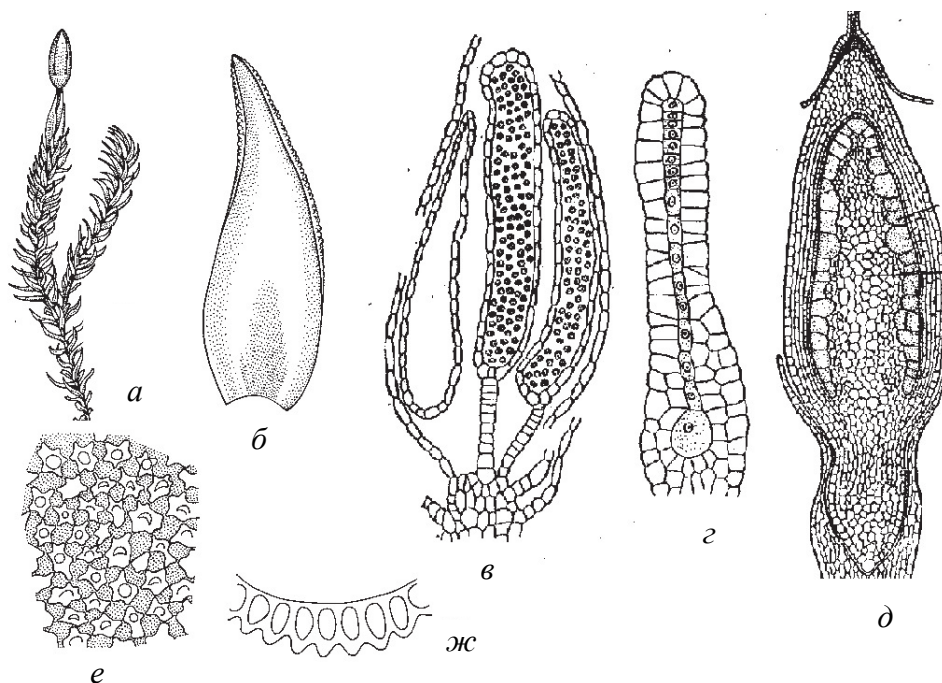


Рис. 56. *Andreaea rupestris*: *a* – общий облик; *б* – «лист»; *в* – антеридии; *г* – архегоний; *д* – строение спорофита на продольном срезе; *е* – клетки в верхней части «листа»; *ж* – часть поперечного среза «листа»

## *Familia* (семейство) *Tetraphidaceae*

*Tetraphis pellucida* (*Тетрафис* прозрачный). Самый распространенный вид порядка, принадлежащий двухвидовому роду. Образует мягкие, плотные, светло-зеленые дерновинки, переплетенные густым ризоидным войлоком. «Стебель» 0,5–3 см высотой. На верхушках стерильных «побегов» образуются выводковые тельца в клубковидных обертках. Распространен в умеренной полосе северного полушария. Произрастает в лесах на гнилой древесине.

## Ordo (порядок) Polytrichales

Многолетние крупные мхи. «Стебли» и «листья» сложнодифференцированы. В «листьях» присутствует жилка, развиты ассимиляционные пластинки. В «стеблях» имеются проводящие пучки. Верхоплодные. Коробочка прямостоячая или наклоненная. Перистом простой. Зубцы массивные, языковидные, в числе 16–32–64, вверху соединенные эпифрагмой. В порядок включаются два семейства.

### *Familia (семейство) Polytrichaceae*

Таксономически крупное семейство, представленное по всему земному шару, но преобладающее в умеренных и холодных областях. Охватывает 14 родов и свыше 350 видов.

*Genus (род) Polytrichum (Кукушкин лен)* (рис. 57, 58). Крупные, грубые, жесткие растения, образующие зеленые, сизовато- или буровато-зеленые дерновинки. На верхней (брюшной) поверхности «листьев» образуются многочисленные ассимиляционные пластинки, увеличивающие площадь поверхности. Пластинки представляют собой вертикальные (относительно поверхности «листа») выросты, располагающиеся параллельными рядами вдоль средней жилки. Наиболее распространенный вид – *P. commune* (Кукушкин лен обыкновенный) встречается по всему земному шару, кроме Антарктиды. Произрастает на сырой почве в тенистых лесах, на болотах, лугах, в тундрах.

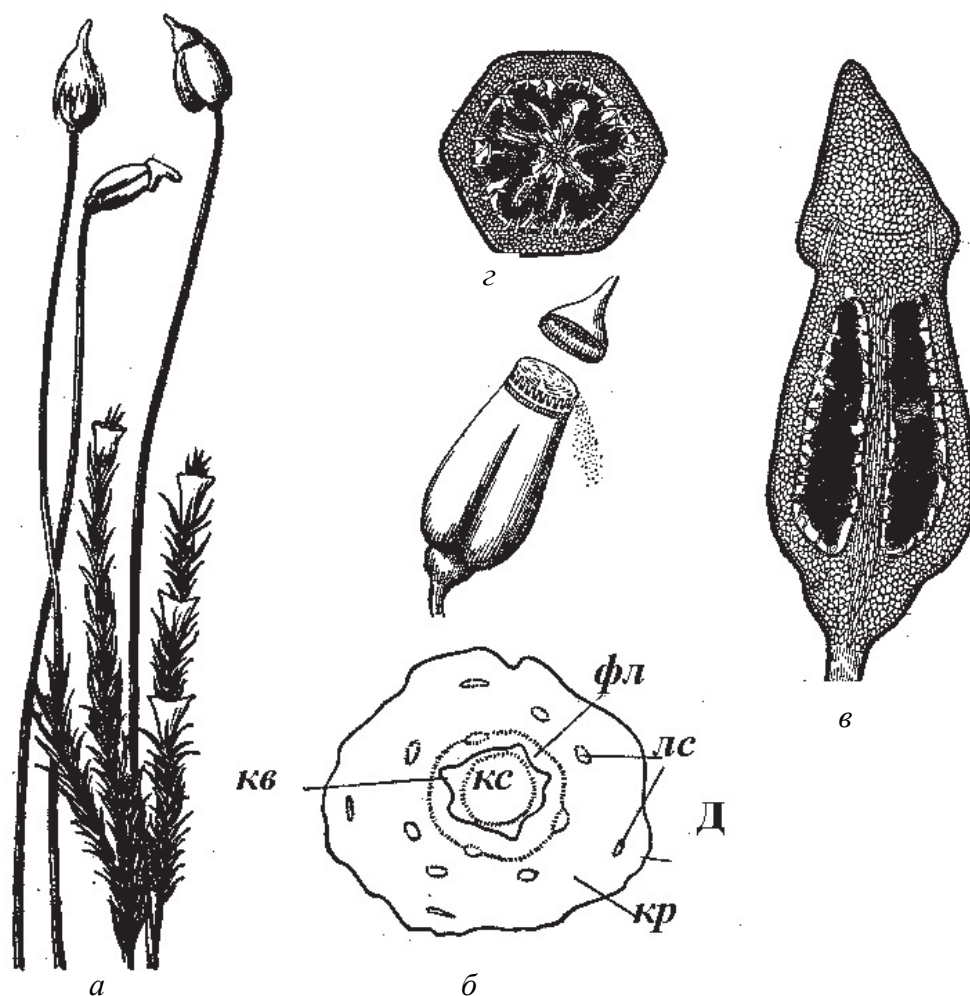


Рис. 57. *Polytrichum commune*: а – растения со спорофитами и антеридиальные; б – раскрывшаяся коробочка (видна эпифрагма); в – строение коробочки на продольном срезе; г – строение коробочки на поперечном срезе; д – поперечный срез «стебля» (кс – ксилема, фл – флоэма, кв – крахмалоносное влагалище, кр – кора, лс – листовые следы)

## Ordo (порядок) *Vuxbaumiales*

Гаметофит слабо развит, представлен в основном протонемой. Спорогон относительно крупный, с дорзивентральной коробочкой. Перистом двойной. Мелкие лесные мхи с однолетним циклом развития. В порядке одно семейство, один род, включающий 6 видов.

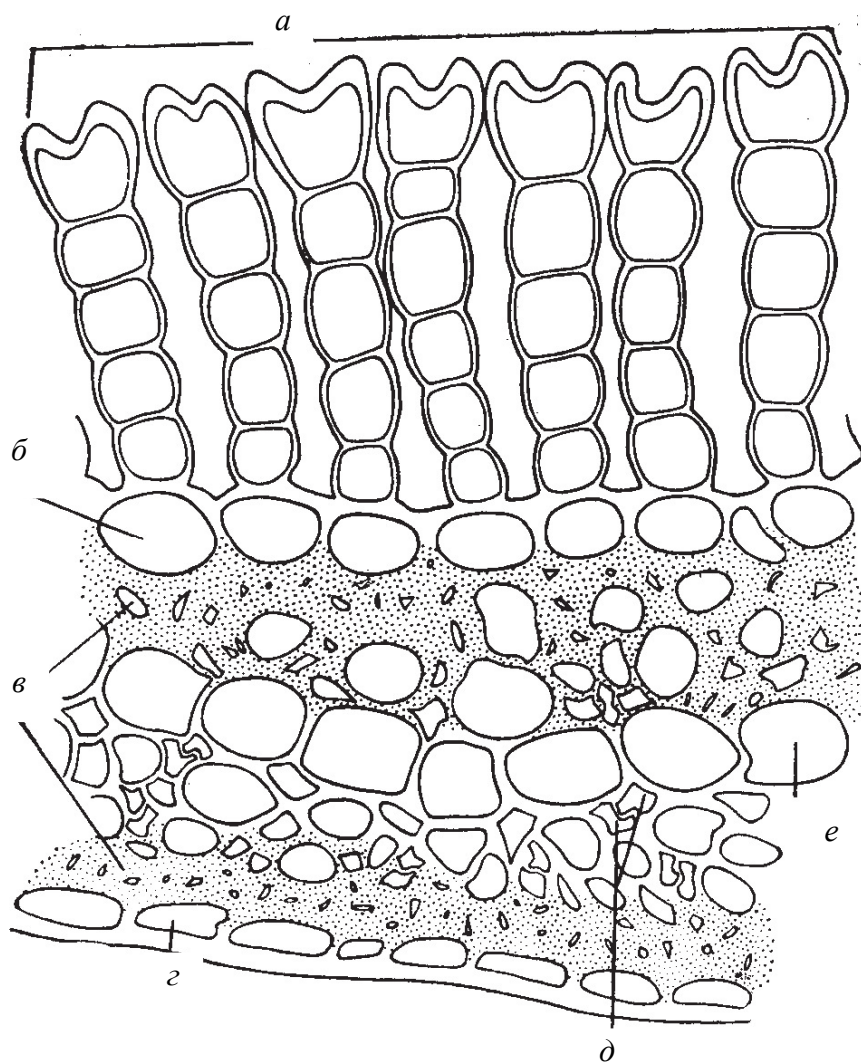


Рис. 58. Часть поперечного среза через «лист» Кукушкиного льна:  
а – ассимиляционные пластинки; б – брюшные клетки; в – стереиды;  
г – спинные клетки; д – гидроиды; е – указатели

### *Familia (семейство) Vuxbatiaceae*

*Vuxbaumia arhylla* (Буксбаумия безлистная) (рис. 60, г, д). Самый распространенный вид порядка. Встречается в северном полушарии, проникая в Арктику, а также в Новой Зеландии. Произрастает на незадернованной почве в хвойных и лиственных лесах. Предпочитает освещенные, сухие места. Ножка спорофита может достигать 2 см высоты.

## Ordo (порядок) Schistostegales

Однолетние, мелкие, мягкие растения. Протонема пластинчатая, долгоживущая. «Листья» двурядные, продольно прикрепляющиеся. Ножка спорогона мягкая и сочная. Перистом отсутствует. В порядке единственные семейство, род и вид.

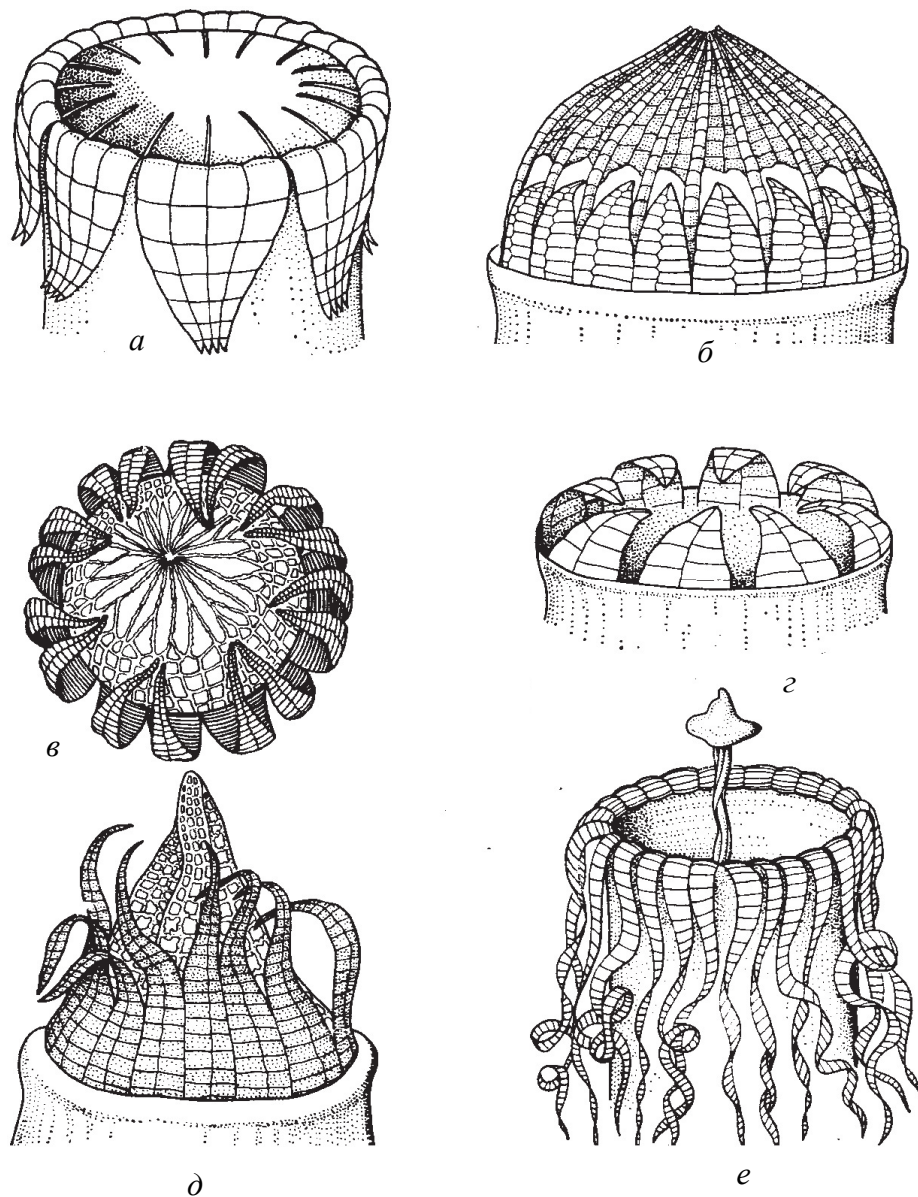


Рис. 59. Строение перистома у различных бриевых мхов:  
а – *Uloa* (Ortotrichales); б – *Cinclidium* (Bryales); в – *Timmia*;  
г – *Octoblepharum*; д – *Fontinalis* (Leucodontales); е – *Tayloria* (Funariales)

### *Familia* (семейство) *Schistostegaceae*

*Schistostega pennata* (Схистостега перистая) (рис. 60, а–в). Крошечный мох, имеющий простой неветвящийся «стебель» до 1 см высотой, об-

разующий рыхлые светло-зеленые или сизоватые дерновинки. Протонема долго сохраняющаяся. Редкий мох, встречающийся в тепло-умеренной полосе северного полушария. Известны единичные находки в Южной Сибири. Произрастает в расщелинах тенистых скал, в затемненных местах на почве, пещерах, дуплах деревьев.

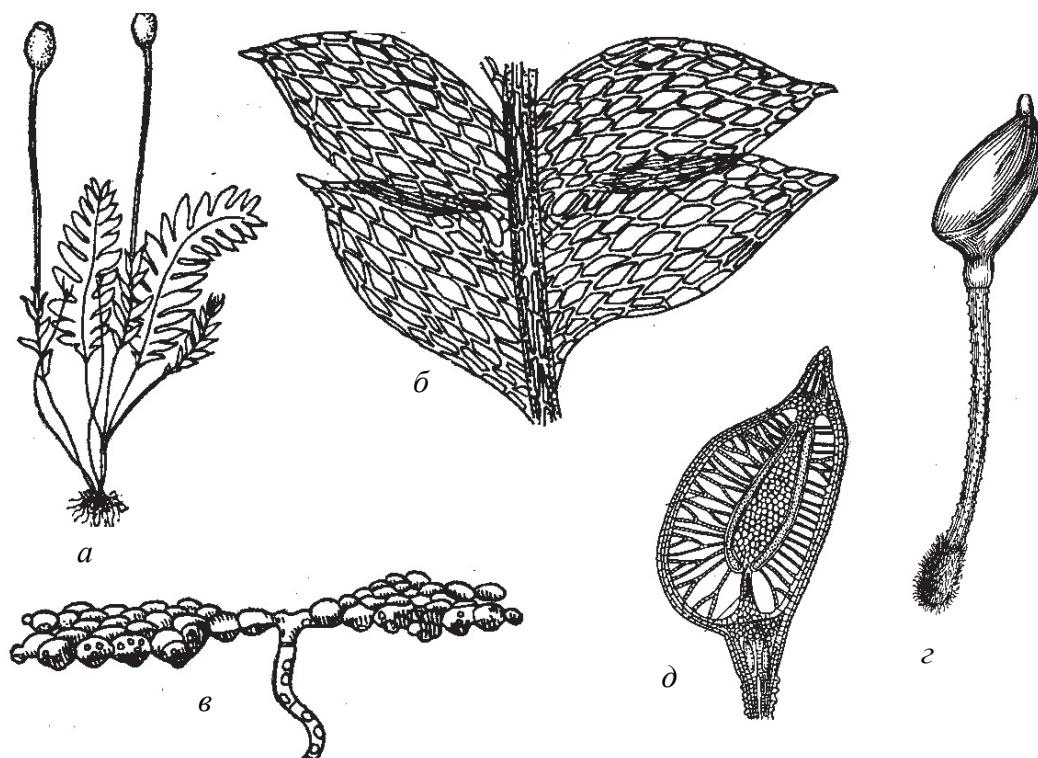


Рис. 60. *Schistostega pennata*: *a* – общий вид; *б* – клеточное строение «листья»; *в* – протонема; *Vuxbaumia arhylla*: *г* – общий вид; *д* – строение спорофита на продольном срезе

### **Ordo (порядок) Fissidentales**

Спорогоны верхушечные или боковые. Перистом простой, с 16 зубцами вверху 2(3)-расщепленными. «Листья» двурядные, с влагалищной пластинкой и крыловидным выростом на спинной стороне. В составе порядка единственное семейство с четырьмя-шестью родами, из которых самый крупный – *Fissidens* – насчитывает до 700 видов, распространенных в основном в тропических странах.

#### ***Familia (семейство) Fissidentaceae***

*Genus (род) Fissidens (Фиссиденс)* (рис. 61). Распространен в тропиках, реже в умеренных зонах. В России встречается около 15 видов. Преимущественно это мелкие, наземные, скальные, редко водные мхи. В Сибири чаще других встречаются *F. adianthoides* (Ф.адиантовый) и *F. osmundoides*

(Ф.осмундовый). Первый вид – довольно крупный: «стебель» достигает 5–15 см в высоту, а «листья» – до 3 мм длиной. Другой вид – мелкий: «стебель» до 3 см в высоту, а «листья» – до 1,7 мм длиной. Оба вида проникают в арктическую зону. Очень редким в Сибири реликтом является *F. taxifolius* (Ф.тисолистный). Собран дважды в сообществах черневой тайги: Б. А. Келлером в 1910 г. на Алтае (Змеиногорск) и А. Н. Васильевым (1973) в Кузнецком Алатау. В начале 2000-х вид обнаружен в Западном Саяне.

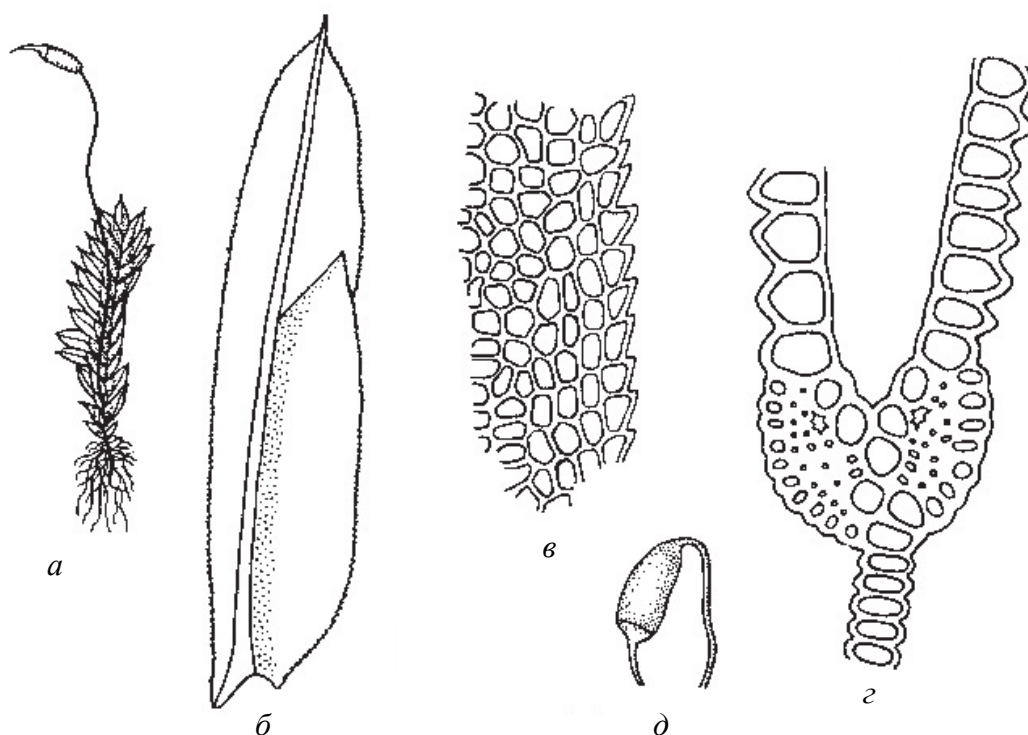


Рис. 61. *Fissidens taxifolius*: *a* – общий вид; *б* – «лист» (вид сбоку); *в* – клеточное строение верхней части края «листа»; *г* – поперечный срез через влагалищную часть «листа»; *д* – закрытая коробочка

### Ordo (порядок) *Ortotrichales*

Коробочка погружена в перихеций или на ножке. Перистом членистый, двойной, реже простой. Наружный перистом из 8 или 16 парных, широких и коротких папиллозных зубцов, внутренний из такого же количества нитевидных выростов. «Листья» с жилкой, при высыхании курчавые. В составе единственное семейство, 14 родов и около 1 000 видов. Являются эпифитами или наскальными мхами, образующими дерновинки.

#### *Familia (семейство) Ortotrichaceae*

*Genus (род) Orthotrichum (Ортотрихум)*. В составе этого рода около 200 видов, которые распространены большей частью в умеренной зоне, а в тропиках почти не встречаются. Для представителей рода характерно

наличие крупного конусовидного колпачка, отсутствие на «стебле» выводковых тел, килеватые «листья» с отогнутыми или отвороченными краями. Вид *O. obtusifolium* (Ортотрихум туполистный) – один из самых распространенных в Сибири видов, имеющий туповатые «листья», иногда обильно покрытые выводковыми тельцами. Ареал вида охватывает умеренную зону северного полушария, заходящий в Арктику. Произрастает исключительно на коре деревьев. Чаще всего на тополе и осине, реже на березе, иве, ольхе и др.

#### ***Familia (семейство) Ditrichaceae***

«Стебель» прямостоячий, в основании с ризоидами. «Листья» от ланцетных до удлинненно-шиловидных с расширенным основанием. Жилка хорошо выраженная. Коробочка прямостоячая. Зубцы периста, расщепленные до основания на два длинных, шиловидных или нитевидных зубчика или доли, часто соединенных перемычками. В семействе 17 родов.

*Ceratodon purpureus* (Цератодон пурпуровый). В России встречается единственный вид рода. Один из самых полиморфных и распространенных видов мхов на планете. Зарегистрирован на всех континентах, во всех климатических зонах, в самых различных местообитаниях. Часто поселяется и в антропогенных местообитаниях, рядом с человеком. Может произрастать на почве, скалах, валунах, стенах и крышах зданий, на гниющей древесине, разлагающихся животных остатках, на пожарищах, в тундрах, на песчаных наносах в поймах рек, на высокогорных лугах. Наиболее любопытными были факты произрастания цератодона в общественном транспорте: в основании оконных стекол внутри автобусов. Это такие участки, где скапливается грязь, вполне достаточно света и тепла. По этой причине, если машина на ходу, мох может проявлять жизнедеятельность круглый год. Подобные явления наблюдались трижды в течение 1990-х годов в г. Красноярске.

#### ***Familia (семейство) Dicranaceae***

«Стебли» прямостоячие, простые или ветвистые. «Листья» многорядные, часто обращенные в одну сторону; чаще яйцевидно-линейно-ланцетные, шиловидно заостренные (редко туповатые). Коробочка удлиненная и согнутая, на ножке. Зубцы периста красноватые, вверху бледные, более или менее расщепленные на два или три зубчика. В семействе около 50 родов.

*Genus (род) Dicranum* (Дикранум) (рис. 62). Род, насчитывающий свыше 50 видов. Как правило, это напочвенные мхи, играющие роль в экосистемах тундр, болот и хвойных лесов. В основном их распространение ограничено холодной и умеренной зонами Голарктики. Это крупные или

мелкие мхи, образующие плотные или рыхлые дерновинки. «Листья» серповидно изогнутые. Клетки в углах основания «листа» отличаются по размерам, форме и цвету от остальных. Наиболее распространенными видами являются: *Dicranum polysetum* (Дикранум многоножковый) и *Dicranum scorarium* (Дикранум метловидный). Оба вида имеют распространение в умеренной и арктической зонах северного полушария. Произрастают в лесах, на болотах, в поймах, на скалах, поселяются на почве или гнилой древесине. Это довольно крупные мхи, достигающие размеров 15 см в высоту. Различаются они морфологией «листьев»: у *D. polysetum* они попеременно-волнистые, а у *D. scorarium* – почти гладкие. Другое различие в том, что у первого вида в перихеции расположено несколько спорофитов, а у второго вида – всегда один.

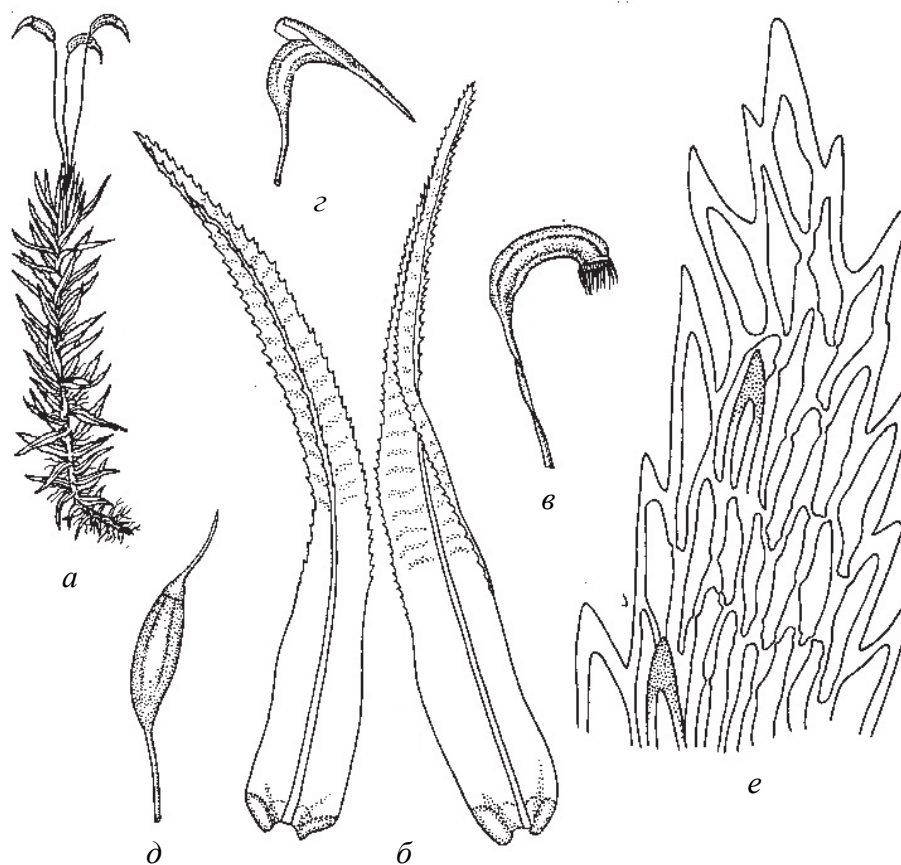


Рис. 62. *Dicranum polysetum*: *a* – общий вид; *б* – «листья»; *в* – открытая коробочка; *г* – коробочка, закрытая колпачком; *д* – закрытая коробочка без колпачка; *е* – клеточное строение верхушки «листа»

### Ordo (порядок) Dicranales

Коробочка удлиненная, чаще согнутая. Перистом простой, членистый, с 16 зубцами, цельными или расщепленными. «Листья» почти всегда с жилкой, узкие, от шиловидных до широколанцетных; клетки «листьев»

квадратные до прямоугольных, в углах основания «листа» – другой формы. В порядке 8 семейств, 86 родов и около 1 500 видов. большей частью это напочвенные, иногда скальные или эпифитные мхи.

### **Ordo (порядок) Pottiales**

Коробочка прямостоячая, правильная. Перистом простой, членистый, с 16 зубцами, часто папиллозными, иногда отсутствует. «Листья» с жилкой. Клетки основания «листа» отличаются по форме от других клеток. В порядке 4 семейства и свыше 70 родов. Представители порядка распространены преимущественно в областях с засушливым климатом. Произрастают на почве и скалах. Это много-, дву- и однолетние мхи, образующие дерновинки. Очень хорошо представлено вегетативное размножение: выводковыми тельцами, а также выводковыми и ломкими «листьями».

#### ***Familia (семейство) Pottiaceae***

В России распространено главным образом только это семейство. В целом оно включает 17 родов и свыше 350 видов. Другое, относительно малочисленное, семейство – Cinclidotaceae – представлено водными мхами.

*Genus (род) Tortula (Тортула)*. Крупный род, охватывающий свыше 200 видов, распространенных в засушливых областях умеренной зоны. «Листья» без ассимиляционных выростов, окаймленные однослойным желтоватым рядом. Жилка мощная, часто выступает из верхушки «листа» как остроконечие или волосок. Одной из самых распространенных Тортул является *T. ruralis* (Т.полевая). Ареал ее охватывает все континенты, кроме Антарктиды. Произрастает на сухих скалах, в тундрах, арктических пустынях, на остепненных сухих склонах, на песчаной почве. Очень полиморфный вид, отличающийся от других следующей особенностью: при увлажнении сухих растений их «листья» быстро отгибаются и становятся оттопыренными или отогнутыми назад. Среди тортул есть вид, способный произрастать в пустынях на барханах – *T. desertorum* (Т.пустынная). Встречается на юге Европы, Кавказе, в Средней Азии и Северной Африке.

### **Ordo (порядок) Grimmiales**

Коробочка правильная, часто наклоненная. Перистом простой, членистый, с 16 зубцами, часто расщепленными. «Листья» ланцетные с жилкой и бесцветным волоском на верхушке. Растения темноокрашенные (до почти черных) или седоватые. Многолетние мхи, образующие плотные дерновинки и подушечки. В порядке известно несколько сотен видов. Для России приводятся два семейства и около 12 родов данного порядка. Приурочены почти исключительно к каменистым субстратам. Встречаются на всех континентах, но в тропиках – только в горах.

### *Familia (семейство) Grimmiaceae*

Семейство охватывает свыше десяти родов. Одним из наиболее богато представленных является *Grimmia*. Только в России встречается около 30 видов гриммий. Напротив, другие роды семейства представлены достаточно бедно: они большей частью монотипные или олиготипные.

*Genus (род) Grimmia (Гриммия)* (рис. 63). Охватывает свыше 200 видов. Встречаются во всех зонах планеты, в тропиках – исключительно в горах. Часто гриммии являются пионерами растительности на камнях и скалах, способствуют выветриванию горных пород и заселению их другими растениями и животными. Для многих видов характерна строгая приуроченность к силикатным или известковым породам, и они крайне требовательны в отношении химического состава субстрата. Дерновинки гриммий кажутся серо-зелеными или сизоватыми от бесцветных волосков, которые представляют собой центральную жилку, выходящую из верхушки «листа». К числу достаточно распространенных видов можно отнести *G. ovalis* (Гриммия овальная). Он зарегистрирован на всех континентах, кроме Антарктиды, обычен в арктической зоне.

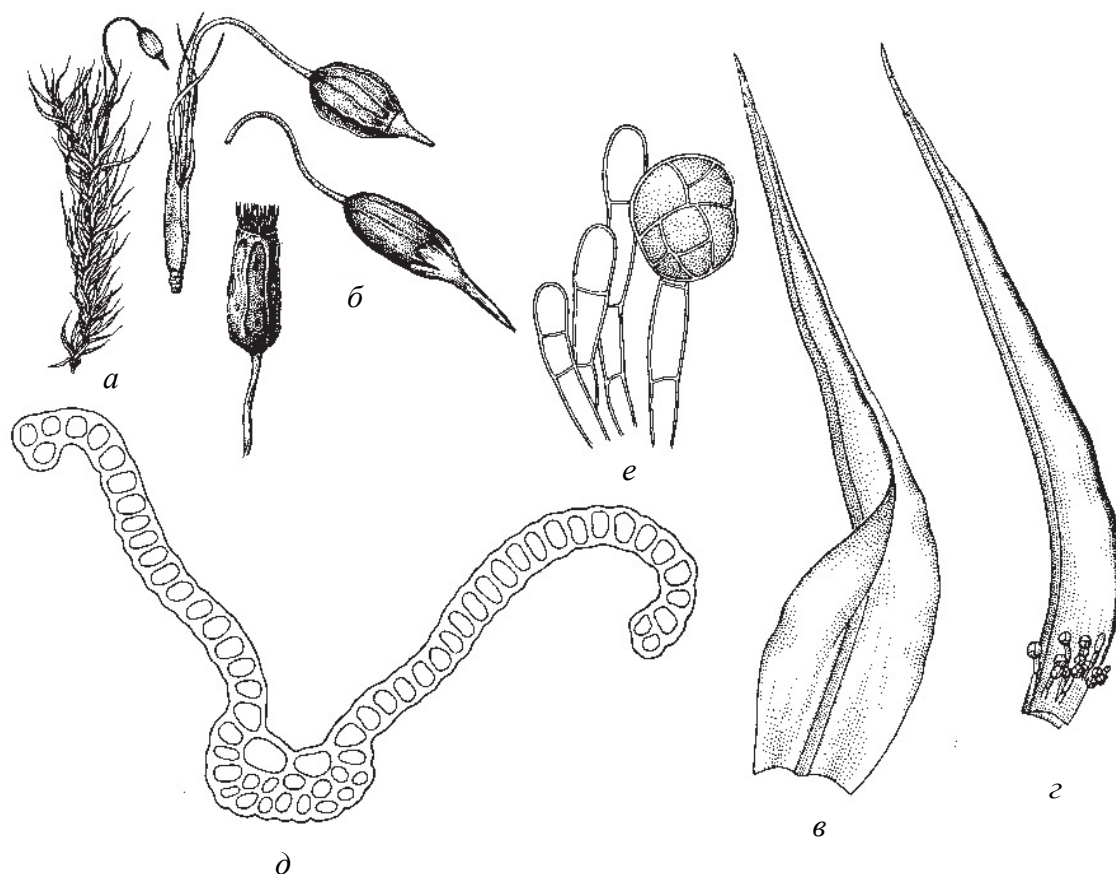


Рис. 63. *Grimmia trichophylla*: *a* – общий вид; *б* – коробочка (на разных стадиях созревания); *в* – «лист»; *г* – «лист» с выводковыми телами; *д* – клеточное строение на поперечном срезе «листа»; *е* – выводковые тела

К числу достаточно редких видов семейства относится *Jaffueliobryum latifolium* (Жаффюелиобриум широколистный). Он же единственный вид рода. Распространен на юге Сибири, в Центральной и Восточной Азии и на Аляске. Предпочитает освещенные, сухие, известняковые скалы. В окрестностях г. Красноярска встречается в заповеднике «Столбы». Характеризуется почти округлыми, нескладчатыми «листьями», внезапно переходящими в длинный волосковидный кончик. Другой вид и род, еще более редкий – *Indusiella thianshanica* (Индузиелла тяншанская), занесен в «Красную книгу» России. Распространение вида разорвано на отдельные фрагменты: Кавказ, Средняя Азия, Саяны, Дальний Восток. Местообитания такие же, как у Жаффюелиобриума. «Листья» индузиеллы в средней и верхней частях почти свернуты в трубку или спирально внутрь.

### **Ordo (порядок) Funariales**

Однолетние или двулетние мхи, обитающие на почве или органическом субстрате. «Листья» обычно на верхушке розетковидно собранные. Клеточная сеть «листа» очень рыхлая. Перистом членистый двойной, простой или отсутствует. В составе порядка 6 семейств, 26 родов, свыше 300 видов.

### **Familia (семейство) Funariaceae**

Центральное семейство порядка. Включает 9 родов и около 250 видов, встречающихся на всех континентах, главным образом на влажной почве равнин. Растения низкие, бледно-зеленые, образуют рыхлые дерновинки на почве или растут группами.

*Funaria hygrometrica* (Фунария гигрометрическая) (рис. 64). Представляет самый крупный род (около 200 видов) семейства. Фунария гигрометрическая – самый распространенный вид порядка. Ареал ее охватывает все континенты, кроме Антарктиды. Встречается во всех климатических зонах. Это типичный нитрофил, поселяющийся на пожарищах, вблизи жилья, на стенах зданий, обнаженной почве полей и лугов, в тундрах, на скалах. Видовое название обусловлено гигроскопичностью ножки спорофита: во влажных условиях она скручивается спирально, в сухих – распрямляется.

### **Familia (семейство) Splachnaceae**

В семействе 8 родов и около 100 видов. Распространены в холодной, умеренной и теплой зонах. Поселяются на гнилых органических остатках растительного и животного происхождения, часто на экскрементах. Образуют довольно плотные дерновинки, переплетенные ризоидным войлоком. Самыми необычными являются представители рода *Splachnum* (Сплахнум). Благодаря особому строению коробочки (гипофиза очень широкая,

сильно вздутая) и ее яркой расцветке они больше напоминают грибы. Виды *Splachnum luteum* (Сплахнум желтый) и *Splachnum rubrum* (Сплахнум красный), хорошо различающиеся цветом гипофиз коробочек, поселяются на разложившихся экскрементах крупного рогатого скота или на болотах. Кроме рода *Splachnum* достаточно распространенными являются *Tetraplo-don* (Тетраплодон) и *Tayloria* (Тайлория). Среди перечисленных родов есть виды, трофически специализирующиеся на экскрементах северного оленя, леммингов, птиц, хищных животных, коров, трупах мелких животных и северного оленя.

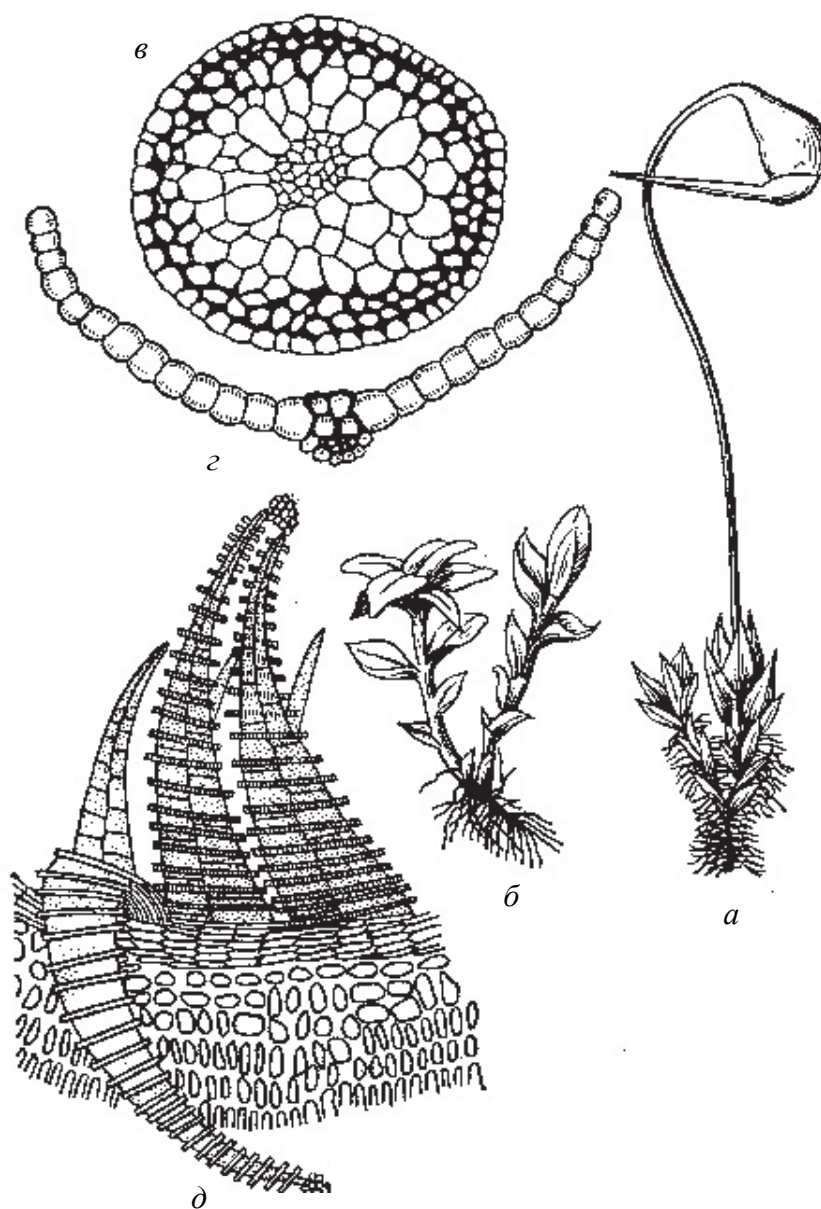


Рис. 64. *Funaria hygrometrica*: *a* – общий вид спороносящего растения; *б* – стерильные гаметофиты; *в* – поперечный разрез «стебля»; *г* – поперечный разрез «листа»; *д* – участок верхней части коробочки с перистомом

## **Ordo (порядок) Bryales**

Многолетние мхи разнообразного облика: от мелких (несколько миллиметров в высоту) до довольно крупных, достигающих 30 см. Коробочка наклоненная или повислая, на длинной ножке. Перистом двойной, из 16 зубцов. Многообразны по типам вегетативного размножения. «Листья» с жилкой. Порядок охватывает 16 семейств, 62 рода и около 2 000 видов. Преимущественно это лесные и болотные, напочвенные, реже скальные мхи северного полушария. В южном полушарии довольно разнообразны эпифиты.

### ***Familia (семейство) Bryaceae***

Наиболее богатое видами семейство, объединяющее 17 родов и около 1 300 видов. Хорошо представлено на всех континентах. Это многолетние напочвенные мхи, образующие дерновинки или группы. «Стебель» прямостоячий или восходящий. «Листья» многорядные, увеличивающиеся в размерах к верхушке «побега», где скучены, собраны в хохолок или розетку. Жилка хорошо развита, достигает верхушки «листа» или выходит из нее. Ножка спорофита вверху более или менее согнутая. Коробочка от прямостоячей до повислой, правильная или неправильная, различной формы.

*Genus (род) Bryum (Бриум)* (рис. 65; 66, а). Самый крупный род семейства, включающий около 800 видов. В России встречается около 80 видов. Характерные особенности: «листья» окаймленные, темно- или желто-зеленые, с выступающей жилкой, на верхушке «побега» собраны в хохолок или равномерно распределены. Клетки «листа» толстостенные, широкоромбические. Среди бриумов встречаются повсеместно распространенные виды, имеющие широкую экологическую амплитуду. Например, *Bryum argenteum* (Бриум серебристый), который своим ареалом охватывает все континенты Земли, произрастает как в естественных (обнажения почвы, берега рек, тундры, скалы), так и в антропогенных местообитаниях (стены и крыши зданий, обочины дорог и троп и др.). Имеет беловатые, а в сухом состоянии серебристые «листья». Другой вид – *Bryum bimum* (Бриум двулетний) – встречается также на всех континентах, включая Антарктиду, но более редок и предпочитает ненарушенные местообитания. Поселяется на заболоченных лугах, торфяниках, в расщелинах известняковых скал.

Некоторые сибирские виды бриумов являются чрезвычайно редкими и известны из единичных местонахождений: *Bryum sibiricum* (Бриум сибирский) с Енисея выше устья р. Нижней Тунгуски описан С. О. Линдбергом и Г. В. Арнеллем; *Bryum altaicum* (Бриум алтайский) описан с Алтая в начале XX века В. Ф. Бротерусом.

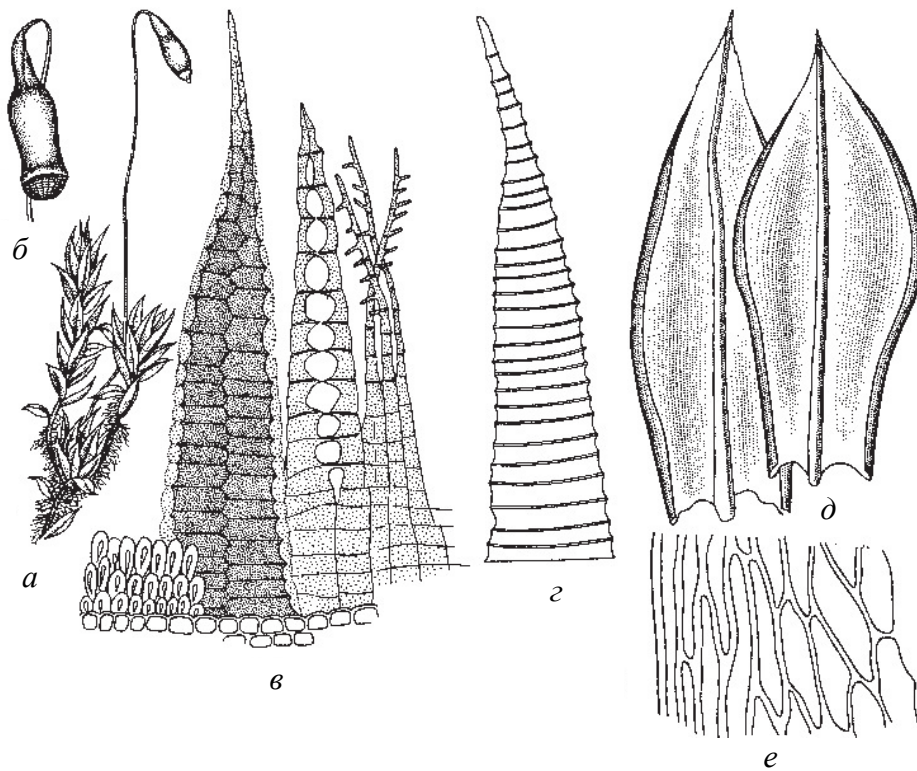


Рис. 65. *Bryum vimum*: *a* – общий вид; *б* – раскрытая коробочка; *в* – часть перистома; *г* – зубец наружного перистома с внутренней стороны; *д* – «листья»; *е* – клетки края верхней части «листа»

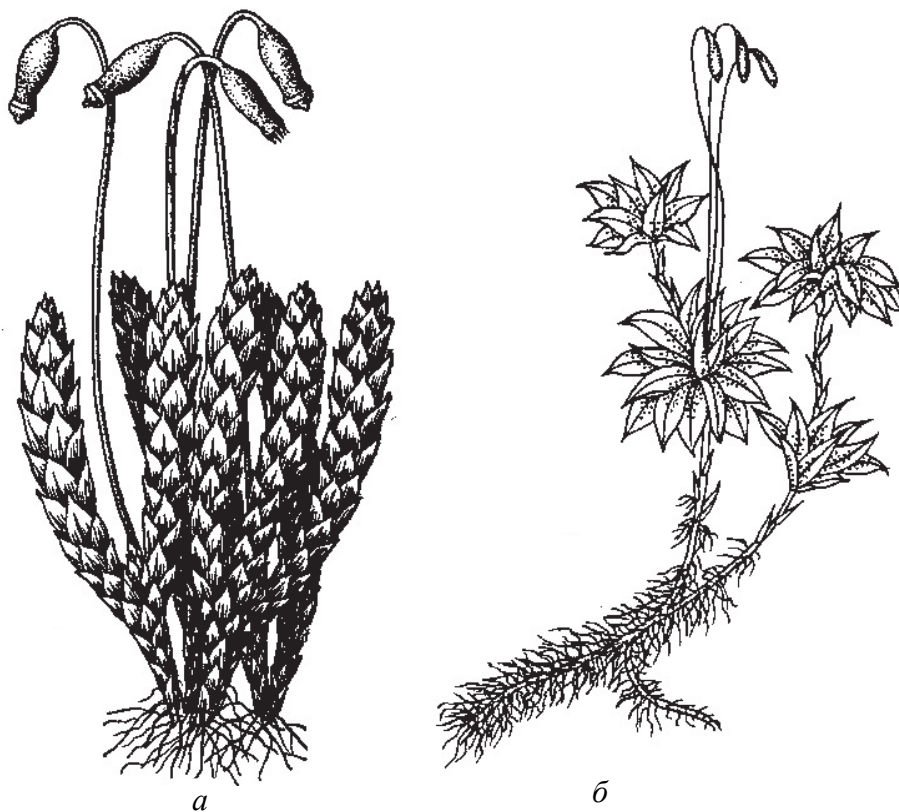


Рис. 66. Представители семейства бриевых: *a* – *Bryum argenteum*; *б* – *Rhodobryum roseum*

*Rhodobryum roseum* (Подобриум розетковидный) (рис. 66, б). Один из немногих видов тропического рода широко распространенный в умеренной зоне. Ареал охватывает северное полушарие. Проникает в арктическую зону. Произрастает на сырой почве в лесах, зарослях кустарников, по берегам рек, у подножия скал. Характерной особенностью вида, в отличие от бриумов, является то, что «листья» собраны на верхушке «побега» розеткой, напоминающей розу. Благодаря этой особенности растение и получило родовое название, состоящее из двух слов «роза»+ «мох». Это довольно крупное растение, достигающее 5–10 см высоты, и до 2 см в диаметре розетки «листьев».

### ***Familia* (семейство) *Mniaceae***

Охватывает более 10 родов, приуроченных к лесным и горным регионам северного полушария. Мхи относительно крупных размеров, образующие рыхлые дерновинки. «Стебель» обычно прямостоячий. «Листья» на верхушке «побега» крупные, скучены в розетки, нижние – мелкие, отличаются также формой. Жилка мощная: доходит до верхушки «листа» или исчезает немного раньше. Коробочка наклоненная или повислая, редко горизонтальная или прямостоячая, различной формы. Многие представители произрастают в лесах, иногда на сырых, заболоченных участках.

*Genus* (род) *Mnium* (Мниум). Наиболее крупный и широко распространенный в семействе род, охватывающий около 80 видов. Растения с темно-, светло-, буровато-зелеными дерновинками. «Стебель» покрыт густым ризоидным войлоком, в основании часто с развитыми «побегами», прямостоячими или полегающими, укореняющимися. «Листья» по краю обычно окаймленные, зубчатые или цельнокрайние. Перистом двойной: наружный и внутренний одинаковой длины. В недавнее время финским ботаником Т. Копоненом Мниум разделен на несколько более мелких, но естественных родов. К *Mnium* в узком смысле относятся растения, имеющие зубчатые по краю «листья», как правило окаймленные. Одним из наиболее широко распространенных видов является *Mnium stellare* (Мниум звездчатый). Встречается на лесной сырой почве, по берегам рек, на скалах, гниющих стволах деревьев. Ареал охватывает умеренную зону северного полушария. Неокаймленные серповидные «листья» характерны для рода *Trachycystis* (Трахицистис). В Сибири встречается один вид – *T. ussuriensis* (Т. уссурийский). Это довольно редкий реликт, имеющий разорванные фрагменты ареала на Кавказе, в Южной Сибири и на Дальнем Востоке. Для рода *Rhizomnium* (Ризомниум) характерно наличие на «листьях» хорошо выраженной каймы и их цельнокрайности. Дерновинки темно- или черновато-зеленые. В роде *Plagiomnium* (Плагиомниум), похожем на предыдущий, несколько менее выражена кайма «листьев», часто по

краю зубчатых. Очень распространен в умеренной полосе Голарктики вид *Plagiomnium cuspidatum* (Плагиомниум остроконечный). Произрастает на сырой лесной почве, основаниях стволов деревьев, колоднике, на валунах и скалах.

#### ***Familia (семейство) Aulacomniaceae***

В этом семействе всего два рода, причем один распространен в южном, а другой – в северном полушариях.

*Genus (род) Aulacomnium (Аулакомниум)*. Представители этого рода играют большую роль в растительном покрове болот лесной и тундровой зон. Образуют плотные или рыхлые дерновинки. Растения покрыты густым ризоидным войлоком. «Стебель» густо облиственный, пятиугольный, имеет центральный пучок. Вид *Aulacomnium palustre* (Аулакомниум болотный) произрастает на болотах и в других заболоченных местообитаниях (лесных, горных, арктических и др.) на всех континентах, кроме Антарктиды. Другой вид – *A.turgidum* (А.вздутый) – имеет более ограниченный (голарктический) ареал и тяготеет к горным и высокоширотным заболоченным или достаточно сырым участкам.

#### ***Familia (семейство) Meesiaceae***

Большей частью голарктическое семейство, представители которого – типичные гигрофильные роды – являются торфообразователями на низинных болотах. Образуют стройные, высокие, неблестящие, густые дерновинки, имеющие сверху желто-буро-зеленый, а внутри ржаво-бурый или черный цвета. «Стебель» прямостоячий, 3–8-рядно «облиственный», густо покрыт ризоидным войлоком.

*Genus (род) Meesia (Меезия)*. Характерные особенности – прямо отстоящие или оттопыренные «листья» с гладкими (без папилл) клетками; наружный перистом более короткий, чем внутренний. В России встречаются четыре вида. Наиболее часто встречается *M.triquetra* (М.трехгранная). Произрастает на различных типах болот в северном полушарии.

#### **Ordo (порядок) Leucodontales**

Порядок выделен в недавнее время из состава более крупного искусственного *Isobryales*. Это скальные, напочвенные, водные и эпифитные мхи. Размеры – от мелких до довольно крупных. Образуют рыхлые или подушковидные дерновинки, свисающие с деревьев или камней, иногда плавающие в воде сплавины. Первичный «стебель» обычно ползучий, вторичный – прямой, восходящий или свисающий, разветвленный различным образом: кустисто, древовидно, перисто, радиально или в одной плоскости. Спорогонии часто боковые. Перистом двойной, простой или отсутствует.

Колпачок относительно небольших размеров. В России встречаются представители 8 семейств из состава данного порядка.

#### ***Familia (семейство) Leucodontaceae***

Преимущественно крупные, жесткие, эпифитные и скальные мхи. Первичный «стебель» ползучий, разветвленный, с ризоидами. Вторичные «стебли» многочисленные, густо всесторонне «облиственные», простые или разветвленные. «Листья» яйцевидные или ланцетные, низбегающие, вогнутые, продольно-складчатые, обычно цельнокрайние. Жилка простая или двойная, в редких случаях отсутствует. Из семи родов, входящих в семейство, в России представлены три.

*Leucodon sciuroides* (Левкодон беличий). Единственный вид рода и семейства, встречающийся в Сибири. Приурочен к южной части региона. В пределах Голарктики тяготеет к умеренной и теплой зонам. Поселяется на стволах деревьев и скалах. В Сибири это редкий, реликтовый вид.

#### ***Familia (семейство) Fontinalaceae***

Семейство объединяет довольно крупные водные (плавающие или погруженные) мхи. «Стебель» трехгранно- или округло-облиственный, внизу оголенный, пучком ризоидов прикреплен к подводным камням или древесине. «Листья» трехрядные, отстоящие или обращенные в одну сторону.

*Genus (род) Fontinalis* (Фонтиналис). Для этого рода характерны безжилковые «листья», прилегающие или всесторонне обращенные. Наиболее распространенный вид – *F. antipyretica* (Ф.противопожарный) – распространен в стоячих и текущих водах в арктической, умеренной и теплой зонах северного полушария. Может достигать гигантских для мхов размеров – до полуметра.

#### ***Familia (семейство) Climaciaceae***

Распространено исключительно в умеренной зоне северного полушария, во влажных местах. Характерно наличие стелющегося подземного «стебля» и приподнимающегося от него вторичного «стебля», который наверху древовидно разветвлен и покрыт парафиллиями.

*Climacium dendroides* (Климациум древовидный) (рис. 67). Довольно крупный гигрофильный мох, напоминающий обликом небольшое деревцо высотой до 15 см. Единственный вид семейства, который имеет широкое распространение. Ареал охватывает умеренные широты северного полушария. Произрастает на сырых и мокрых лугах, на болотах, по берегам озер, рек и ручьев.

### *Familia (семейство) Neckeraceae*

Это большей частью тропическое семейство, состоящее из 16 родов и свыше 400 эпифитных и эпилитных видов. Относительно крупные, блестящие мхи. Вторичные «стебли» неккеровых прямые или свисающие, обычно плоско-перисто-разветвленные, плоскооблиственные. «Листья» языковидные, с простой или двойной жилкой, иногда без нее.

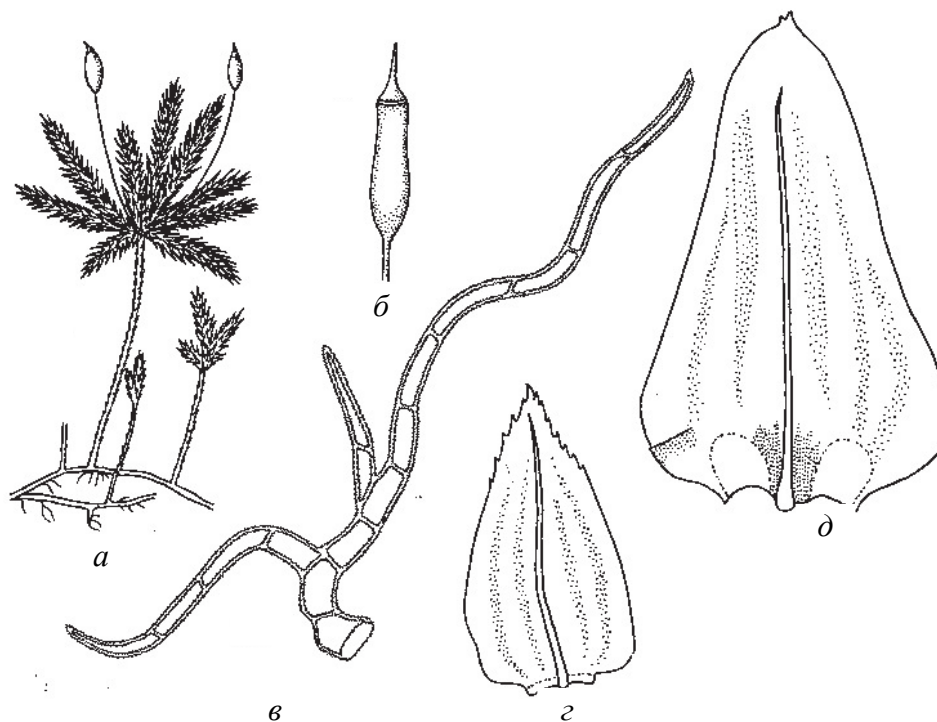


Рис. 67. *Climacium dendroides*: а – общий вид; б – закрытая коробочка; в – парафиллии; г – веточный «лист»; д – «стеблевой лист»

*Genus (род) Neckera (Неккера)*. Характеризуется почти безжилковыми и цельнокрайними «листьями», которые у многих видов поперечно-волнистые. Самое широкое распространение в семействе имеет *Neckera repnata* (Неккера перистая). Необычен ареал вида: умеренная и теплая зоны северного полушария с проникновением в южное полушарие, где зафиксирован только в Австралии, Новой Зеландии и Тасмании. Произрастает как эпифит на стволах деревьев, иногда на скалах. В Сибири имеет разрозненные местонахождения и является реликтом доледникового возраста.

*Genus (род) Homalia (Гомалия)*. Род, близкий предыдущему. Отличается более выраженной жилкой, почти доходящей до середины «листа», пильчатыми верхушками «листьев» и неправильной разветвленностью. Широко распространен только вид *Homalia trichomanoides* (Гомалия трихомановидная). Ареал охватывает умеренную и теплую зоны северного полушария. В Сибири встречается только на юге как редкий реликтовый вид. Поселяется на скалах или стволах лиственных деревьев.

## **Ordo (порядок) Hurnales**

Порядок представлен напочвенными, скальными и эпифитными мхами, образующими дерновинки или ковры. «Стебли» лежачие до восходящих, ветвистые. Спорогонии боковые. Коробочка наклоненная, реже прямостоячая. Перистом двойной. Колпачок клубуковидный. В порядке около 20 семейств, 200 родов и свыше 3 000 видов.

### ***Familia (семейство) Thuidiaceae***

Семейство охватывает 17–18 родов и около 300 видов, распространенных в умеренных и теплых зонах земного шара. Это нежные тонкие или мощные растения, образующие рыхлые или густые дерновинки. «Стебель» у туидиевых с парафиллиями и может иметь перистое ветвление различного типа. «Стеблевые» и веточные «листья» различаются, их клетки мелкие, папиллозные.

*Abietinella abietina* (Абиетинелла елеобразная). Единственный представитель рода, распространенный в России. Это довольно крупный мох, предпочитающий сухие местообитания: солнечные склоны, опушки, скалы и др. «Стебель» достигает 15 см в высоту, однажды перисто-ветвистый. «Листья» имеют хорошо развитую жилку. Абиетинелла образует рыхлые, жесткие, буровато-зеленые дерновинки. Распространена в умеренной полосе северного полушария.

*Genus (род) Thuidium* (Туидиум). Для этого рода характерно наличие дважды-, триждыперисто-ветвящихся «стеблей», образующих рыхлые плоские, зеленые или темно-зеленые дерновинки. Это самый крупный род семейства, охватывающий свыше 150 видов, распространенных в Восточной Азии, Африке и Южной Америке. В России известно 9 видов, большей частью дальневосточных. Наиболее распространены *Thuidium philibertii* (Туидиум Филибера) и несколько реже – *Thuidium delicatulum* (Туидиум нежненький). Оба вида приурочены к умеренным и теплым областям северного полушария с проникновением в Центральную и Южную Америку. Произрастают на почве в лесах, на гнилой древесине, скалах, основаниях стволов деревьев, лугах.

### ***Familia (семейство) Amblystegiaceae***

Напочвенные, скальные, болотные, эпифитные, водные мхи, образующие рыхлые или густые дерновинки. «Стебель» разветвленный, чаще без парафиллий. «Листья» с простой, реже с двойной жилкой, иногда без нее. Клетки «листа» прозенхиматические, гладкие, дифференцированы по форме в углах основания. Представители распространены в холодных и умеренных широтах Земли. В семействе более 16 родов и около 250 видов.

*Genus (pod) Amblystegium (Амблистегиум)*. Мхи средних и мелких размеров, образующие зеленые или желто-зеленые, иногда блестящие плоские дерновинки и коврики. «Стебель» ползучий и приподнимающийся. «Листья» прямо отстоящие или назад отогнутые. Наиболее распространенный вид – *Amblystegium serpens* (Амблистегиум ползучий). Ареал мха охватывает холодные, умеренные и теплые зоны северного полушария, проникает в Южную Америку и Новую Зеландию. Произрастает в лесах на основаниях стволов лиственных деревьев, на гниющей древесине, на скалах, а иногда на почве.

*Genus (pod) Drepanocladus (Дрепанокладус)*. Самый крупный род семейства. Виды рода можно встретить в самых разных местообитаниях. Образуют густые и рыхлые, обычно блестящие дерновинки. «Листья» большей частью серповидно согнутые и обращенные в одну сторону. Самый распространенный вид – *Drepanocladus uncinatus* (Дрепанокладус крючковатый). Он встречается не только в лесах Голарктики, но также зарегистрирован в антарктических и субантарктических широтах, горах Южной Америки и Восточной Африки. Фрагменты ареала в южном полушарии сильно изолированные. Очень широка экологическая амплитуда вида: он встречается на гумусе и лесной почве, на стволах и ветвях деревьев, пнях и выступающих корнях, на старой древесине и скалах. Описано большое количество внутривидовых разновидностей и форм.

*Genus (pod) Calliergon (Каллиергон)*. Более или менее крупные болотные или водные мхи, образующие рыхлые обширные дерновинки или растущие отдельными «побегами» среди других мхов. «Стебель» прямой; разветвленный или простой. «Листья» черепитчатые или прямо отстоящие. В Сибири широко распространены несколько видов: *C. sarmentosum* (К. лозовидный), образующий дерновинки красно-зеленого или черноватого цвета; *C. giganteum* (К. гигантский) – двудомный, имеет «стебель» до 30 см в высоту; *C. cordifolium* (К. сердцевиднолистный) – однодомный, «стебель» до 20 см в высоту. Произрастают в различных переувлажненных местообитаниях.

### ***Familia (семейство) Brachytheciaceae***

Представители этого семейства образуют более или менее блестящие дерновинки. «Стебель» лежачий или прямостоячий, по-разному перистоветвящийся, часто со столонами. «Листья» складчатые, по краю обычно пильчатые. Жилка простая или двойная. Коробочка чаще согнутая, горизонтальная или прямостоячая. Брахиитециевые распространены широко по всей Земле, а в умеренной зоне являются характерными компонентами лесной и отчасти болотной растительности. Довольно многообразны: охватывают более 23 родов.

*Genus (pod) Brachythecium (Брахитециум)* (рис. 68). Род, довольно богатый видами. В России встречается более 25 видов. Имеют более или менее продольно-складчатые, из широкого основания длинно- или короткозаостренные, прилегающие к «стеблю» «листья». Клетки «листа» удлиненно-ромбические. К числу довольно обычных можно отнести *Brachythecium salebrosum* (Брахитециум шероховатый), который поселяется на стволах и выступающих корнях деревьев, на лесной почве и затененных скалах, гипновых и осоковых болотах, приречных лугах и тундрах. Широко распространен в арктических и умеренных широтах северного полушария, а также встречается в Антарктике и на о. Тасмания. Другой вид – *Brachythecium rutabulum* (Брахитециум кочерга) – имеет также широкое распространение, но встречается гораздо более редко. Поселяется на почве во влажных тенистых местах, на камнях и скалах, выступающих корнях деревьев.

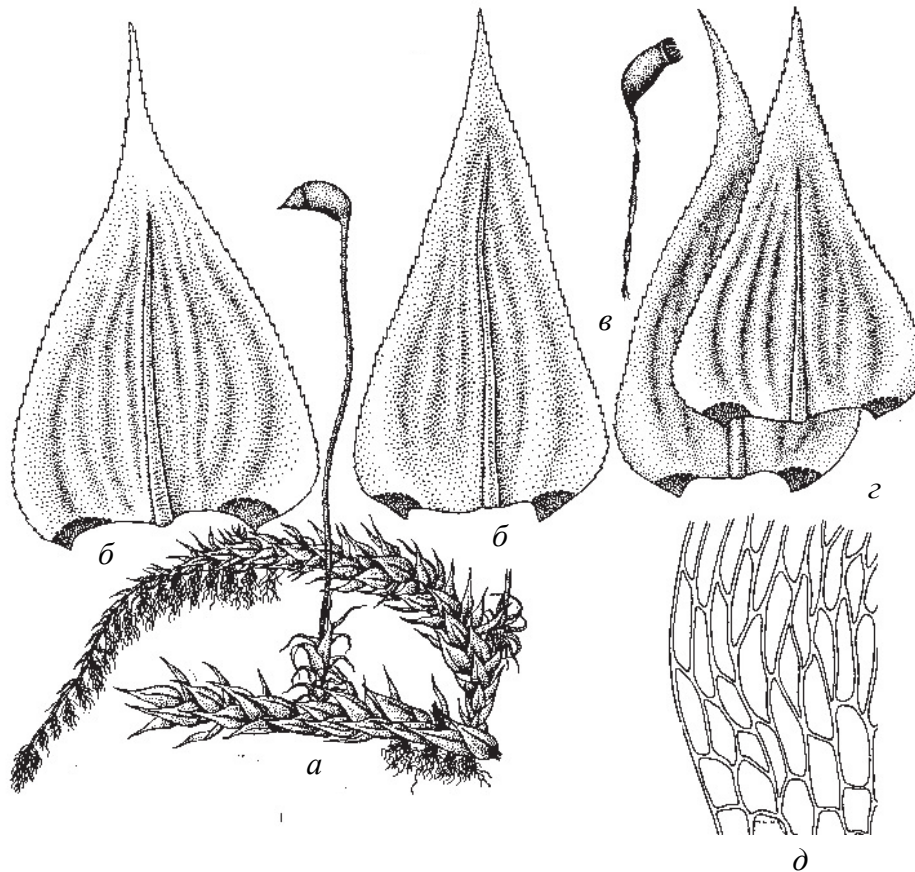


Рис. 68. *Brachythecium rutabulum*: *а* – общий вид; *б* – «стеблевые листья»; *в* – раскрытая коробочка; *г* – веточные «листья»; *д* – клетки угла основания «стеблевого листа»

*Tomenthypnum nitens* (Томентгипнум блестящий). Этот вид является единственным представителем рода. Характеризуется прямостоячим, более или менее правильно перисто-ветвистым «стеблем», густо покрытым ризоидным войлоком. Довольно обычный для холодной и умеренной зон се-

верного полушария мох. Произрастает на различного типа болотах (гипновых, сфагновых, травянистых и др.), в тундрах, арктических пустынях.

*Genus (род) Cirriphyllum (Циррифиллум)*. У представителей этого рода характерная форма «листьев»: яйцевидные или продолговатые, сверху закругленные, с длинной волосовидной верхушкой или внезапно узколанцетно- или волосовидно-суженные. В Сибири встречаются два вида: *Cirriphyllum piliferum* (Циррифиллум волосоносный) – достаточно редок, приурочен к югу региона, характерный напочвенный мох черневой тайги, реликт доледникового периода; другой – *Cirriphyllum cirrosum* (Циррифиллум усатый) – более обычен, проникает в Арктику, произрастает на почве в лесах, на скалах, в тундрах, на болотах, в арктических пустынях. Оба таксона имеют голарктический ареал, но у *Cirriphyllum piliferum*, который более теплолюбив, он сдвинут к югу.

### ***Familia (семейство) Нурпасеае***

Мелкие или крупные напочвенные, скальные или эпифитные мхи, образующие плотные или рыхлые блестящие дерновинки. «Стебель» обычно ползучий, реже прямостоячий, перисто-ветвящийся, с обильными ризоидами, а в местах ветвления с парафиллиями. «Листья» чаще серповидно согнутые. В углах основания «листа» имеется группа дифференцированных по форме клеток. Жилка короткая, двойная или отсутствует. В семействе около 30 родов и свыше 600 видов. Некоторые роды приурочены к умеренным, другие – к тропическим широтам.

*Pyloisiella polyantha (Пилезиелла многоцветковая)*. Самый распространенный вид семейства. Поселяется на старых стволах и корнях деревьев, реже – на силикатных скалах. Ареал охватывает холодную и умеренную зоны северного полушария. Это относительно мелкий мох, образующий дерновинки темно- или желто-зеленого цвета и имеющий прямые или слабосогнутые вниз и обращенные в одну сторону «листья» с плоскими краями.

*Genus (род) Нурпум (Гипнум)*. Крупный род, охватывающий более 60 видов. Приурочен к умеренной зоне северного полушария. Гипнумы – мелкие или очень крупные мхи, образующие зеленые, желтоватые, буроватые, золотистые блестящие дерновинки или коврики. «Стебель» лежачий или приподнимающийся. «Листья» часто серповидно изогнутые. *Nurpum lindbergii* (Гипнум Линдберга) – один из распространенных видов. Произрастает на влажных лугах, болотах, на древесине и скалах, в моховых и мохово-лишайниковых тундрах.

*Ptilium crista-castrensis (Птилиум гребенчатый)*. Единственный вид рода. Довольно широко распространен в таежных экосистемах северного полушария. Проникает в Арктику. Поселяется на почве, гниющей древеси-

не, скалах, покрытых гумусом. Довольно крупный мох, достигающий иногда более 20 см в высоту. «Стебель» правильно перисто-ветвистый в одной плоскости.

### ***Familia (семейство) Hylocomiaceae***

Довольно крупные, жесткие мхи, образующие рыхлые зеленые или желто-зеленые дерновинки. «Листья» с двойной жилкой, или жилка отсутствует. Клетки «листа» линейные. Коробочка наклоненная или повислая, иногда горбатая. Крышечка коническая. Представители семейства распространены в основном в холодной и умеренной зонах северного полушария.

*Hylocomium splendens* (Гилокомиум блестящий). Единственный широко распространенный вид рода. Поселяется на почве и скалах в лесах, на лугах, в арктических пустынях. «Стебель» до 20 см длиной, правильно перисто-ветвистый (одиножды-дважды-трижды), образует годичные этажи прироста. Парафиллии многочисленные.

*Pleurozium schreberi* (Плевроциум Шребера). Единственный широко распространенный вид рода. Ареал голарктический с проникновением в Центральную и Южную Америку. Поселяется на сухой лесной почве в лесах, на лугах, в тундрах, на осоковых и моховых болотах. «Стебель» до 15 см длиной, восходящий или прямостоячий, правильно перисто-ветвистый, с красной корой, без парафиллий.

*Genus (род) Rhytidiadelphus* (Ритидиадельфус) (рис. 69). Небольшой род, представленный в холодной и умеренной зонах северного полушария. Это крупные растения, образующие рыхлые дерновинки. «Стебель» лежащий или прямостоячий, ветвистый, без парафиллий. «Листья» рыхло или густо сидящие, оттопыренно отогнутые до обращенных в одну сторону, без выраженной жилки. В России представлено 5 видов. Наиболее распространен – *Rhytidiadelphus triquetrus* (Ритидиадельфус трехгранный). Ареал охватывает северное полушарие, где кроме умеренной полосы вид проникает в Арктику и Африку. Чаще всего произрастает на почве в лесах, кроме этого, ритидиадельфус трехгранный можно встретить в лишайниково-моховых тундрах и на лугах.

### ***Familia (семейство) Rhytidiaceae***

К семейству относятся довольно крупные напочвенные или скальные мхи, образующие мощные и жесткие дерновинки. «Листья» серповидно изогнутые, обращенные в одну сторону, продольно-складчатые, в верхней части поперечно-морщинистые.

*Rhytidium rugosum* (Ритидиум морщинистый). Единственный широко распространенный вид, встречающийся в России. Ареал охватывает холодную, умеренную и теплую зоны северного полушария. Это относитель-

но сухо- и светолюбивый мох. Произрастает на покрытых гумусом, освещенных известковых скалах, на почве, в разреженных сухих лесах, в различных тундрах, арктических пустынях. «Стебель» ритидиума морщинистого достигает 5–12 см высоты.

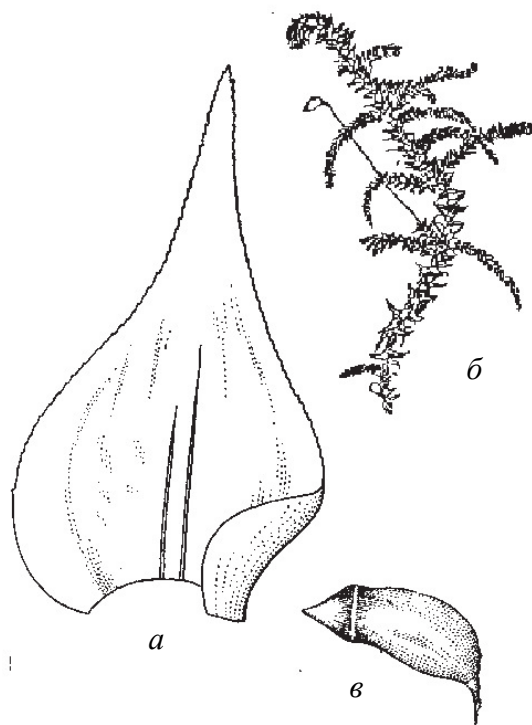


Рис. 69. *Rhytidiadelphus triquetrus*: *a* – «лист»;  
*б* – общий вид; *в* – закрытая коробочка

### ***Familia (семейство) Plagiotheciaceae***

Мягкие растения, образующие рыхлые или плотные, блестящие дерновинки. «Стебель» ползучий, обычно плоско «облиственный». Латеральные «листья» несимметричные. Жилка короткая, двойная или неравно вильчатая. Коробочка прямостоячая до наклоненной. Наружный перистом из ланцетных зубцов. Зубцы внутреннего перистома на относительно высокой основной перепонке. Виды этого семейства распространены по всему земному шару, с преобладанием родов в южном полушарии.

*Genus (род) Plagiothecium (Плагиотециум)*. Более или менее крупные мхи, образующие мягкие ярко- или желто-зеленые дерновинки. «Листья» низбегающие по «стеблю», состоят из узких или очень широких клеток, более крупных в углах основания. В России встречается 12, 13 видов, из их числа один из распространенных – *Plagiothecium laetum* (Плагиотециум светло-зеленый). Ареал вида охватывает умеренные широты северного полушария и проникает в Арктику. Произрастает в лесу на гумусе, на стволах деревьев и скалах, иногда – на различных болотах.

## DIVISIO (отдел) POLYPODIOPHYTA

Древняя группа, связанная в своем происхождении с псилофитами. Появилась впервые в середине девонского периода палеозойской эры. Один из самых многовидовых отделов, причем таксономическое разнообразие проявляется уже в середине каменноугольного периода и сохраняется до наших дней. В настоящее время на Земле существуют около 10 000 видов отдела. Именно папоротники в истории планеты имели важные эволюционные последствия: все наиболее совершенные и многочисленные высшие растения (голосеменные и покрытосеменные) – их потомки. Характерными особенностями папоротников является многообразие их вегетативных и генеративных структур и даже жизненных циклов. *Polypodiophyta* – один из самых контрастных отделов по степени эволюционной примитивности-продвинутой представителей. По этой причине единую лаконичную характеристику таксона дать невозможно. Соматический уровень организации характеризуется как сочетание синтеломного и предпобегового. Предпобег – вайя – возникает при кладификации (уплощении) ортотропных синтеломов. Это дает возможность более эффективного фотосинтеза, ускорения индивидуального развития спорофита и представляет собой ароморфоз. Примечательно, что плагиотропные синтеломы остаются почти не изменяясь. Их изменения связаны с приспособительными тенденциями (освоение различных экологических ниш – идиоадаптации): различная степень укорочения синтелома («длиннокорневищные» папоротники, «короткокорневищные», розеточные и т. д.); вертикализация синтелома (появление древовидных стволовых форм). Вайи папоротников в эмбриональном состоянии улитковидно свернутые (лучшая защита меристематических тканей); имеют недетерминированный верхушечный рост (как у побега); различную степень рассеченности; состоят из пластинки вайи (сегменты различных порядков и рахис), а также черешка (рис. 70, *a*). Проводящая система от протостелической до наиболее совершенных типов: диктиостела и эустела, со всеми промежуточными вариантами. Представлены и необычные типы проводящей системы, когда ксилемные пучки имеют X-, W-, H-образную форму. По характеру развития и строения спорангиев папоротники подразделяются на две большие группы, не имеющие четкого таксономического характера: эуспорангиатные и лептоспорангиатные. Первые – более примитивные – имеют более крупные, массивные, многоспоровые спорангии с многослойной стенкой и онтогенетически развиваются из группы клеток; вторые – более совершенные, имеют мелкие многочисленные спорангии с однослойной стенкой, фиксированное количество спор (чаще 64) и развиваются по ускоренному варианту из одной клетки. Спорангии имеют приспособления для эффективного вскрывания

и рассеивания спор: кольцо (горизонтальное, косое или вертикальное) (рис. 70, *д-ж*). У наиболее совершенных таксонов спорангии собраны в группы – сорусы и защищены индузием (покрывальцем). У древних видов споры трехлучевые, позднее появляются однолучевые (рис. 70, *б-г*). Кроме равноспоровых представителей богато представлены и разноспоровые, причем появившиеся конвергентно. Гаметофит у примитивных таксонов, как правило, массивный, многоклеточный, многолетний, обычно имеет микоризу и не способен к фотосинтезу; у молодых таксонов гаметофит в виде небольшой зеленой однослойной пластинки или в виде нитей, имеет короткий срок жизни.

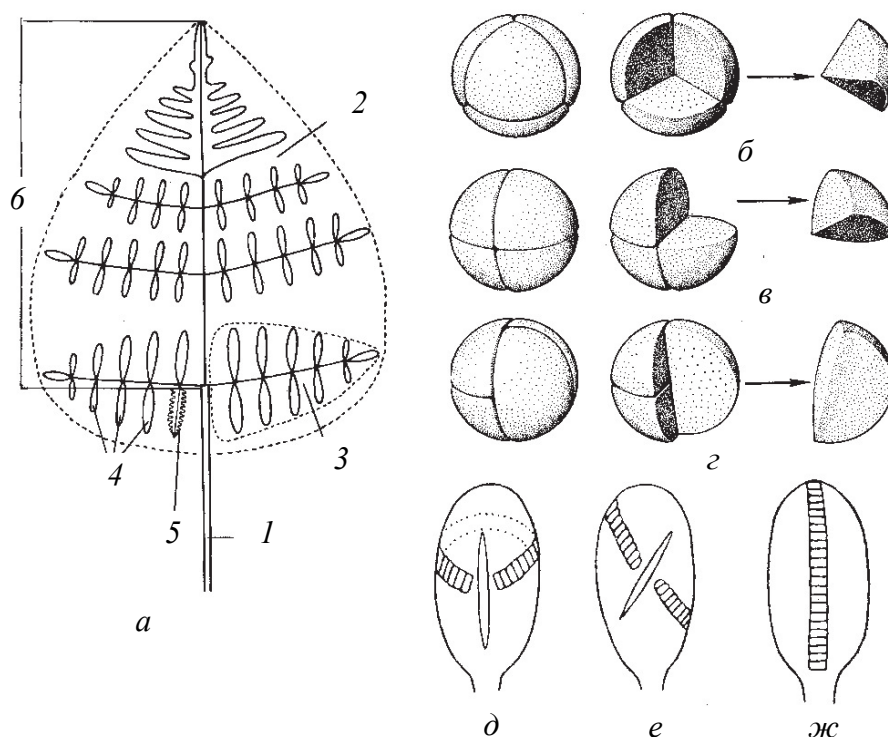


Рис. 70. Морфологические элементы папоротников: *а* – схема вайи (*1* – черешок; *2* – пластинка вайи; *3* – сегмент первого порядка; *4* – сегменты второго порядка; *5* – лопасти сегментов второго порядка; *б* – рахис); взаимное расположение спор в тетрадах: *б* – трехлучевые тетраэдрические; *в* – однолучевые изобилатеральные; *г* – однолучевые крестообразные. Основные типы расположения колец у спорангиев: *д* – поперечное; *е* – косое; *ж* – продольное

## CLASSIS (класс) CLADOXYLOPSIDA

Наиболее примитивный и древний класс папоротников. Появились в середине девонского периода палеозойской эры – около 370 млн лет назад. Исчезли в начале каменноугольного периода, просуществовав всего

40–50 млн лет. Несмотря на кратковременное существование, дали начало по меньшей мере двум крупным филогенетическим ветвям, имеющим значительные эволюционные последствия. Финалом одного из направлений сегодня являются современные папоротники; другого направления – два существующих ныне отдела высших растений: голосеменных и покрытосеменных. Происходят кладоксилосиды от псилофитов. Кладоксилеевые папоротники и внешне очень похожи на них: отсутствуют уплощения осевых органов, как следствие, у них синтеломный уровень организации; имеются крупные терминальные спорангии; характерны более или менее сильные разветвления; иногда кроме ортотропных присутствуют и плагиотропные синтеломы. Особенности этой группы папоротников являются появление более или менее кладифицированных микротеломов, а главное – сложно расчлененная проводящая система осевых частей. Ксилема экзархная. В районе протоксилемы присутствуют периферические петли или протоксилемные лакуны.

### **Ordo (порядок) Cladoxylales**

*Pseudosporochnus nodosus* (*Псевдоспорохнус узловатый*) (рис. 71). Ранее считался «псилофитом». Встречался в середине девона в Западной Европе. Небольшое, около 1 м высотой, растение было представлено только ортотропными осями. Неразветвленный ствол в верхней части увенчан пучковидной «мутовкой» ветвей, в нижней части пучок корней. Ветви сильно разветвленные. Конечные веточки были частично стерильные, частично с двумя парными спорангиями. Проводящая система напоминает сильно расчлененную актиностель либо упорядоченную плектостель. В центре протоксилемы проходит тяж тонкостенных паренхимных клеток. Благодаря этому образуются периферические петли.

*Rhymocalon trichium* (*Римокалон волосковый*) (рис. 72, д). Встречался в конце девона в Северной Америке. Характерна актиностела с зарождающейся сердцевинной. На месте протоксилемы образуются полости – протоксилемные лакуны.

*Cladoxylon mirabile* (*Кладоксилон удивительный*) (рис. 72, з). Встречался в начале карбона в Западной Европе. Достоверно к этому роду можно отнести только окаменелые фрагменты ортотропных осей. Близок к Псевдоспорохнусу. Проводящая система полистелического типа. Расположение лент ксилемы неупорядоченное. Появляется вторичная древесина. Диаметр стволов до 4 см. На поперечном срезе присутствуют листовые следы, направляющиеся в афлебии. Название составлено из слов «ветка»+ «древесина» и указывает на разветвление ксилемных лент на поперечном разрезе.

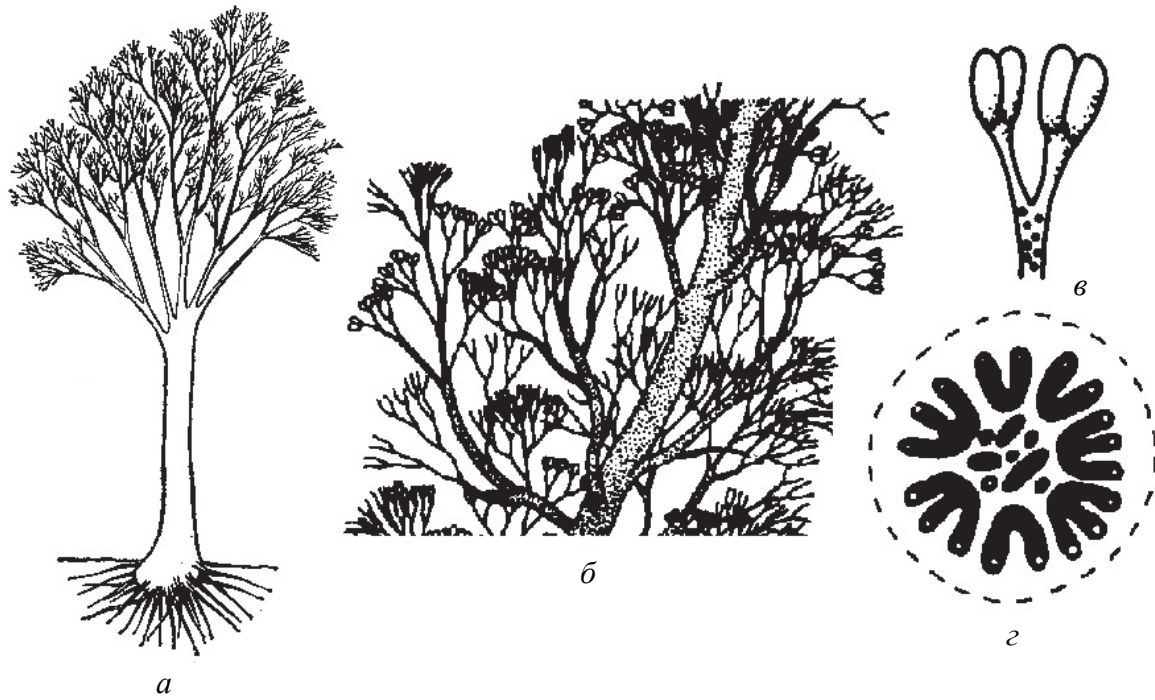


Рис. 71. *Pseudosporochnus*: *a* – общий вид растения; *б* – часть боковой ветви; *в* – спорангиофоры; *г* – схема строения стелы на поперечном срезе

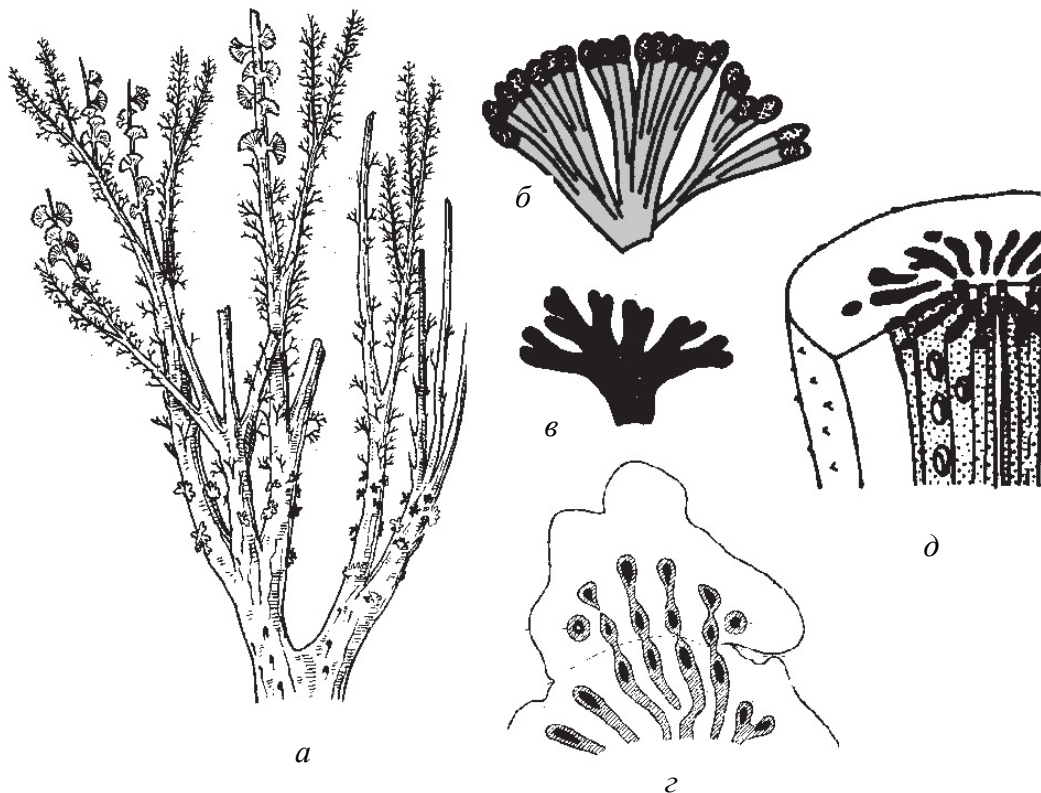


Рис. 72. *Salampyhton primaevum* (*a* – реконструкция генеративной ветви; *б* – спорангиофор; *в* – стерильный листовидный придаток); *Cladoxylon mirabile* (*г* – строение стелы на поперечном сечении оси в месте отхождения ветви); *Rhymocalon trichium* (*д* – схема стелярной организации)

*Calamophyton primaevum* (Каламофитон первичный) (рис. 72, а–в). Ранее считался древним представителем хвощей. Встречался в среднем девоне в Западной Европе. Внешним обликом похож на Псевдоспрохнус, но ветви на верхушке ствола расположены не пучком, а спирально. Фертильные веточки сложно разветвленные. Проводящая система – сложно расчлененная плектостель. Имеются уплощенные микротеломы. Родовое название по внешнему облику составлено из слов «тростник» + «растение».

*Huenia sphenophylloides* (Гуения клинолистовидная). Встречалась в девоне в Западной Норвегии. Ранее считался древним представителем хвощей. Род, близкий к предыдущему по облику и строению спорангиеносных частей. Характерной особенностью является наличие развитых плагиотропных осей. Другие виды рода встречались в Западной Европе и Минусинской котловине.

*Protohuenia janovii* (Протогуения Янова). Встречалась в начале девона. Известна по ископаемым остаткам с правого берега Енисея у г. Красноярска (Торгашино). Внешним обликом напоминает предыдущий таксон, но генеративные ветви как у псилофитов. Спорангии раскрывались продольно с помощью верхушечной щели. Ортотропные синтеломы высотой до 10 см и около 5 мм в диаметре, плагиотропные – более длинные, в диаметре до 1,5 см.

### **Ordo (порядок) Ibykales**

Порядок, близкий предыдущему. Существовали в течение второй половины девона. Проводящая система – актиностель. Ксилема на поперечном срезе в виде звезды с тремя или более лучами, экзархная. Протоксилема иногда замещена лакуной. Эта группа, вероятно, является предковой для отдела хвощей.

*Iridopteris eriensis* (Иридонтерис эрийский) (рис. 73, д). Встречался в Северной Америке. Известен только по окаменевшим фрагментам «стеблей». На поперечных срезах от пятилучевой ксилемы главной оси мутовками или поочередно отходят более мелкие, округлые с центральной протоксилемой пучки.

*Ibyka amphikoma* (Ибика хохлатая) (рис. 73, а–г). Встречалась в Северной Америке. Синтеломный вид. Ветви первого порядка от главной оси отходили спирально, последующих порядков – почти мутовчато, как у хвощей. Ответвления последнего порядка дихотомически до четырех раз разветвленные с загнутыми вниз окончаниями теломов. Фертильные ветви последнего порядка с терминальными спорангиями. Строение проводящей системы аналогично предыдущему виду, а также весьма похоже на строение древнейшего представителя отдела хвощей – Эвиостахию.

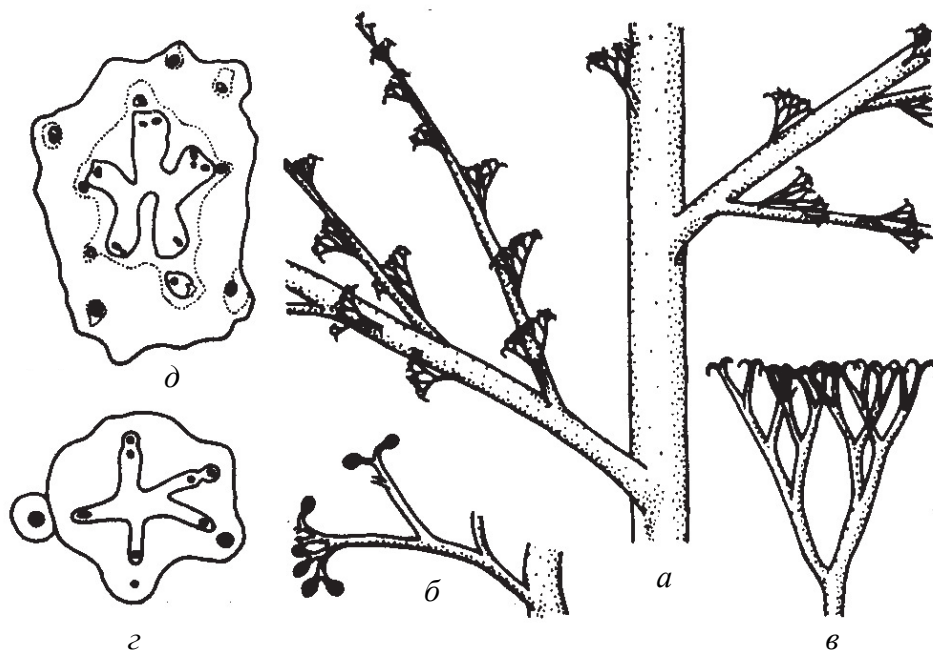


Рис. 73. Ибиковые папоротники. Пыuka amphikoma: *a* – часть растения; *б* – спороносная ветвь; *в* – стерильный листовидный придаток; *г* – сечение ветвящейся оси (каулоида); *Iridopteris eriensis*: *д* – поперечное сечение каулоида

### CLASSIS (класс) ZYGOPTERIDOPSIDA

Вымерший в середине пермского периода палеозойской эры таксон. Первые представители появились в конце девона. Предковой группой, очевидно, являлись кладоксилеевые папоротники. Класс объединяет довольно разнообразных представителей, часто контрастного по степени эволюционной специализированности и приспособленности. Это типичные эуспорангиатные растения. Спорангии располагались одиночно или группами, терминально (в особых по морфологической природе органах – спорокладах, отделенных от вегетативных частей) или на нижней поверхности пластинки вайи. На стенках спорангия появляется дифференцированная группа клеток, способствующая их вскрытию. Споры трехлучевые. Характерна различная форма ксилемы в осевых органах: С-, V-, W-, I-, H- или X-образная, а также протостела или акетиностела. У некоторых представителей в ксилеме развиваются периферические петли, как у кладоксилеевых папоротников.

Зигоптерисовые папоротники – первое эволюционное звено в направлении всех современных папоротников кроме ужовниковых. Именно в рамках данного таксона впервые (в начале карбона) появляются листовидные образования – вайи (предпобеги) у папоротниковой линии эволю-

ции. Необычен тот факт, что в другой эволюционной линии (проголосеменные и голосеменные) вайи появились значительно раньше. Для зигоптерисовых характерно наличие особых дорзивентральных органов – филлофоров, промежуточных по своей природе между синтеломными корневищами и рахисами плосковеток и предпобегов. Филлофоры ответвлялись от плагиотропных синтеломов и росли разным образом. Так же, как и у синтелома, их рост был неограниченный. На филлофорах развивались перья, располагавшиеся либо в два, либо в четыре ряда. Класс включает единственный порядок.

## **Ordo (порядок) *Zygopteridales***

### ***Familia* (семейство) *Rhacophytaceae***

Равноспоровые папоротники. Эволюция предпобега на начальной стадии: характерны только расположенные в одной плоскости синтеломы. Генеративные и вегетативные ветви отличаются во внешнему облику.

*Rhacophyton ceratangium* (*Ракофитон рогатый*) (рис. 74). Встречался в конце девона в США. Другие виды рода известны из отложений Северной Америки, Европы, Казахстана и Минусинской котловины. Растения высотой до 1,5 м. Диаметр главной оси около 2 см. Тип проводящей системы – актиностела. Проводящие пучки в осях более высокого порядка клепсидроидного типа (линзовидные с периферическими петлями у суженных боков). Характерно наличие воздушных корней. Ветви уплощенные. Генеративные ветви по внешнему облику отличаются от вегетативных и, как правило, сопровождают их. Генеративные ветви более мелкие, дихотомически разветвленные, их участки со спорангиями адаксиально (вовнутрь) изогнутые. Спорангии веретеновидные с внезапно утончающейся верхушкой.

### ***Familia* (семейство) *Stauropteridaceae***

Семейство объединяет разноспоровых синтеломных представителей.

*Stauropteris oldhamia* (*Ставроптерис олдхамия*) (рис. 75). Встречался в конце карбона в Англии. Характерно наличие улитки, афлебиев. Ксилема крестообразная, экзархная. Спорангии одиночные, на ножках. Ветвление неравно-трихотомическое до моноподиального. Уплощения ветвей не выражены.

*Chacassopteris concinna* (*Хакассонтерис улитковидный*). Приводится для раннего карбона Минусинской котловины и Кузбасса. Основная ось несет поочередно расположенные сегменты первого порядка, разделенные до сегментов третьего порядка в виде стерженьков. В основании рахисов первого и второго порядков развиты афлебии в виде звезды, состоящие из дихотомически разделенных долей. Спорангии продолговатые, расположены в три яруса и срослись в синангии. Синангии терминальные, шишковидные.



Рис. 74. *Rhacophyton ceratangium*: *a* – участок синтелома (поперечный срез) с отходящими от него вайей, афлебиями, воздушным корнем; *б* – часть генеративной вайи со спорангиями; *в* – сегмент вегетативной вайи; *г* – спорангии

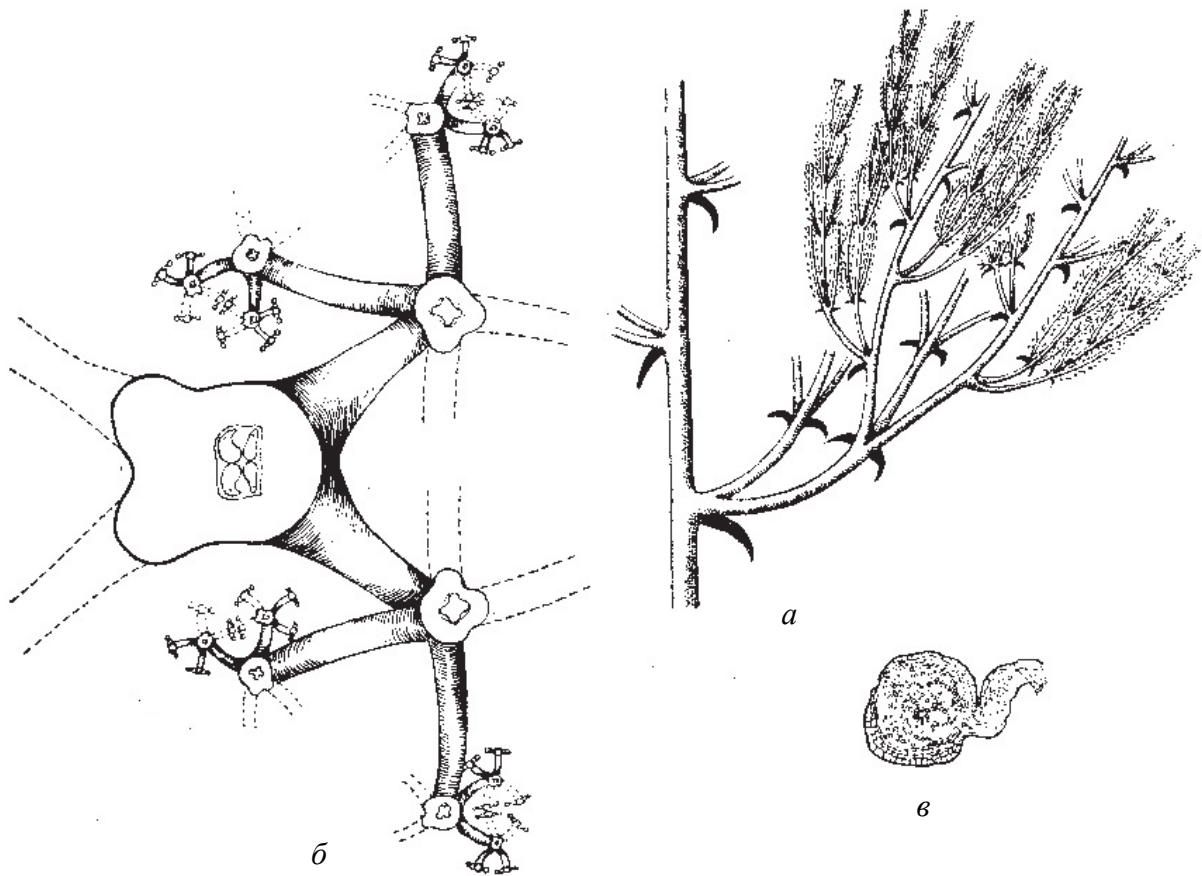


Рис. 75. *Stauropteris oldhamia*: *a* – облик генеративной ветви; *б* – схема трехмерного ветвления; *в* – спорангий

### *Familia (семейство) Zygopteridaceae*

Равноспоровые и разноспоровые представители предпобеговой организации. Для некоторых представителей характерен диморфизм генеративных и вегетативных вай. Спорангии с многослойной стенкой и мощным кольцом.

*Nemejcopteris feminaeformis* (Немейкоптерис женский) (рис. 76, а–д). Встречался в конце карбона – начале перми в Западной Европе и Северной Америке. Хорошо развит плагиотропный, густо опушенный синтелом, от которого ответвляются вверх филлофоры, несущие парные перья. В основании филлофоров и перьев расположены сильно расчлененные афлебии. Фертильные перья иного облика, несут многочисленные, на длинных ножках пучки спорангиев банановидной формы. Группы толстостенных клеток по бокам спорангиев не образуют полного кольца, а только две супротивных продольных полосы.

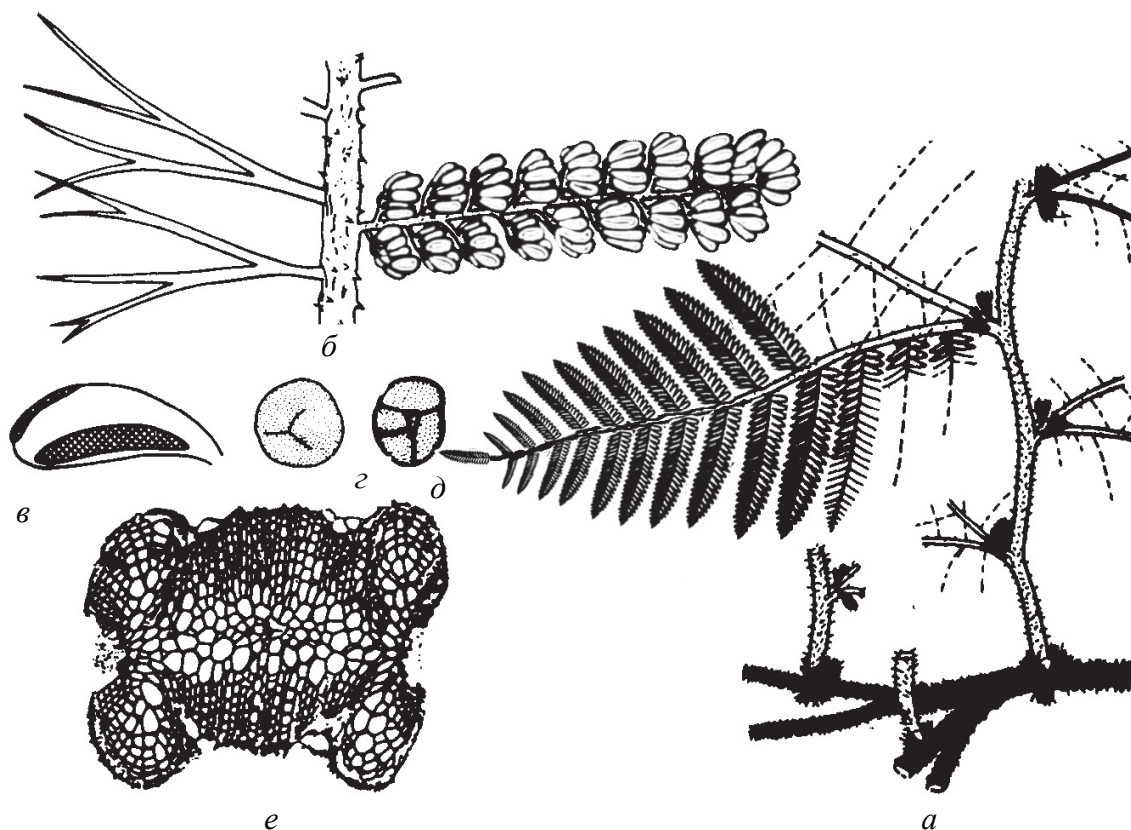


Рис. 76. *Nemejcopteris feminaeformis*: а – общий вид; б – часть фертильной ветви; в – спорангий; г – спора; д – начало образования гаметофита внутри оболочки споры; *Zygopteris*: е – первичная и вторичная древесина на поперечном срезе филлофора

*Genus (под) Zygopteris (Зигонтерис)* (рис. 76, е). Представители встречались в конце карбона в Северной Америке. Характерно Н-образная форма ксилемы в филлофорах. У некоторых представителей зафиксированы вторичные утолщения древесины.

*Genus (pod) Corinepteris (Коринептерис)* (рис. 77, а, б). Представители встречались в середине карбона в Западной Европе и США. Одни из наиболее совершенных представителей класса. Как вторичное явление отсутствует диморфизм вегетативных и генеративных вай: все предпобеги однотипные, совмещающие функции бесполого размножения и фотосинтеза. Спорангии на коротких ножках, собраны в сорусы и слегка загнуты внутрь соруса. Стенка спорангия содержит гнезда механических клеток, а также с U- или V-образным кольцом из нескольких рядов клеток. У *Corinepteris involucrata* из Северной Америки образуются индузии в виде тройной чашевидной обертки. Споры шиповатые трехлучевые.

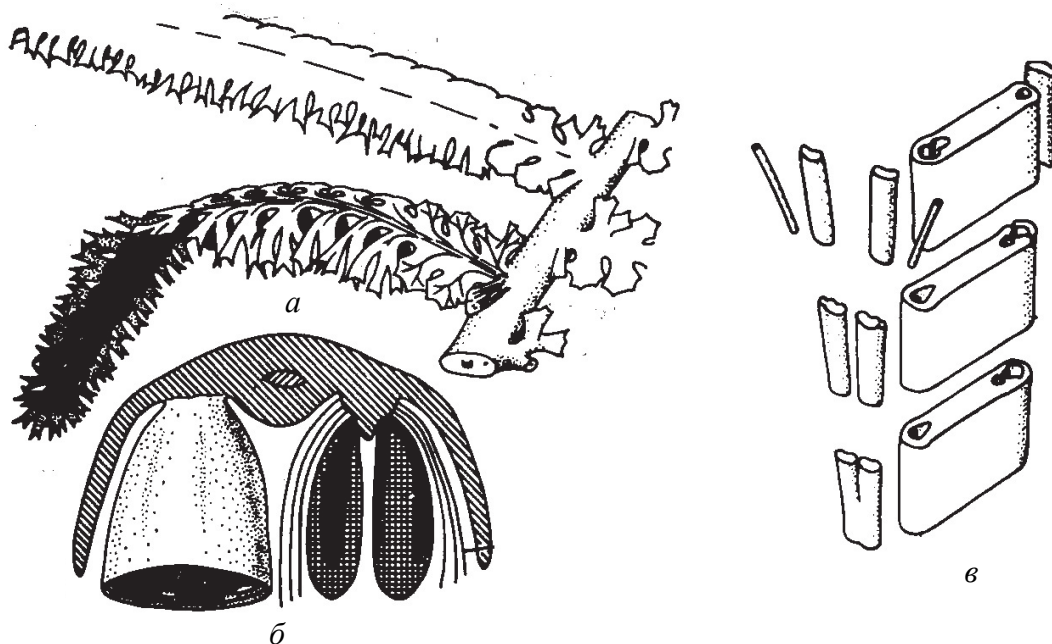


Рис. 77. *Corinepteris*: а – часть вайи с фертильными сегментами; б – схема расположения и строения сорусов и покрывальца; *Clepsydropsis*: в – первичная древесина филлофора и перьев

*Genus (pod) Clepsydropsis (Клеспидропси́с)* (рис. 77, в). Встречался в начале карбона в Западной Европе. Форма древесины в филлофорах линзовидная или I-образная. У суженных концов – закрытые периферические петли. В некоторых случаях петли открываются в местах отхождения черешков (листовые следы).

## CLASSIS (класс) BOTRYOPTERIDOPSIDA

Группа, берущая начало от зигоптерисовых папоротников. Появились в начале каменноугольного периода, вымерли к концу пермского,

просуществовав около 110–120 млн лет. От ботриоптерисовых в середине перми появились полиподиевые папоротники, наиболее многочисленные в настоящее время. Представители класса *Botryopteridopsida* по сравнению с относительно примитивными зигоптерисовыми папоротниками характеризуются лептоспорангиатностью, появлением сифностелии, пазушным ветвлением, неизвестным у других папоротников, и многоспорангиальными сорусами. Для ботриоптерисовых характерно отсутствие упорядоченности в характере ветвления синтеломов, филлофоров и предпобегов: от вайи могут ответвляться филлофоры, от филлофоров могут ответвляться и вайи, и синтеломы; могут быть представлены только синтеломы и предпобеги. В пределах класса представлены все фазы становления папоротниковой вайи: от цилиндрических ветвящихся осей до типичной листовидной пластинки. Спорангии с выраженным кольцом могут быть собраны в безлистные агрегаты или располагаться на вегетирующих сегментах вайи. Класс включает единственный порядок.

### **Ordo (порядок) Botryopteridales**

#### ***Familia (семейство) Botryopteridaceae***

В равной степени характерен и диморфизм, и мономорфизм вегетативных и генеративных органов. Спорангии с боковым многорядным кольцом – дифференцированной группой клеток.

*Genus (род) Botryopteris (Ботриоптерис)* (рис. 78). Многовидовой, полиморфный род. Представители встречались в течение карбона – начала перми в Западной Европе и Северной Америке. Вегетативные органы от разветвленных синтеломов до типичных кладифицированных вайи. Синтеломы протостелические. Проводящая система филлофоров многообразна. Форма ксилемы на поперечных срезах от эллиптической до омегаобразной. Число протоксилемных пучков у более древних видов меньше, чем у молодых. Форма ксилемы в черешках вайи аналогична таковой в филлофорах. У некоторых древовидных ботриоптерисов образовывался ложный ствол в диаметре до 15 см, покрытый воздушными корнями. В коре встречалась сильно развитая секреторная система, сходная с аналогичной у мараттиевых папоротников. Спорангии терминальные, иногда в значительных скоплениях (до нескольких десятков тысяч). В других случаях спорангии ламинальные, полностью закрывающие нижнюю поверхность перьев вайи. Спорангии вскрывались вдоль стомия – узкой полосы из тонкостенных клеток. Споры трехлучевые. Родовое название образовано от сочетания слов «гроздь»+ «папоротник» и указывает на характер спороношения.

*Genus (род) Musatea (Музатея)*. Виды рода встречались в начале карбона в Западной Европе. Фертильные перья почти не кладифицированные, но ветвящиеся в одной плоскости. Спорангии терминальные, в груп-

пах по 4–6. Стенка спорангия с утолщенными клетками, собранными группой, напоминающей продольное кольцо.

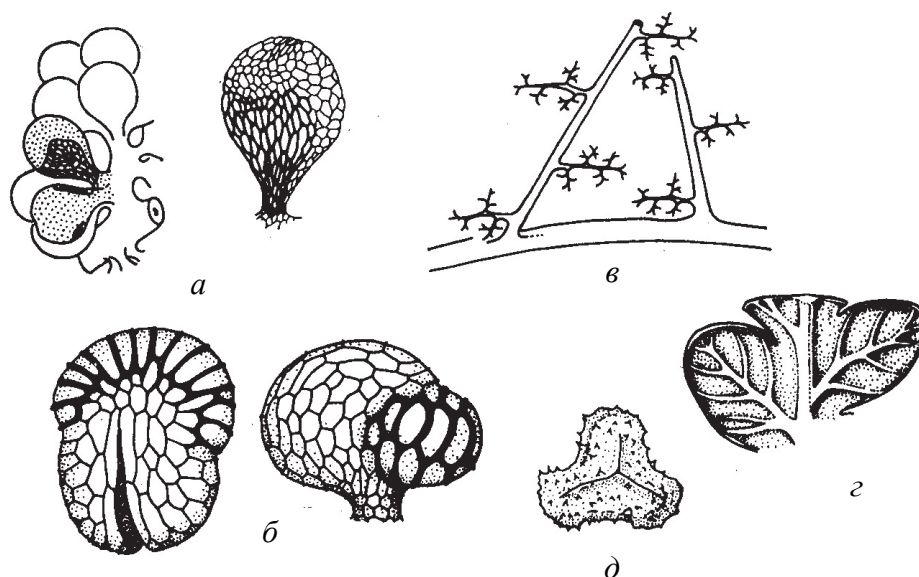


Рис. 78. Представители рода *Botryopteris*: *a* – спорангии *V. forensis*; *б* – спорангии сверху и сбоку *V. antiqua*; *в* – часть стерильной вайи *V. antiqua*; *г* – перышко *V. forensis*; *д* – спора

### ***Familia (семейство) Tedeleaceae***

Характерны вайи с маргинально расположенными на перьях спорангиями. Кольцо поперечное верхушечное. Отмечается пазушное ветвление. Анатомическое строение осей то же, что и у зигоптерисовых папоротников.

*Genus (род) Tedelea (Теделея)* (рис. 79, *a–г*). Виды рода встречались в карбоне в Северной Америке. Синтеломы с многоугольной в поперечном сечении ксилемой (почти как в протостеле). В центре ксилемы небольшое количество паренхимы, от которого узкие паренхимные лучи расходятся в виде неправильной звезды. В филлофорах ксилема Н-образная. Расположение перьев на рахисе двурядное. Поверхность осевых органов, особенно в их нижних частях, была усеяна многочисленными волосками и чешуевидными афлебиями.

*Senftenbergia plumosa (Сенфтенбергия перистая)* (рис. 79, *д*). Встречалась в верхнем карбоне в Западной Европе. Вегетативные вайи кладифицированные; генеративные – иного строения. Спорангии терминальные.

### ***Familia (семейство) Psalixochlaenaceae***

Спорангии по строению такие же, как и в роде Ботриоптерис, но располагаются в сорусах, на почти цилиндрических и несколько скошенных окончаниях перышек. Созревание спорангиев неодновременное. Известно дихотомическое и пазушное ветвление синтеломов.

*Genus (pod) Psalixochlaena (Псаликсохлена)* (рис. 80). Представители рода встречались в конце каменноугольного периода в Западной Европе. В ксилеме проводящего пучка рахиса два адаксиальных тяжа протоксилемы. Вайи перистые. Отмечено значительное сходство с современными гименофилловыми папоротниками.

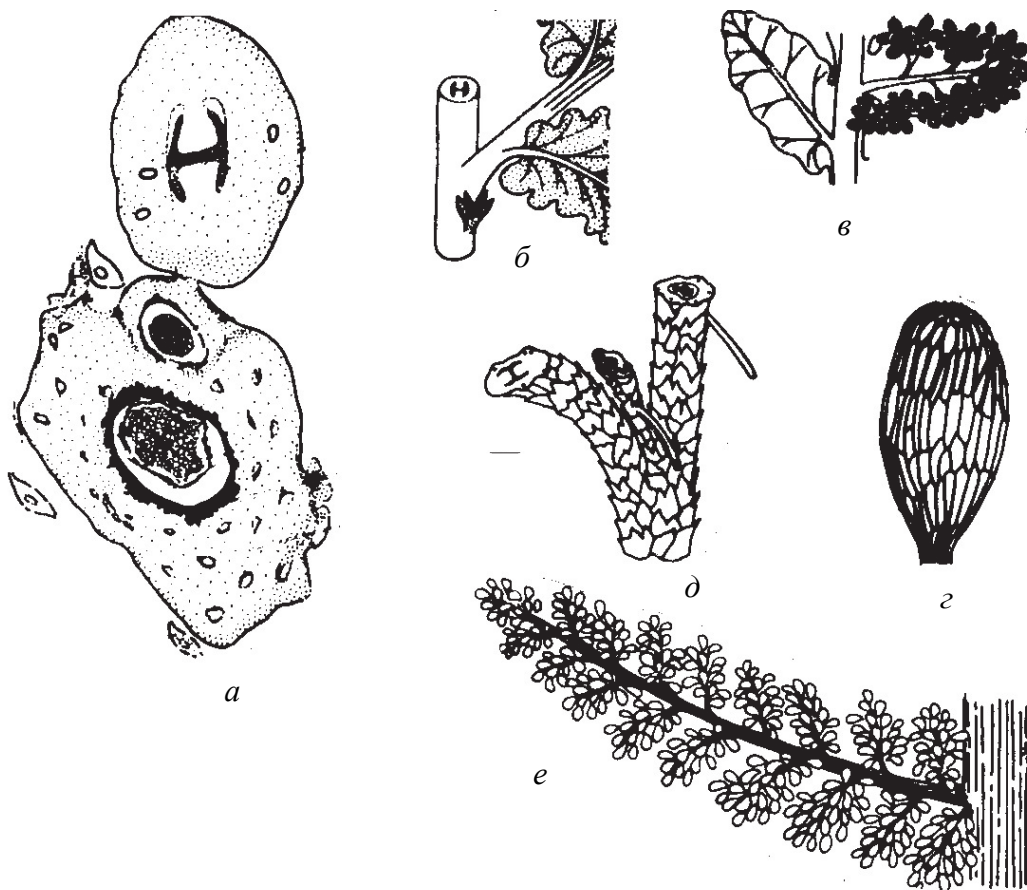


Рис. 79. *Tedelea glabra*: *a* – поперечный срез через синтелом (внизу) с ответвившимся филлофором и пазушной осью; *б* – стерильное перо с афлебием; *в* – фертильное перо; *д* – участок синтелома с пазушным ветвлением; *г* – спорангий; *Senftenbergia plumosa*: *е* – фертильное перо

### ***Familia (семейство) Sermayaceae***

Спорангии собраны на перышках в нечеткие группы или правильные сорусы (рис. 81). Стенка спорангиев с четким косым или поперечным кольцом. Предположительно являются предками глейхениевых папоротников.

*Genus (pod) Sermaya (Сермайя)*. Встречалась в карбоне в Западной Европе. Проводящая система синтелома – сифностела. Филлофоры и черешки с С-образной ксилемой, выпуклой в адаксиальном направлении (в направлении главной оси). Спорангии с двурядным кольцом. Споры трехлучевые, мелкоточечные.

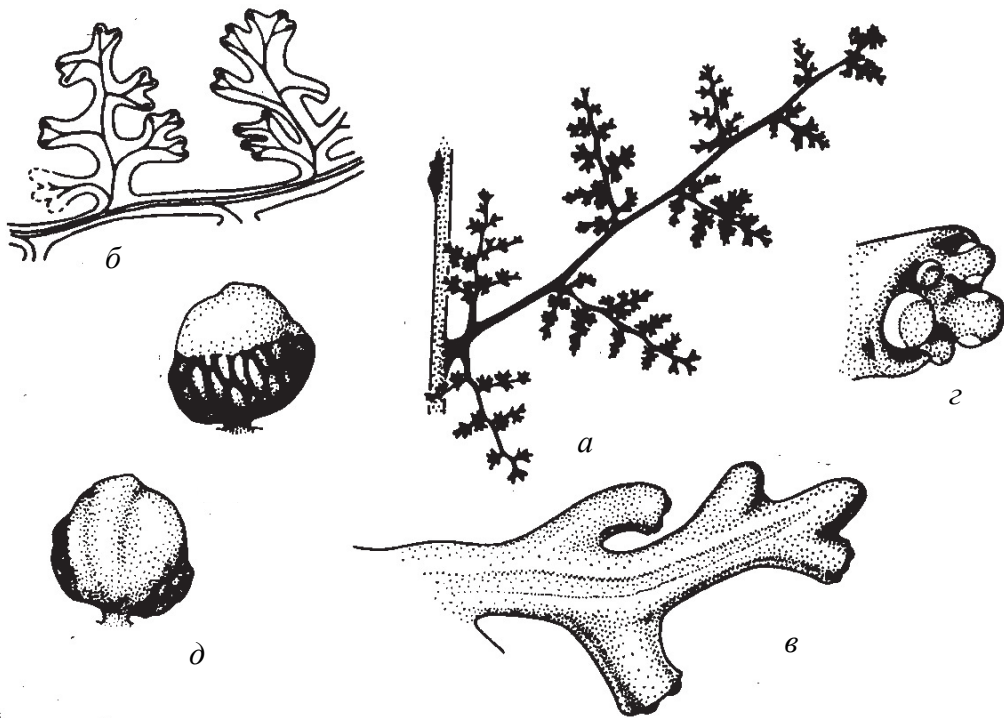


Рис. 80. *Psalixochlaena*: *a* – перо первого порядка; *б* – стерильные перышки; *в* – фертильное перо; *г* – дистальная часть фертильного пера со спорангиями; *д* – спорангии

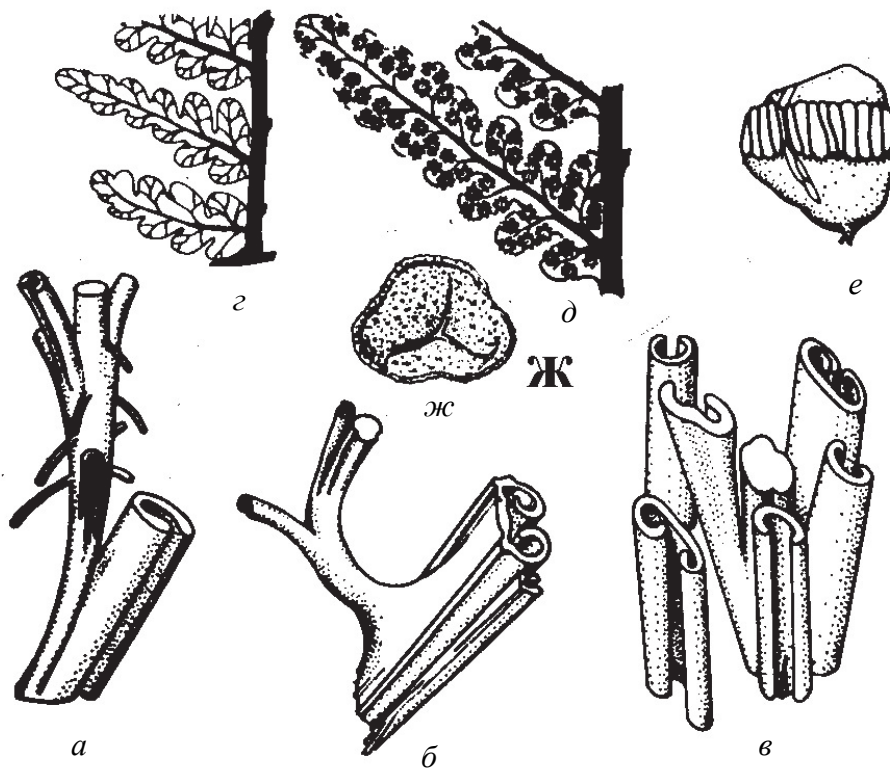


Рис. 81. Сермаевые папоротники. *Anachoropteris*: *a*, *б* – ксилема филлофора и его ответвлений; *Tubicaulis*: *в* – ксилема синтелома и отходящих от него филлофоров; *Oligosarria*: *г* – стерильные сегменты; *д* – фертильные сегменты; *e* – спорангий; *Granulatisporites*: *ж* – спора

## CLASSIS (класс) MARATTIOPSIDA

Папоротники, появившиеся в середине каменноугольного периода палеозойской эры, – одна из немногих древних групп, сохранившихся до настоящего времени. Мараттиопсиды берут начало от зигоптерисовых папоротников, с которыми их сближают многие архаические черты сходства: эуспорангиатность, наличие афлебиев, отсутствие приспособлений для раскрытия спорангиев или примитивное кольцо. Для современных мараттиевых характерно срастание спорангиев в синангии и их ламинальное расположение. Жизненную форму можно, вероятно, считать полудрево-видной (редукция древовидности). Синтелом в виде дорзивентрального корневища или клубневидного ствола, отличается мясистостью. В молодых синтеломах имеется протостела, которая в дальнейшем преобразуется в амфифлойную сифностелу. В вегетативных органах мараттиевых развиты большие лизигенные ходы. Споры трехлучевые или однолучевые. В каждой спорангии их развивается от 1 450 до 7 500. Гаметофиты наземные, мясистые, темно-зеленые, сердцевидные или продолговатые, многолетние. Класс включает единственный порядок.

### **Ordo (порядок) Marattiales**

#### ***Familia (семейство) Marattiaceae***

*Genus (род) Psaronius (Псарониус)* (рис. 82, а). Около 35 видов рода встречались в карбоне и нижней перми в Западной Европе и Северной Америке. Были представлены древовидными формами. Ствол, имеющий в высоту более 10 м, одевала мантия из воздушных корней. Основная масса ствола была сложена воздушными, придаточными корнями. Так, при диаметре ствола у основания около 1 м собственно «стебель» имел в поперечнике всего несколько миллиметров. В основании ствола (синтелома) была развита амфифлойная сифностела, которая выше сменялась очень сложно устроенной полициклической диктиостелой с многочисленными прорывами. Расположение вай на стволе спиральное, двух-, четырех- или много-рядное.

*Angiopteris evecta (Ангиоптерис вознесенный)* (рис. 82, б, в; 83, а–д). Современный. Впервые появляется с верхней перми (район Северной Двины), в триасе обычен в Западном Казахстане и на юге Средней Сибири. В настоящее время встречается только в тропиках Мадагаскара и Полинезии, а также в Японии. Ангиоптерис – довольно крупный папоротник. Его вайи достигают 4–6 м длины, дваждыперистые, расположены спирально на шаровидно-выступающей верхушке синтелома. Черешок вайи толщиной с человеческую руку. Споры трехлучевые. Сорусы из вторично свободных спорангиев, удлинённые, двурядные, расположены на боковых жилках

сегментов последнего порядка у периферии пластинки. Гаметофиты округлые или сердцевидные, диаметром от 1 до 3 см; в центральной части утолщенные, живут несколько лет.

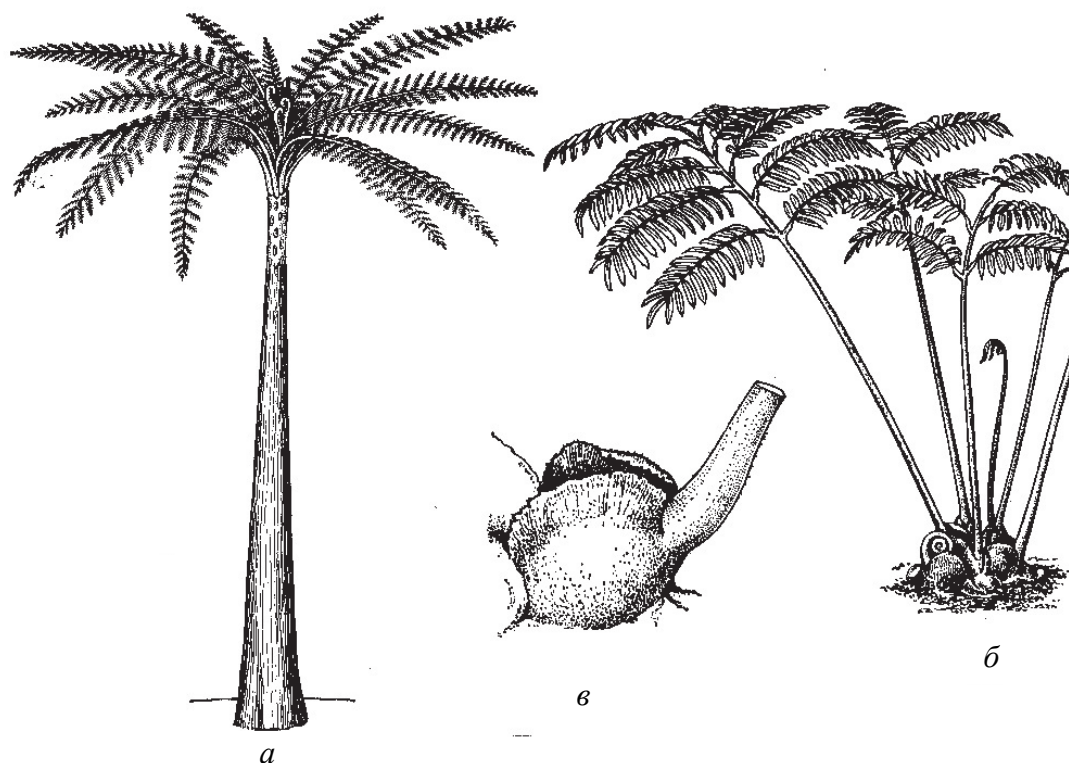


Рис. 82. Мараттиевые папоротники. *Psaronius*: *a* – общий вид (реконструкция); *Angiopteris*: *б* – общий вид; *в* – основание черешка с афлебиями

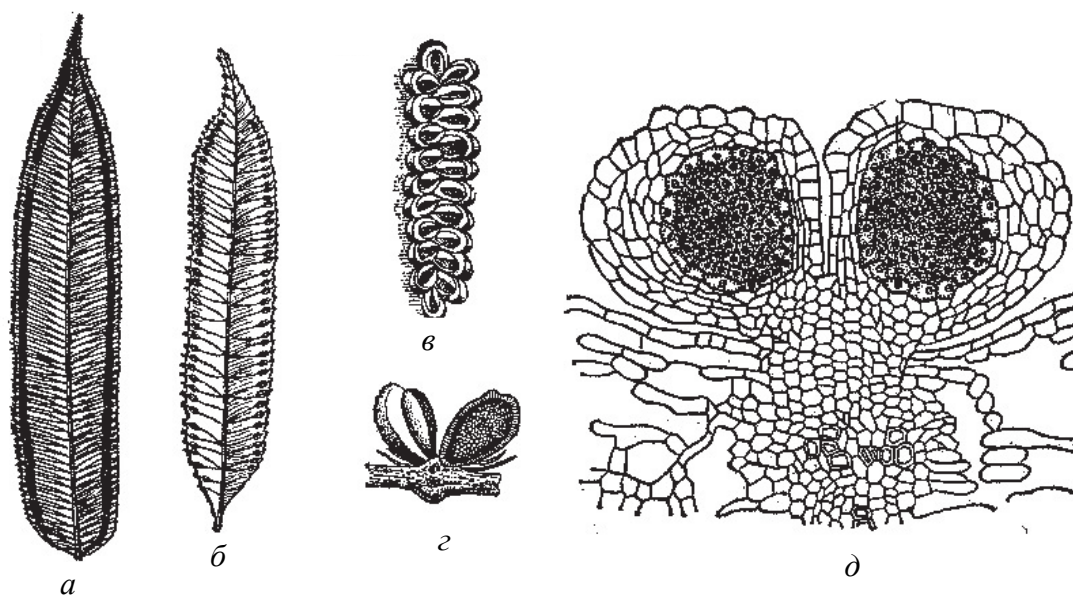


Рис. 83. Мараттиевые папоротники. *Angiopteris*: *a* – фертильное перышко; *в* – сорус (вид сверху); *z* – сорус (поперечный разрез); *д* – спорангии (продольный разрез); *Marattia*: *б* – фертильное перышко

*Genus (pod) Marattia (Мараттия)* (рис. 83, б). Современный. Впервые появился в триасе Средней Сибири и Средней Азии. В юрском периоде распространился в Европе и на Кавказе. В настоящее время род содержит около 60 видов, обычных во всех тропиках планеты. Мараттии внешне похожи на представителей предыдущего рода, но имеют более мелкие размеры: высота растений 1–2 м, очень редко – до трех метров. Диаметр синтелома до 20 см. Расположение спорангиев аналогичное тому, что известно у ангиоптериса. Особенностью мараттий является то, что спорангии срастаются в парные синангии, лежащие по обеим сторонам жилки и сросшиеся между собой. Раскрывание синангия происходит двумя створками (сверху) и дополнительно – брюшной щелью (каждое из двух гнезд).

*Genus (pod) Archangiopteris (Архангиоптерис)*. Современный. Род содержит около 10 видов, встречающихся в муссонных лесах Юго-Западного Китая, Тайваня и Северного Вьетнама. Небольшие папоротники с горизонтальным ползучим или косым дорсовентральным синтеломом. Вайи перистые с длинными черешками, покрыты щитовидно прикрепленными чешуйками. Расположение и строение спорангиев такое же, как у ангиоптериса.

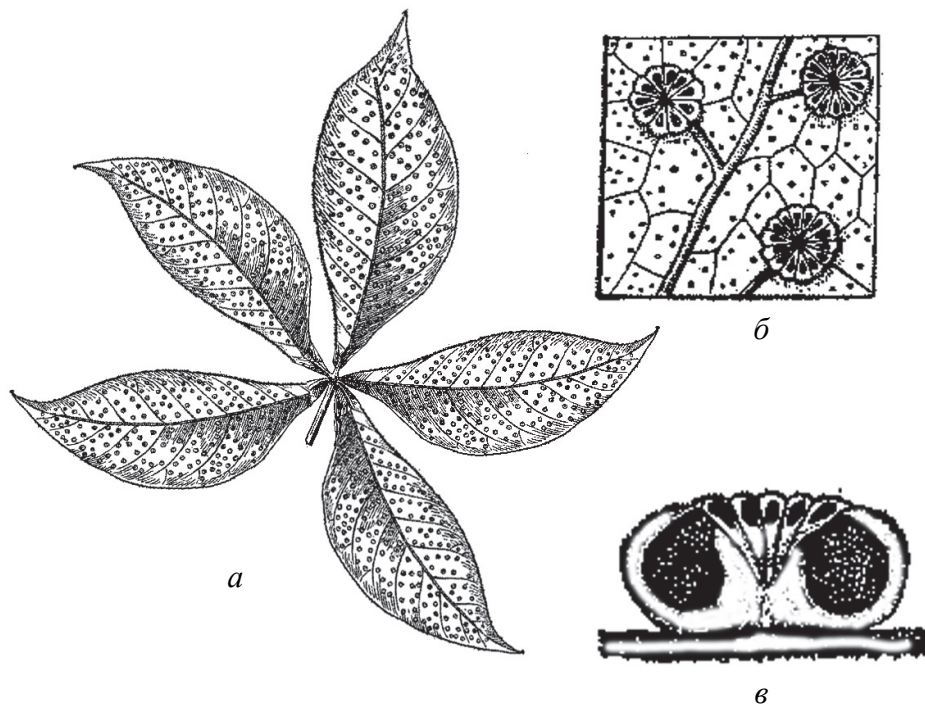


Рис. 84. Кристенсия каштанолистная: *a* – пластинка вайи; *б* – синангии на нижней стороне пластинки вайи; *в* – синангий в разрезе

*Christensenia aesculifolia (Кристенсия каштанолистная)* (рис. 84). Современный. Принадлежит монотипному роду. Распространена в лесах Индии, Индонезии и Филиппин. Синтелом мясистый с двурядным распо-

ложением предпобегов. Вайи пальчатой формы, состоят из 3–5 цельных сегментов, прикрепленных короткими черешочками к главному длинному черешку (до 70 см), двукратно превышающему по длине пластинку вайи. Характерно сетчатое жилкование и округлые синангии, состоящие из 10–15 спорангиев. Располагаются синангии на анастомозах жилок по всей нижней поверхности пластинки вайи. Каждый спорангий вскрывается верхушечной щелью.

*Genus (rod) Danaea (Данея)*. Современный. Впервые появляется с перми (район Северной Двины). Из отложений триаса показана для Средней Сибири, Казахстана и Урала. В начале мелового периода встречалась в Западной Сибири. В настоящее время около 30 видов встречаются в тропиках Америки. Вайи у данеи перистые, а иногда цельные. У фертильных вайй более длинные черешки и узкие сегменты. До 100 спорангиев срастаются в удлиненный, погруженный в бороздку синангий. Вскрытие гнезд синангия происходит с помощью верхушечной поры. Споры однолучевые.

## **Группа классов лептоспорангиатных папоротников**

Появился, очевидно, в первой половине пермского периода палеозойской эры около 270 млн лет назад. Предковыми для полиподиевых папоротников являются ботриооптеридопсиды. Представители класса наиболее сложно организованные среди современных папоротников и характеризуются лептоспорангиальностью, различными типами вайй, самыми совершенными видами спорангиев, различными типами спороношений, высокоорганизованной проводящей системой.

### **CLASSIS (класс) OSMUNDOPSIDA**

Группа примитивных папоротников, занимающих промежуточное положение между эуспорангиатными и лептоспорангиатными таксонами. Достаточно обособлен от всех подклассов полиподиопсид, очевидно, вследствие ранней дивергенции от остальных таксонов полиподиевых папоротников. Берут начало от примитивных ботриооптерисовых. Спорангии крупные, без кольца. В синтеломных корневищах относительно сильно развита кора при тонкой стеле. Тип проводящей системы – диктиостела, при этом флоэма окружает сетчатую флоэму в виде сплошного цилиндра. Представители известны по ископаемым остаткам с пермского периода.

## Ordo (порядок) Osmundales

### *Familia (семейство) Osmundaceae*

Крупные травянистые папоротники с соленостелическими синтеломами. Вайи перистые – четыреждыперистые. Развита диморфизм в строении генеративных и вегетативных вайй, при этом у отдельных представителей вайи могут быть монофункциональными, у других – бифункциональными. В последнем случае генеративные участки (на одной вайе) могут располагаться по отношению к вегетативным в верхней, средней или нижней части.

*Genus (род) Zaleskya (Залеския)* (рис. 85, а, б). Четырехвидовой род, встречавшийся в перми в пределах Южного Урала. Известен только по остаткам стволонидных синтеломов. Протостеличен. Ксилема из двух типов трахеид. В центральной части широкие, короткие трахеиды с сетчатыми утолщениями; на периферии – узкие, с многорядными лестничными утолщениями. Ксилема окружена сплошным цилиндром из паренхимного ксилемного влагалища, флоэмой, перициклом и эндодермой. Кора широкая: ее внутренняя часть паренхимная, внешняя – из толстостенных клеток. Листовые следы во множестве. По мере отхождения от проводящего цилиндра их форма меняется от овальной с мезархной ксилемой до подковообразной (вогнутая сторона адаксиальная – направлена к центру) с эндархной ксилемой.

*Iegosipteris javorskii (Иегозиптерис Яворского)* (рис. 85, в). Встречался в верхней перми в Кузбасском регионе. В синтеломах хорошо развита наружная из толстостенных и внутренняя из тонкостенных прозенхиматических клеток кора. Черешки на поперечном срезе ромбические, вытянутые в тангенциальном направлении. Боковые края черешков оттянуты в стороны и состоят из тонкостенной ткани.

*Palaeosmunda williamsii (Палеосмунда Вильямса)*. Встречалась в верхней перми в Австралии. Описана по ископаемым остаткам стволов (синтеломов). На поперечных срезах выделяется хорошо развитая сердцевина. Отхождение листовых следов от проводящего цилиндра сопровождалось листовым прорывом в кольце ксилемы, снаружи окруженной флоэмой.

*Genus (род) Osmunda (Осмунда или Чистоуст)* (рис. 85, г, д; 86). В роде известно 14 видов. Первые представители рода известны с палеогенового периода кайнозойской эры (около 40 млн лет назад). Пластинки вайй яйцевидные или треугольно-яйцевидные, дваждыперисторассеченные. Перышки цельные, в основании черешковидно суженные, 3–8 см длиной. Жилкование сегментов вайй перистое, боковые жилки дихотомически разветвленные. Спорангии краевые. В западном полушарии осмунда встречается от Великих озер на севере до Аргентины на юге; в восточном полушарии от Норвегии и Сахалина до мыса Доброй Надежды, Южной

и Юго-Восточной Азии. В России чрезвычайно редко встречаются два вида: в западной части – *O. regalis* (Осмунда королевская) – довольно крупное травянистое растение, достигающее 2 м высоты, спороносные сегменты в верхней части пластинки вайи; на востоке – *O. japonica* (Осмунда японская) – более мелкое растение (до 120 см высоты), генеративные вайи развиваются отдельно от вегетативных. *O. королевская* содержит дубильные вещества и используется для дубления кож, а также в народной медицине как вяжущее средство. Корневища (синтеломы) использовались в цветоводстве, в частности при выращивании орхидей.

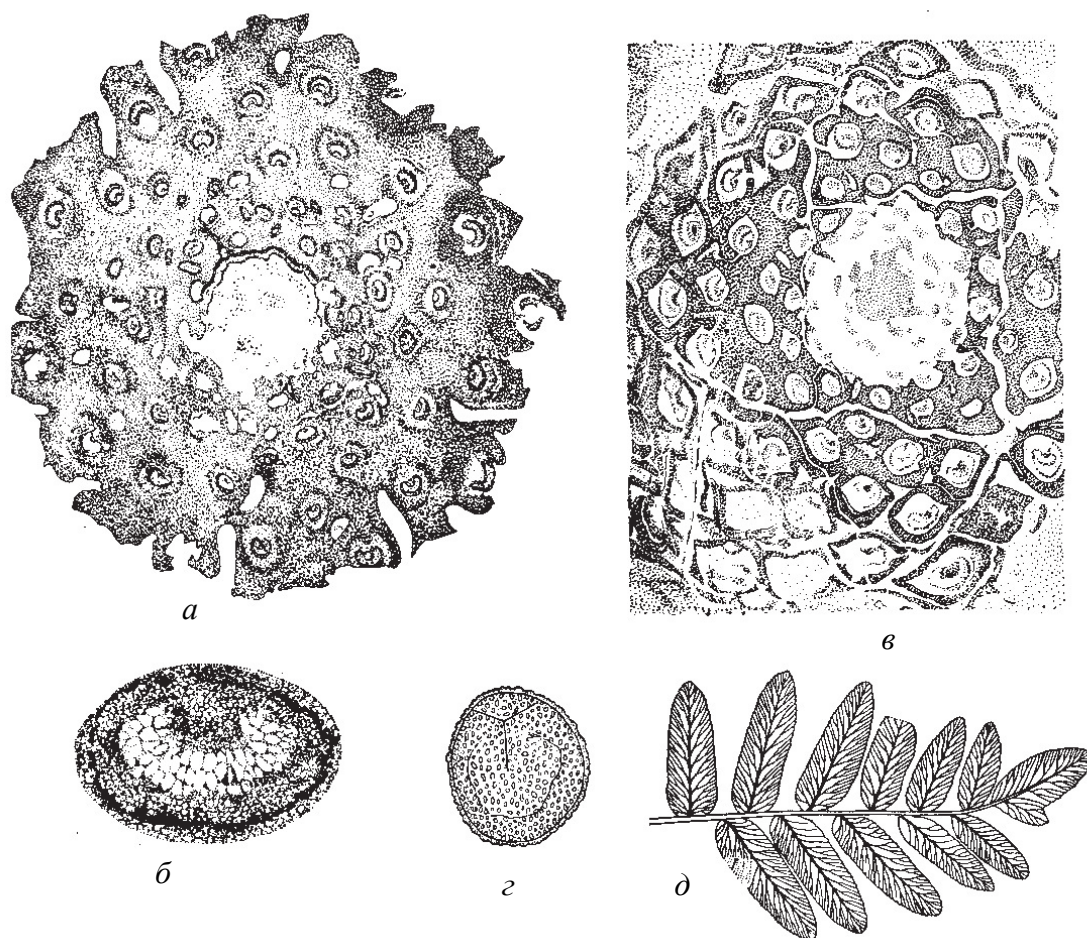


Рис. 85. Ископаемые осмундовые. Zalesskya: *a* – поперечный разрез синтелома с листовыми следами; *б* – отдельный листовой след; *Iegosipteris javorskii*: *в* – поперечный срез синтелома с листовыми следами; *Osmunda* sp.: *г* – спора; *Osmunda heeri*: *д* – стерильное перо

*Genus (pod) Osmundastrum (Чистоустник)*. Род, близкий к предыдущему. Отличается широколанцетной формой пластинки вайи, небольшими (0,8–1,5 см длиной) перышками, в основании расширенными. В роде 6 видов, распространенных в Восточной Азии и Северной Америке. В России

встречается 2 вида на Дальнем Востоке. *O. asiaticum* (Ч.азиатский) – массовый вид, встречающийся в лесах, на болотах, среди кустарников. Для него характерно разделение вайй на генеративные и вегетативные, различающиеся по внешнему облику и функциям. Другой вид – *O. claytonianum* (Ч.Клайтона) – очень редкий вид, занесенный в «Красную книгу» России. Встречается в лиственных и смешанных лесах в Южном Приморье. Характеризуются тем, что генеративные вайи в верхней и нижней частях пластинки несут обычные вегетативные, стерильные сегменты.

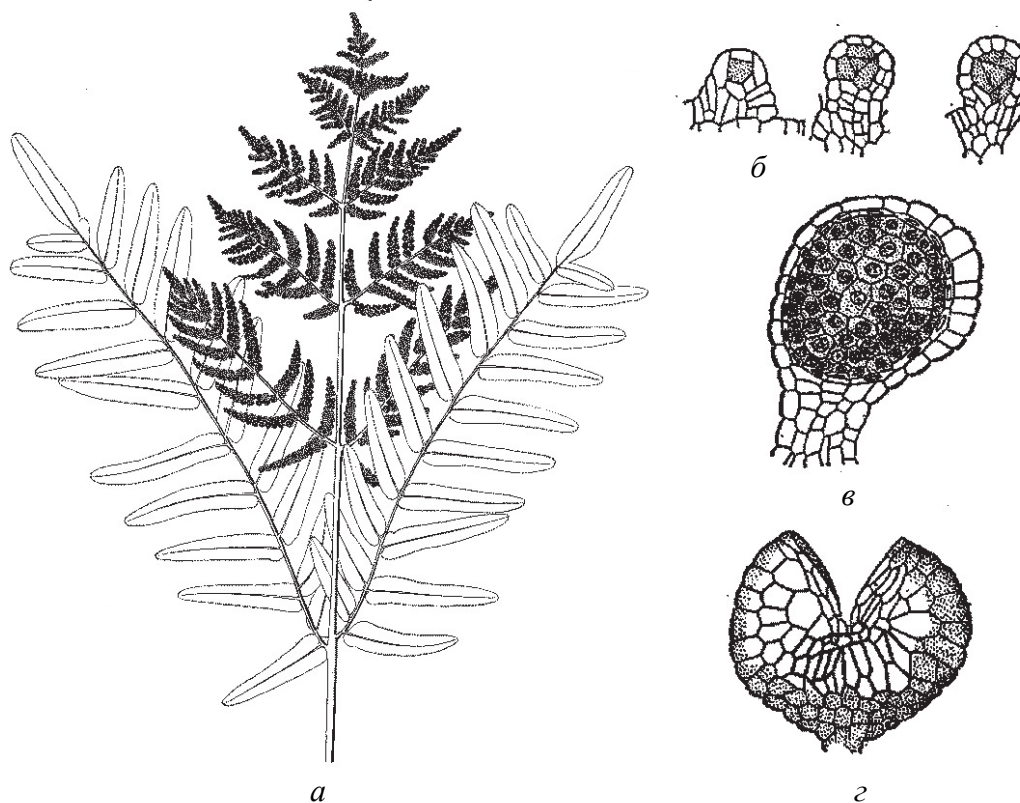


Рис. 86. *Osmunda regalis*: а – верхушка генеративной вайи; б – последовательное заложение спорангия; в – спорангий (продольный разрез); з – вскрывшийся спорангий

### CLASSIS (класс) SCHIZAEOPSIDA

Своеобразная, достаточно древняя группа папоротников. Известны с каменноугольного периода палеозойской эры. Представители подкласса характеризуются комплексом достаточно примитивных черт: одиночные спорангии одновременно созревающие (симультанный тип), расположены по краю пластинки; верхушечное поперечное кольцо, способствующее вскрытию спорангия; трехлучевые споры; дихотомическое жилкование в сегментах вайй. Диморфизм в строении генеративных и вегетативных вайй или их частей. Предковая группа – теделеевы ботриоптеридопсиды.

## Ordo (порядок) Schizeales

Характеризуется синдромом наиболее примитивных признаков в пределах подкласса.

### *Familia (семейство) Schizeaceae*

*Genus (род) Schizea (Схизея)* (рис. 87, *и*). Современный многовидовой (около 35 видов) род. Известен с триаса. В меловом периоде был распространен повсеместно. В настоящее время ареал рода охватывает Южную Африку, о. Святой Елены, Центральную и Южную Америку, Австралию, Тасманию, Новую Зеландию. Сегменты ваий клиновидные или веерообразные, несколько дихотомически рассеченные, напоминают листья гинкговых. Спорангии маргинальные. Споры однолучевые. Гаметофиты нитевидные.

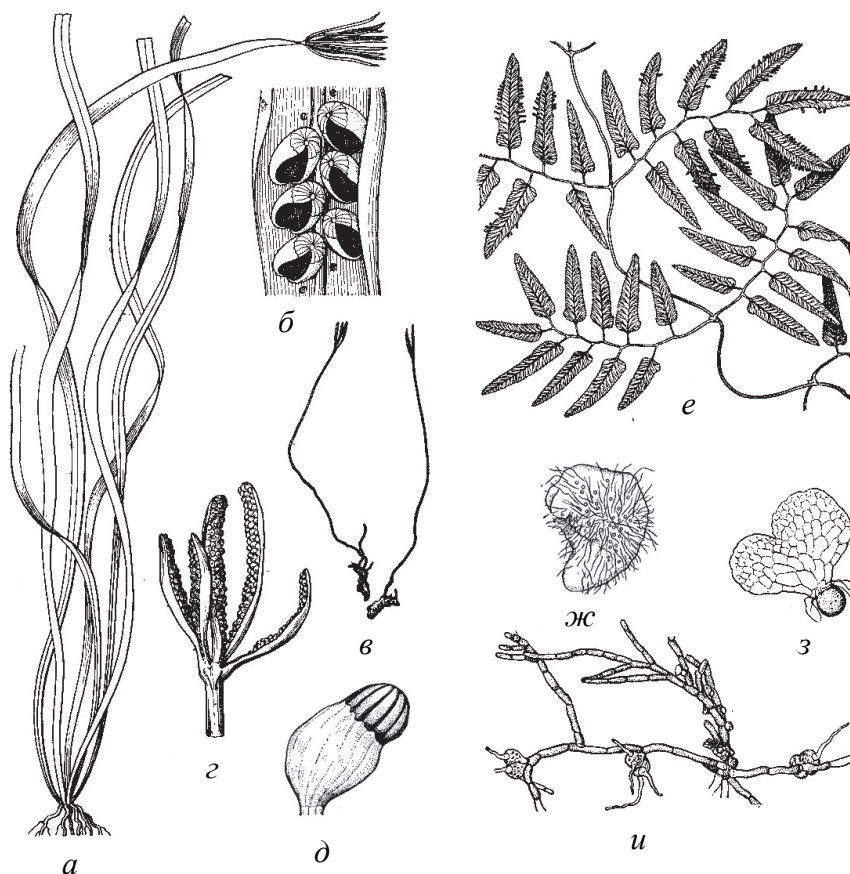


Рис. 87. Схизейные папоротники. *Actinostachys digitata*: *а* – общий вид; *б* – часть пера со спорангиями; *Actinostachys macrofunda*: *в* – общий вид; *г* – спороносная часть ваий; *д* – спорангий; *Lygodium volubile*: *е* – часть ваий; гаметофиты: *ж* – актиностахиса; *з* – лигодиума; *и* – схизеи

*Genus (род) Actinostachys (Актиностахис)* (рис. 87, *а–д, ж*). Современный. Около 13 видов. Большею частью распространены в Индии, Шри

Ланке, Новой Гвинее, Новой Каледонии, Австралии, на Мадагаскаре, в Южной и Центральной Америке. У генеративных вайй фотосинтезирующая пластинка редуцирована до узкого крыла. Фертильные сегменты расположены терминально в виде мутовки или звезды (родовое название в переводе с греческого означает «лучеколосник»), в количестве трех и более. Спорангиеносные зоны располагаются на сегментах латерально и прикрыты краевым выростом – индузиальным флагом. Гаметофиты клубневидные.

*Genus (род) Lygodium (Лигодиум)* (рис. 87, е, з). Современный многовидовой род, включающий около 45 видов. Относительно широко распространен в тропиках и субтропиках от Новой Зеландии и Южной Америки до Японии и юго-востока США. Известен с триаса. В меловом периоде был распространен повсеместно. В третичном периоде ареал значительно сократился. Лиановидные папоротники. Лигодиум Мэррилла (*L. merrillii*) из Новой Гвинее достигает 8 м длины. Жилкование дихотомическое, редко с анастомозами. Спорангии краевые, одиночные. Каждый спорангий покрыт выростом края пластинки. Споры трехлучевые. Гаметофиты сердцевидные. Родовое название в переводе с греческого означает «гибкий», «извилистый» (по лиановидной форме папоротника).

*Genus (род) Anemia (Анемия)*. Современный многовидовой (около 90 видов) род. Впервые появился в юрском периоде мезозойской эры в Англии, Австралии, Индии. В меловом периоде ареал дополнительно охватывал Европу, Прибайкалье, Приморье, Монголию, Китай, Сахалин. В настоящее время Анемия встречается только в тропической Америке, Африке, Индии, во Флориде, Техасе, на Мадагаскаре. Вайи от перистых до дваждыперистых. Спороносными могут быть только нижняя пара перьев. При этом пластинка редуцируется, а рахисы сильно удлиняются. Жилкование от открытого до сетчатого. Споры трехлучевые. Гаметофиты асимметричные. Родовое название в переводе с греческого означает «голый» и дано по характерным, открыто располагающимся спорангиям.

## **CLASSIS (класс) HYMENOPHYLLOPSIDA**

Достаточно разнородная в отношении степени примитивности либо эволюционной продвинутости группа папоротников. Наблюдается различный характер развития синтелома: от развитого плагиотропного до редуцированного ортотропного у некоторых «короткорневищных» папоротников. Спорангии собраны в градатные сорусы и имеют поперечное, косое или продольное кольцо. Созревание спорангиев – базипетальное. Индузий обычно хорошо развит. Споры трехлучевые или однолучевые. Происходят, вероятно, от вымерших псаликсохленовых ботриоптеридопсид.

## **Ordo (порядок) Hymenophyllales**

Небольшие папоротники. Пластинка вайи тонкая, часто состоит из одного слоя клеток, без устьиц. Синтелом в виде корневища с протостелической проводящей системой, голый. Жилкование равно- или неравнодихотомическое, редко – перистое. Сорусы маргинальные или терминальные. Кольцо спорангиев косое или поперечное. Индузий двулопастный или трубчатый. Споры трехлучевые. Почти все представители чрезвычайно влаголюбивы. Около 700 видов порядка распространены преимущественно в тропических и субтропических областях планеты. Несколько видов проникает в северные умеренные широты. Горные и лесные представители осваивают чаще всего напочвенные и скальные местообитания, а также стволы и ветви крупных деревьев (эпифиты). Произрастают, как правило, совместно с разнообразными видами мхов. Появляются в истории Земли с каменноугольного периода палеозойской эры.

### ***Familia (семейство) Hymenophyllaceae***

*Genus (род) Hymenophyllum (Гименофиллум)* (рис. 88, а, в, г; 105, г, д). Современный. Около 350 видов. Характеризуется двулопастным индузием, напоминающим по форме раковину двустворчатого моллюска. Ложе соруса короткое, имеет ограниченный рост (рис. 88). Вайи небольшие, обычно несколько сантиметров в длину. Наиболее крупные вайи у *Hymenophyllum pulcherrimum* (Гименофиллум прекраснейший) достигают 60 см. Спорангии крупные, содержат до 512 спор. Гаметофит лентовидный. Родовое название в дословном переводе означает «пленчатолистник». На российском Дальнем Востоке (Приморье, Сахалин, Курильские острова) встречается один из видов *H. wrightii* (Г. Райта; другое латинское название – *Mecodium wrightii*). Размеры вайи растения – 3,5 см. Растет в хвойных и смешанных лесах, на затененных скалах и крупных камнях, изредка на стволах деревьев. Ареал – восточноазиатско-североамериканский.

*Genus (род) Trichomanes (Трихоманес)* (рис. 89). Современный. Около 350 видов. Характеризуется трубчатым индузием. Ложе соруса длинное, нитевидное благодаря наличию базальной меристемы. У *Trichomanes goebelianum* (Трихоманес Гебеля) отмечены рекордно малые размеры вайи среди папоротников – всего 3–4 мм. Спорангии мелкие, содержат до 64 спор. Гаметофит нитевидный. В России на Дальнем Востоке (Приморье) встречается *T. minutus* (Т. маленький; другое латинское название – *Gonocormus minutus*). Вайи небольшие, до 2,5 см высоты. Пластинка округло-почковидная, неправильно пальчатолопастная или пальчатораздельная. Встречается также в Гималаях, Южной и Юго-Восточной Азии, на о. Ява. Растет на затененных скалах, крупных камнях, пнях, стволах деревьев.

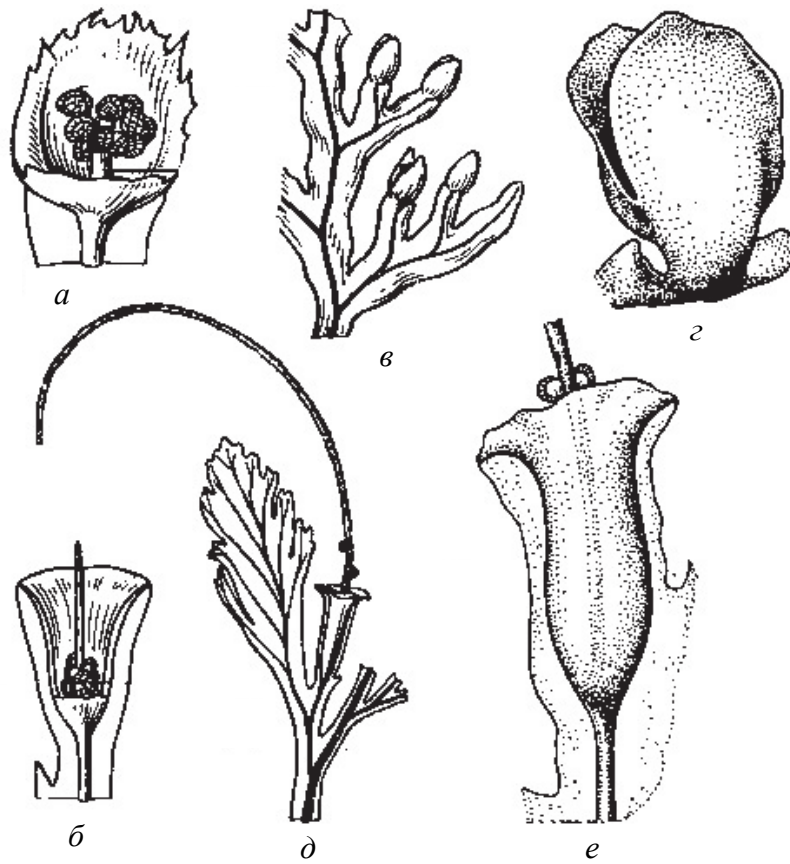


Рис. 88. Сорусы гименофилловых. *Hymenophyllum* (различные виды): *a* – *H. barbatum*; *в* – *H. osmundoides*; *г* – *H. peltatum*; *Trichomanes* (различные виды): *б* – *T. minutum*; *д* – *T. dentatum*; *е* – *T. venosum*

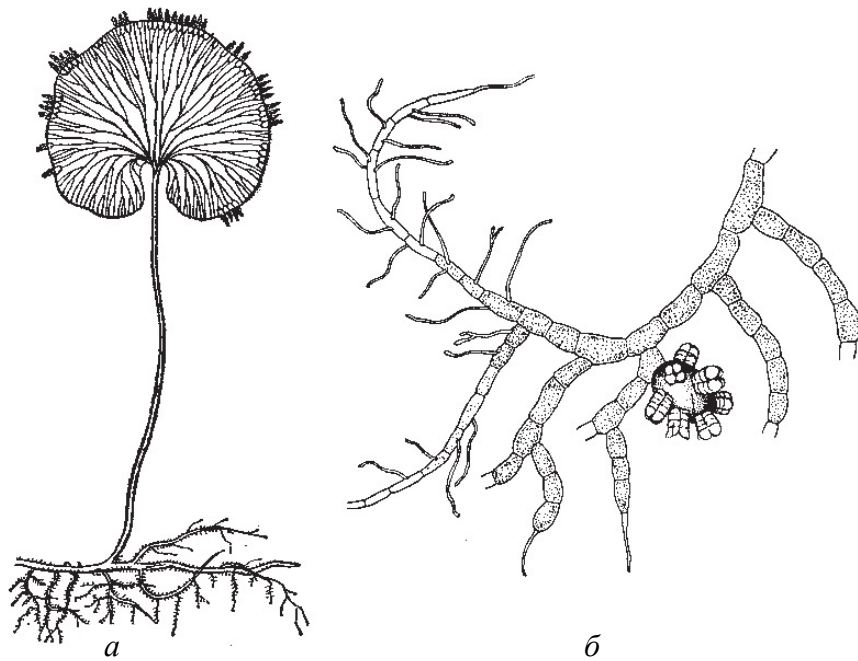


Рис. 89. Представители рода *Trichomanes*: *a* – спорофит трихоманеса почковидного (*T. reniforme*); *б* – гаметофит трихоманеса двугубого (*T. bilabiatum*)

## CLASSIS (класс) CYATHEOPSIDA

Крупные древовидные, сифоностелические и диктиостелические папоротники. Вайи дважды-, триждыперистые, на нижней поверхности густо покрыты чешуями различного типа. Сорусы округлые, с покрывальцем или без него. Споры трехлучевые. Кольцо спорангиев косое. Появились на Земле в юрском периоде мезозойской эры.

### **Ordo (порядок) Cyatheaales**

#### ***Familia (семейство) Cyatheaceae***

Тропическое семейство. Охватывает несколько современных родов: *Cyathea*, *Alsophila*, *Nephelea*, *Trichipteris*, *Cnemidaria* и более 600 видов.

*Genus (род) Cyathea (Циатея)* (рис. 90, а–в). Современный род, охватывающий около 110 видов. Представлен в тропических областях Старого и Нового Света. Наибольшее видовое разнообразие во влажных горных тропических районах. На север проникает до Южной Японии; на юге – до субантарктических Оклендских островов, Капской области (Южная Африка) и Огненной Земли. Отдельные представители древовидных циатей достигают в высоту более 20 м. Проводящая система диктиостелическая. Отдельные меристелы (пучки) окружены склеренхимой и особыми кубическими клетками, содержащими кристаллы. В паренхиме коры ствола и черешков имеются слизистые мешки. Главный рахис пластинки вайи в месте отхождения сегментов с участками воздухоносной ткани овальной формы (аэрофоры или пневматодемы). Чешуи, покрывающие вайи, окаймленные, не покрыты щетинками. Спорангии вперемишью с парафизами собраны в сорусы. Покрывальце разных типов.

Некоторые виды, например *Cyathea medullaris* (Циатея сердцевинная), в Новой Зеландии, Тасмании и на островах Тихого океана используются в пищу местным населением.

### **Ordo (порядок) Dicksoniales**

Разнообразные по типу жизненных форм папоротники, близкородственные циатейным. Характеризуются отсутствием чешуйчатых покровов и своеобразными двустворчатými (большой частью, особенно у примитивных представителей порядка) покрывальцами сорусов.

#### ***Familia (семейство) Dicksoniaceae***

Тропические, в основном древовидные папоротники. Включают четыре современных рода: *Dicksonia*, *Cystodium*, *Culcita*, *Cibotium*. Наиболее типичные двустворчатые индузии: наружная створка образуется из видо-

измененного края пластинки вайи, а внутренняя представляет собой настоящее покрывальце, прирастающее своим основанием к приподнятому ложу соруса.

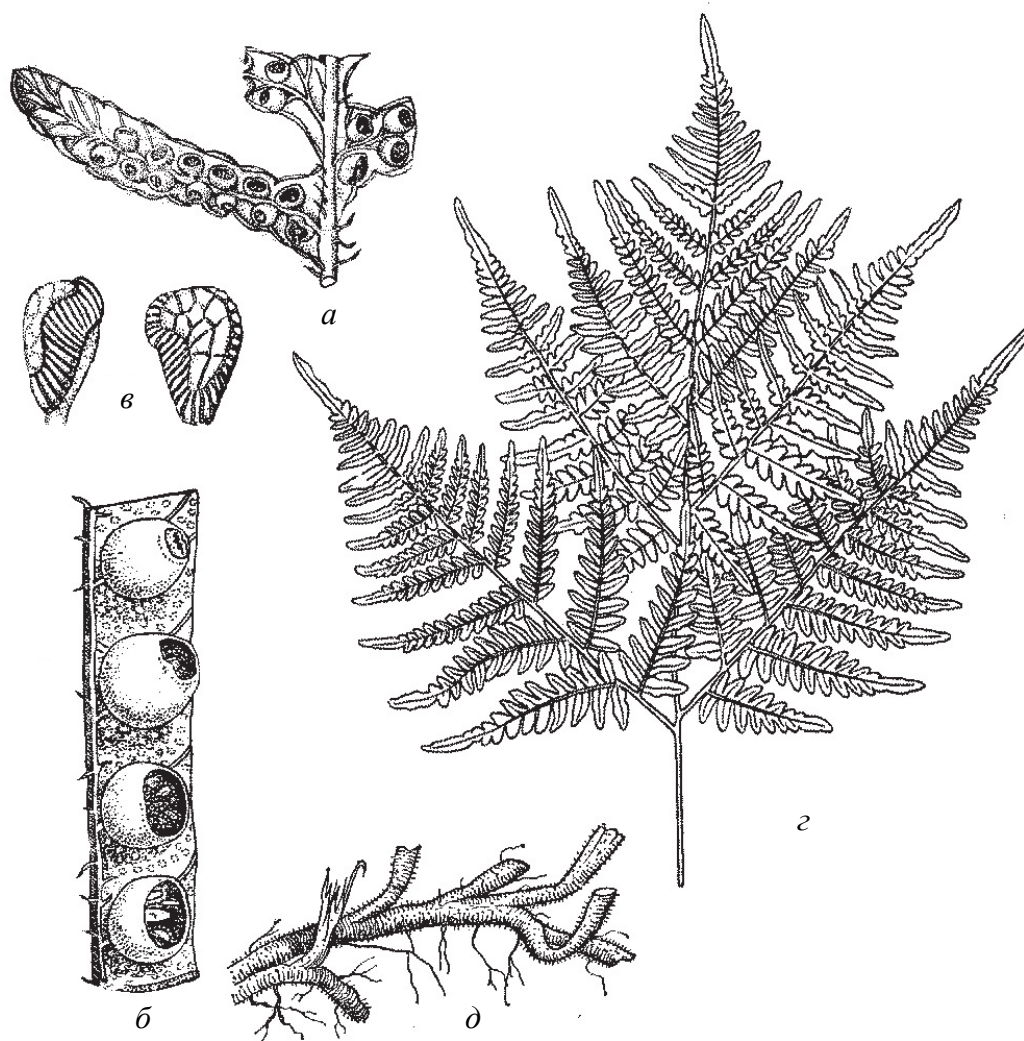


Рис. 90. *Syathea elegans*: *a* – фертильный сегмент; *б* – сорусы; *в* – спорангии; *Pteridium aquilinum*: *г* – пластинка вайи; *д* – синтелом

*Genus (род) Dicksonia (Диксония)*. Род представлен 25 видами, распространенными в Новой Гвинее, Восточной Австралии, тропической Америке, Новой Зеландии, Тасмании, на островах Малайского архипелага, Тихого океана и Святой Елены, Филиппинах. Растут в горных лесах, влажных ущельях, изредка в сухих местообитаниях. Поднимаются до абсолютной высоты 3 000 м. Иногда образуют папоротниковые джунгли и рощи. Древовидные папоротники 4–6 м, иногда до 15 м высоты. Стволы густо покрыты придаточными корнями, переплетающимися с отмершими черешками вайи. Вайи дважды-, триждыперистые, образуют на верхушке ствола пальмовидную крону. Черешки и рахисы разных порядков покрыты волосками.

*Genus (pod) Cibotium* (Циботиум или цибоциум). В роде насчитывается 10–15 видов, встречающихся в тропических лесах Азии, Филиппин, а также на Гавайских островах, в Центральной Америке и Мексике. Древо-видные папоротники с прямым, редко полегающим стволом. Черешки вай, рахисы и особенно верхушка ствола с зачатками предпобегов густо покрыты защитным толстым покровом из длинных мягких волосков. Молодые вайи циботиумов и сердцевина стволов используются в пищу местным населением.

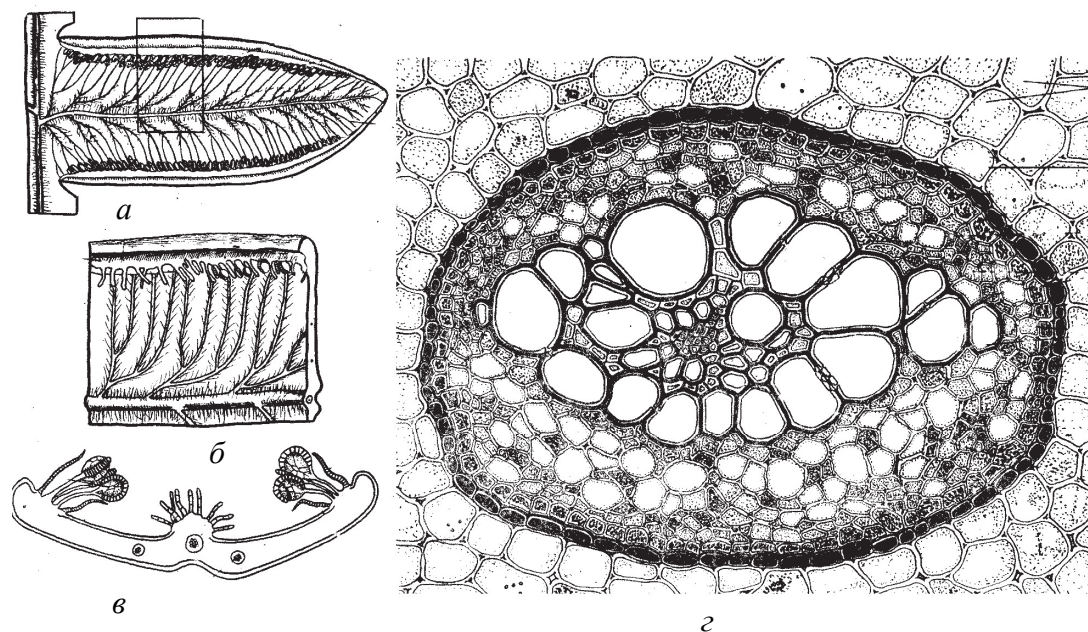


Рис. 91. *Pteridium aquilinum*: *a* – фертильный сегмент; *б* – часть фертильного сегмента; *в* – поперечный разрез фертильного сегмента; *з* – анатомическое строение меристелы на поперечном срезе

### ***Familia (семейство) Hypolepidaceae***

Большей частью тропическое и субтропическое семейство восточного полушария. Включает 6 родов и около 100 видов. Крупные растения с горизонтальным сифоностелическим или диктиостелическим синтеломом в виде корневища. Вайи дважды-, четыреждыперистые. Сорусы краевые, образующие ценосорус, с внутренней стороны прикрыты индузием, с внешней – завороченным краем пластинки вайи.

*Genus (pod) Pteridium* (Орляк) (рис. 90, *з, д*; 94). Один из самых распространенных папоротников Земли. Встречается на всех континентах, кроме Антарктиды. Чрезвычайно изменчив и в разных регионах представлен особыми географическими расами. В настоящее время установлено, что в умеренных областях Евразии встречается *Pteridium pinetorum*, представленный разными подвидами. В Сибири встречается *suprsp. sibiricum* – орляк сибирский. Недавно был открыт другой очень редкий подвид – саян-

ский (subsp. sajanense). *Pteridium aquilinum* – южный вид; характерен для теплых регионов Земли. Произрастает в светлых смешанных лесах, а также в сосняках, темнохвойной горной тайге, на лесных полянах, по берегам рек, на остепненных лугах и др.

Для орляка характерны длинные подземные синтеломы («корневища»), черно-бурые, 1–1,5 см в диаметре. Глубина их залегания от 5 до 60 см. Возраст синтеломов, определенный по оставшимся, неразложившимся частям, составляет более 50–70 лет. Вайи высотой 30–200 см, а в тропиках – до 4 м. Примерно половину высоты вайи занимает черешок, а еще половину – крупная треугольная или яйцевидная пластинка. Молодые вайи более или менее густо покрыты коричневыми или белыми волосками; имеют промышленное пищевое значение. В Японии выращивается в культуре. В некоторых регионах – злостный сорняк, засоряет пастбища, ядовит для скота. Используется в народной медицине, имеет техническое применение.

## **CLASSIS (класс) POLYPODIOPSIDA**

Один из молодых в филогенетическом отношении классов. Лептоспорангиатные. Представители в значительной степени специализированы. Спорангии в сорусах. Характерен индузий различной формы или отсутствует. В своем происхождении связаны, вероятно, с вымершими представителями сермайевых ботриоптеридопсид.

### **Ordo (порядок) Dryopteridales**

Один из наиболее специализированных и богато представленных (количественно и по видовому составу) порядков. По некоторым представлениям связан в своем происхождении с циатейными папоротниками либо с гораздо менее специализированными гименофилловыми. Это небольшие или средних размеров папоротники, распространенные по всей планете. Встречаются в различных экотопах: лесах, высокогорьях, на болотах, скалах, в качестве эпифитов и т. д. Спорангии собраны в разнотипные сорусы на нижней стороне пластинки вайи. Сорусы с покрывальцем или без него (по-видимому, это вторичное явление). Спорангии с продольным кольцом, созревают в сорусе базипетально. Споры однолучевые. Представлены «короткокорневищными» и «длиннокорневищными» травянистыми жизненными формами. Жилкование сетчатое.

### ***Familia (семейство) Dryopteridaceae***

Семейство, охватывающее по последним данным (Цвелев, 1991) 52 рода и около 1 000 видов, встречающихся в тропических и умеренных

областях Евразии, Америки и Африки. Представители произрастают в лесах, на скалах, в высокогорных сообществах. «Короткокорневищные», розеточные (со сближенными вайями), диктиостелические папоротники. Вайи дважды-, триждыперисторассеченные кожистые или травянистые. Сорусы с щитковидным или подковообразным индузием.

*Genus (pod) Dryopteris (Щитовник)* (рис. 92–95). Современный. Более 220 видов, в основном лесных или петрофильных. Наибольшее видовое разнообразие отмечено в умеренной полосе северного полушария, единично – в Южной Америке и Африке. Характеризуется подковообразными или почковидными индузиями и светло- или ярко-зелеными травянистыми пластинками вайй.

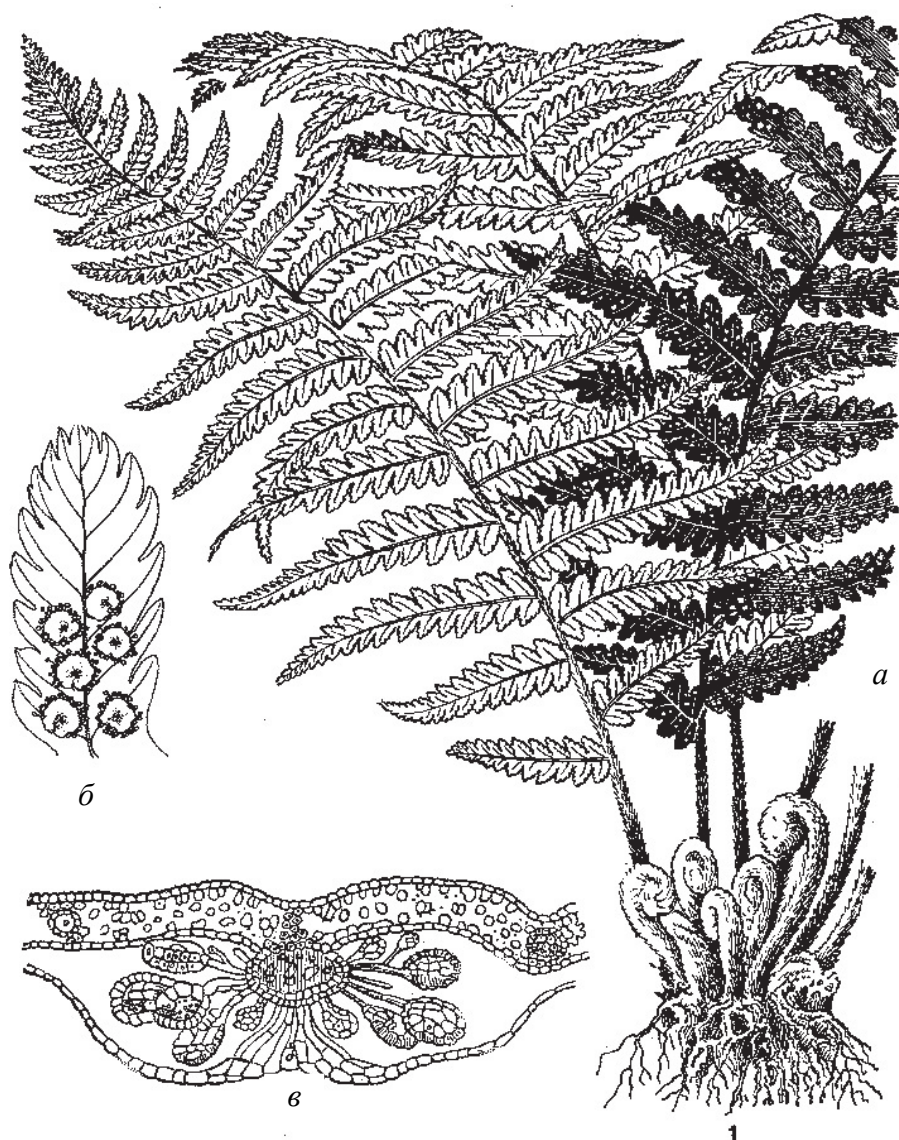


Рис. 92. *Dryopteris filix-mas*: а – общий вид; б – фертильный сегмент с сорусами; в – разрез через сорус

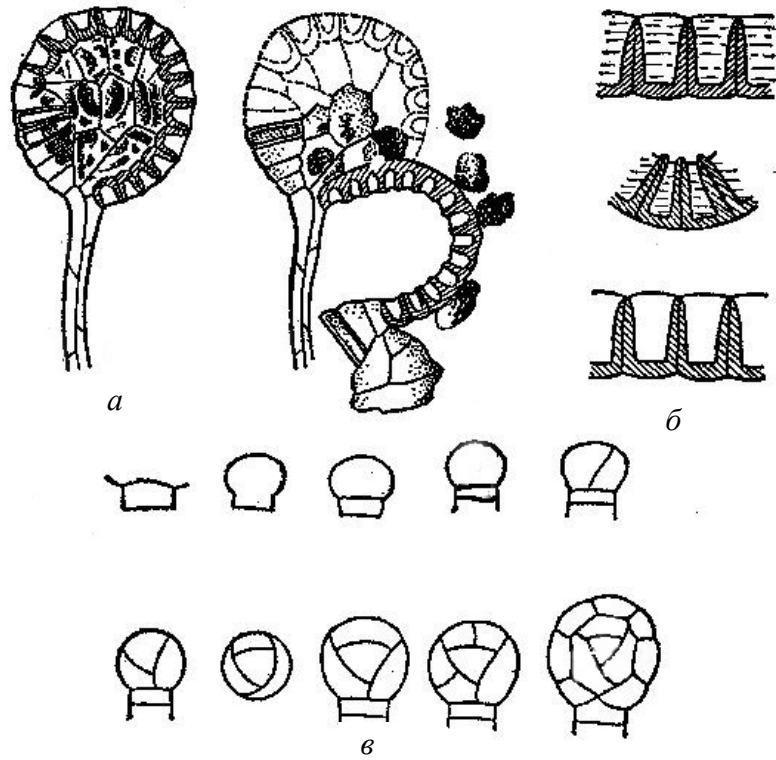


Рис. 93. *Dryopteris filix-mas*: *a* – спорангии; *б* – строение кольца спорангия на различных стадиях созревания; *в* – заложение спорангия

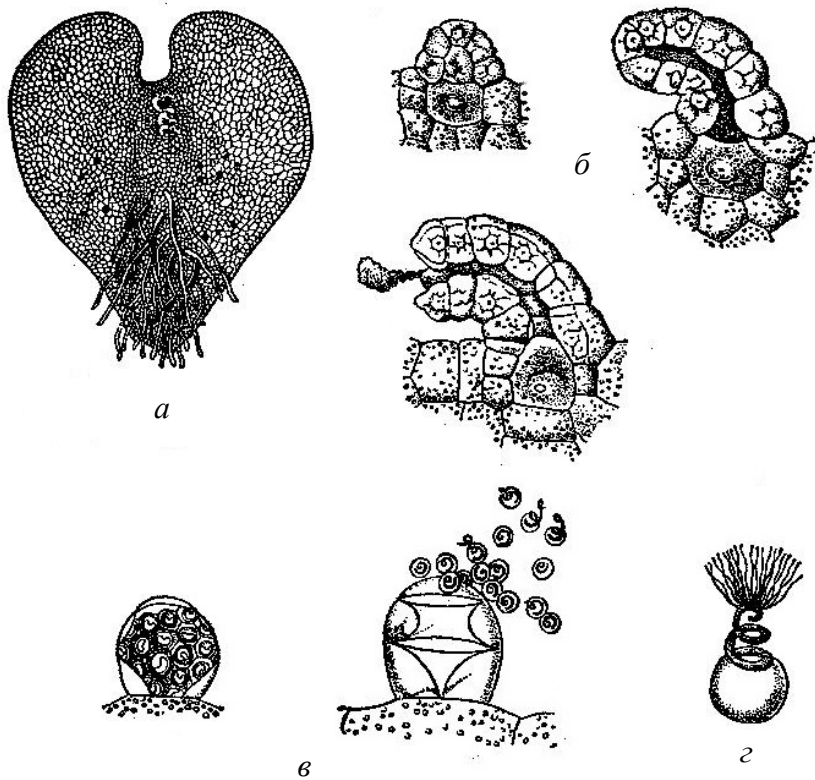


Рис. 94. *Dryopteris filix-mas*: *a* – гаметофит; *б* – архегоний на разных этапах развития; *в* – антеридий на разных этапах развития; *г* – сперматозоид

Наиболее распространенным видом в умеренной полосе северного полушария является *Dryopteris expansa* (Щитовник расширенный). Вайи до 1 м высотой. Черешок длинный, почти равен пластинке вайи, покрыт многочисленными ланцетно-яйцевидными буроватыми или темными чешуями. Пластинка вайи яйцевидной формы, к основанию не суженная, триждыперисторассеченная. Также широко распространен близкий вид *D. carthusiana*. Отличается от предыдущего формой пластинки вайи и базальными сегментами.

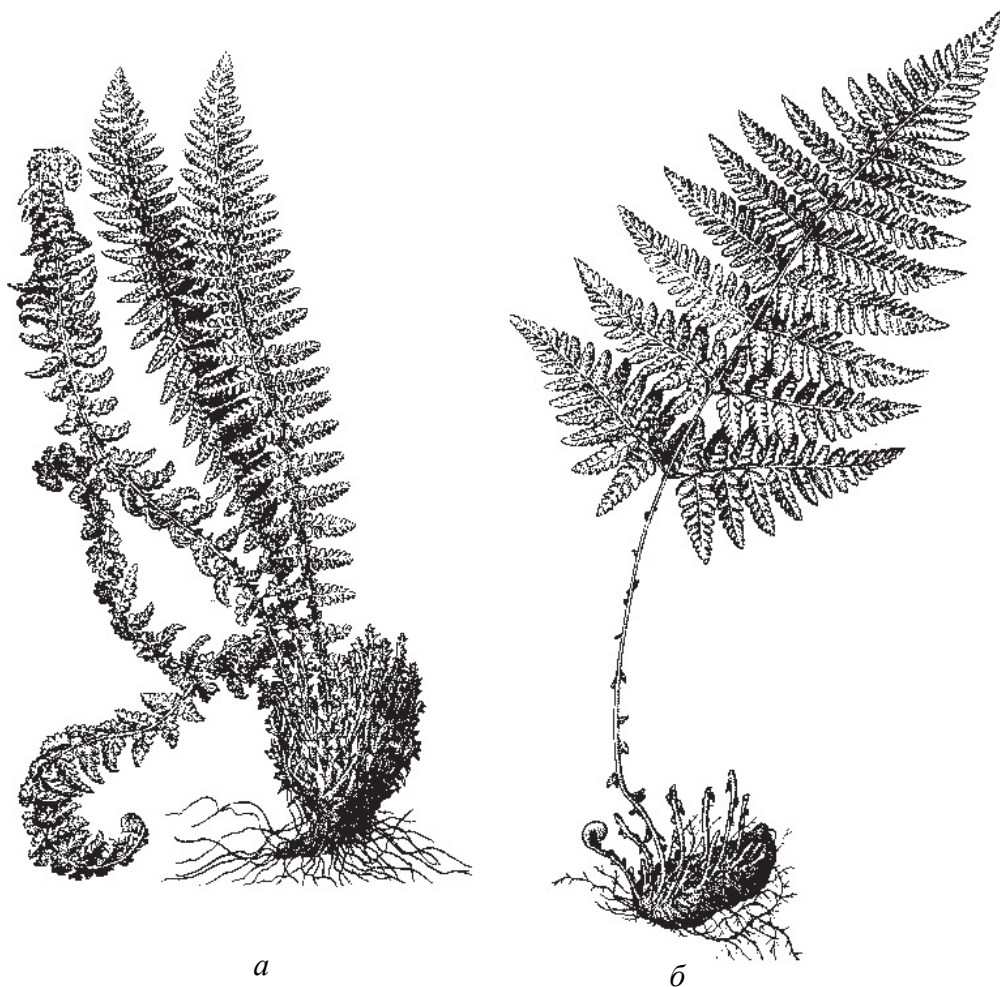


Рис. 95. Виды щитовника: *a* – *Dryopteris fragrans* (Щ. пахучий);  
*б* – *Dryopteris carthusiana* (Щ. шартрский)

*Dryopteris filix-mas* (Щитовник мужской) (рис. 92–94) довольно редок. Вайи продолговато-ланцетные, короткочерешковые, дваждыперистые. Произрастает в широколиственных, смешанных и темнохвойных лесах. Встречается в Европе, на Кавказе, в Южной Сибири, Средней Азии, Северной Америке. Сибирские местонахождения щитовника мужского представлены остаточными фрагментами ареала, изолированными от основных мест произрастания вида обширными разрывами (дизъюнкциями).

В Сибири *Dryopteris filix-mas* является неморальным реликтом третичного периода кайнозойской эры.

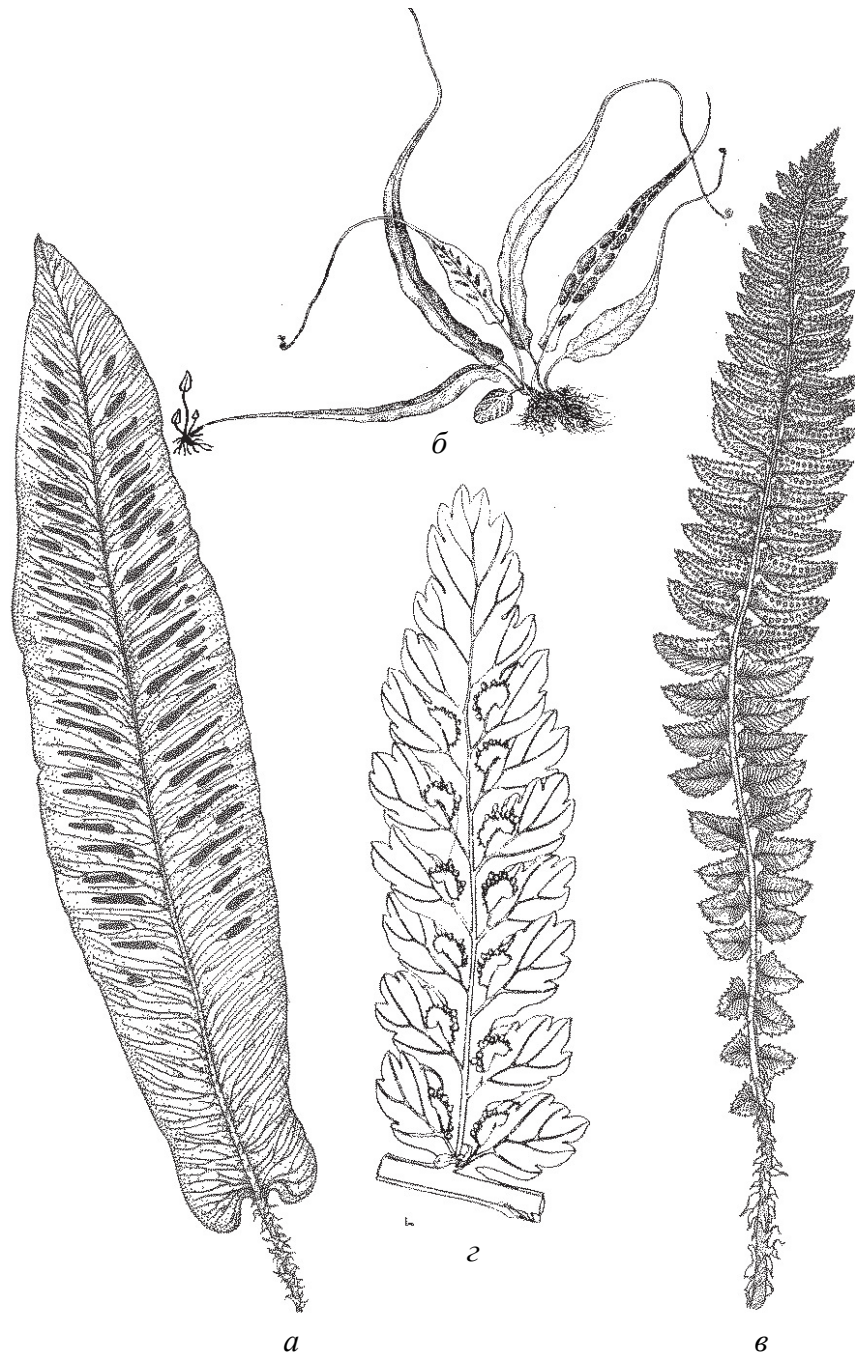


Рис. 96. Гименофиллиды: *a* – *Phyllitis japonica* (Листовик японский) – пластинка вайи; *б* – *Samptosorus sibiricus* (общий вид); *в* – фертильная вайя *Polystichum lonchitis* (Многорядник копьевидный); *г* – фертильный сегмент *Athyrium filix-femina*

*Genus (род) Polystichum (Многорядник)* (рис. 96, в). Современный. Около 200 видов, распространенных в тропических, субтропических и умеренно теплых зонах Земли. Произрастают в лесных и петрофитных

(каменистых) экотопах. Индузий щитковидный, пластинки вайи темно-зеленые, кожистые.

*Polystichum braunii* (Многорядник Брауна). Вайи продолговато-ланцетовидные, дваждыперистые, блестящие. Черешок и рахис густо покрыты буроватыми чешуйками. Очень редкий, в условиях Сибири реликтовый вид. Характеризуется прерывистым распространением. Крупные фрагменты ареала вида расположены в Европе, Восточной Азии и Северной Америке. В Сибири почти все местонахождения приурочены к Алтаю и Западному Саяну. Произрастает в черневых пихтово-кедровых (*Abies sibirica* + *Pinus sibirica*) горных лесах.

## **Ordo (порядок) Aspleniales**

### ***Familia (семейство) Aspleniaceae***

Семейство охватывает 9 родов и около 700 видов, распространенных большей частью в тропических и субтропических областях Земли. Значительно реже встречаются в умеренно теплых зонах. Синтелом в виде укороченного вертикального корневища, покрыт жесткими сетчатыми чешуями. Сорусы эллиптические или линейные, с индузием или без него.

*Genus (род) Asplenium (Костенец)* (рис. 97). Наиболее крупный род, охватывающий около 97 % всех видов семейства (около 700). Синтеломы укороченные, прямостоячие, покрыты темными, удлинненно-треугольными, линейно-ланцетными или нитевидными чешуями. Вайи скучены в розетку. Сорусы эллиптические или линейные, расположены с одной стороны от боковых жилок, косо по отношению к средней жилке (рахису) и прикрыты индузием. В основании черешков вайи два проводящих пучка, которые выше сливаются в один Х-образный. В Сибири встречается 7 видов. *Asplenium ruta-muraria* (Костенец постенный) – самый распространенный в регионе. Вайи небольшие, 1–5 см, редко до 10 см, трижды-, четыреждыперистые. Черешки равны или длиннее пластинки. Один из немногих ксерофильных скальных папоротников. Предпочитает известняки, иногда поселяется на каменных стенах домов. Распространен по всем регионам северного полушария. *Asplenium sajanense* (Костенец саянский) – наоборот один из самых редких на планете (рис. 98). Крупнее предыдущего вида. Вайи длиной 10–18 см, дважды-, триждыперистые. Черешки вдвое короче пластинки, голые, лоснящиеся, бурые. Встречается только по северным склонам Западного Саяна (два местонахождения) и Кузнецкого Алатау (одно местонахождение). Произрастает на каменистых склонах в темнохвойных субальпийских редколесьях.

*Camptosorus sibiricus* (Кривокучник сибирский) (рис. 96, б). Небольшой папоротник с не рассеченными перисто вайями. Пластинка вайи ланцетная, на верхушке утончающаяся в нитевидное образование, заканчивается уко-

ренивающейся почкой. Основной ареал охватывает Юго-Восточную Азию. В Сибири это реликт третичного возраста, известен из локальных, изолированных местонахождений. Поселяется на карбонатных, затененных, мшистых скалах, осыпях. В Красноярском крае известно два местонахождения: заповедник «Столбы» и в Западном Саяне по р. Тайгиш (Каратузский р-н). Близкий вид рода встречается в Северной Америке.



Рис. 97. Сибирские костенцы: *a* – *Asplenium septentrionale* (К.северный);  
*б* – *A.ruta-muraria* (К.постенный); *в* – *A.sajanense* (К.саянский)

*Genus (под) Phyllitis (Листовик)* (рис. 96, *a*). Включает 4 вида, распространенных в северном полушарии. В систематическом отношении близок к роду Костенец. Цельными, нерассеченными пластинками вайй похож на предыдущего представителя, в отличие от которого не имеет укореняющихся верхушечных почек, является более крупным – размеры до 40–60 см. Сорусы различной длины, расположены попарно, супротивно и сближенно, образуя сдвоенные сорусы. Один из самых обычных видов – *Phyllitis scolopendrium* (Листовик сколопендровый). Распространен в Европе и Северной Америке. Встречается в лесах, чаще на затененных скалах.

Близкий вид – *Phyllitis japonica* встречается на юге Дальнего Востока, Сахалине, в Восточной Сибири и Японии.



Рис. 98. Сибирские полиподиевые папоротники. Слева: *a* – *Gymnocarpium dryopteris*; *б* – *Gymnocarpium jessoense* (Голокучник иезский); *в* – железки на нижней стороне сегмента Голокучника иезского; *г* – *Phegopteris connectilis*; справа: *Asplenium sajanense* на субальпийском каменистом лугу (хребет Борус, Западный Саян, национальный парк «Шушенский бор»)

## Ordo (порядок) Athyriales

### *Familia (семейство) Athyriaceae*

Семейство охватывает 24 рода и более 500 видов, распространенных по всему земному шару, исключая пустыни и большую часть Арктики. Синтелом в виде горизонтального корневища, диктиостелический, покрыт темно-красными чешуями. Черешки вай с выемкой на адаксиальной стороне, снабжены двумя сосудистыми пучками. Сорусы с индузием или без него.

*Genus (род) Athyrium (Кочедыжник)* (рис. 96, *г*). Политипный род, включающий более 200 видов. Кочедыжники встречаются в умеренно теплых, субтропических и тропических районах Земли. Как правило, это лесные, реже – болотные или скальные многолетние растения от 30 до 150 см высотой. Корневищеподобный синтелом укороченный, покрыт широколанцетовидными чешуями. Вайи дважды-, четыреждыперистораздельные

с широколанцетной или овальной пластинкой. В России больше всего видов кочедыжников (около десяти) на Дальнем Востоке. В Красноярском крае 2–4 вида. Один из них – Кочедыжник альпийский (*Athyrium alpestre*) встречается только в горах юга Сибири (в пределах края). Другой вид – *Athyrium filix-femina* (Кочедыжник женский) – встречается значительно чаще. Он распространен в различных лесах, иногда на болотах от южных границ края и до широты р. Ангары. Кроме Сибири этот вид встречается в Европе, Северной Африке, Восточной Азии. Кочедыжник женский очень полиморфный вид, и некоторыми авторами в границах таксона выделяются еще Кочедыжник китайский (*A. sinense*), который по распространению тяготеет к Восточной Азии, и Кочедыжник Мономаха (*A. monomachii*) с аналогичным распространением. Для кочедыжника женского и близких видов характерны крупные дважды-, триждыперистые пластинки вайй, вытянутые сорусы в виде подковы, крючка или запятой, покрытые идентичной формы индузией. Индузией прикрепляется одним краем, свободный край реснитчатый.

*Genus (pod) Cystopteris (Пузырник)*. Небольшой род, включающий около 20 видов. Распространение большей частью в пределах северного полушария, где пузырники тяготеют к горным регионам тропических, субтропических и холодных областей. Чаще всего это лесные, скальные и высокогорные папоротники. Размеры растений небольшие – в пределах 10–35 см. Синтелом в виде укороченного или удлиненного черноватого корневища. Пластинка вайй дважды-триждыперистая, яйцевидная, линейноланцетная или треугольная. Черешок длиннее или короче пластинки. Сорусы округлые, индузией пленчатый, в виде колпачка.

Самым распространенным в России пузырником является *C. fragilis* (П.ломкий). Произрастает на тенистых скалах от крайнего востока до запада. За пределами России известен в Северной и Южной Америке, Африке и Австралии. В Красноярском крае ареал этого папоротника в виде двух локальных областей: первая охватывает всю южную часть территории, вторая – островная у Полярного круга. Значительно более редки пузырник Дайка (*C. dickiana*), тяготеющий к высокогорным районам, и реликтовые (для условий Сибири) лесные напочвенные П.судетский (*C. sudetica*) и П.горный (*C. montana*).

*Genus (pod) Diplazium (Диплазиум)*. Чрезвычайно полиморфный род, охватывающий около 400 видов. Большею частью это тропические и субтропические растения. В России распространен только один вид – *Diplazium sibiricum* (Диплазиум сибирский). Произрастает в сырых, мшистых темнохвойных и смешанных лесах, на каменистых россыпях. Внешним обликом напоминает орляк (треугольная пластинка вайи, длинный черешок, удлиненный горизонтальный синтелом) и кочедыжник женский

(нежная, мелко рассеченная пластинка, удлиненные сорусы, чешуйчатый черешок). В Красноярском крае встречается от южных границ до Полярного круга.

*Genus (род) Gymnocarpium (Голокучник)* (рис. 98, а–в). Маловидовой род, включающий 5–10 видов, распространенных в умеренных и тропических областях северного полушария. Это небольшие (20–50 см) лесные или скальные папоротники. Синтелом в виде тонкого, ползучего, ветвящегося подземного корневища, покрытого светлыми коричневыми или охристыми чешуями. Вайи с длинным черешком и треугольной пластинкой (наподобие орляка). Сорусы округлые, без индузиев. Самым обычным видом рода является голокучник трехраздельный (*G. dryopteris*). Этот вид встречается в пределах всего северного полушария. В Сибири зона сплошного распространения от южных границ до широты р. Подкаменной Тунгуски и нижнего течения р. Иртыша. Впервые этот вид описан под названием «*Polypodium dryopteris*» К. Линнеем в 1753 г. Позднее данный таксон различными авторами был выделен из многоножек (*Polypodium*), но относился к разным родам, в том числе к роду щитовник (под названием *Dryopteris linnaeana*). В соответствии с последними исследованиями птеридологов голокучники не только не могут быть объединены со щитовниками в один род, но даже не относятся к общему семейству. По характеру развития и строению гаметофита голокучники оказались ближе к представителям семейства кочедыжниковых. Несколько более редкими для Сибири являются два восточных голокучника: хоккайдский (*G. jessoense*) и материковый (*G. continentale*). Особенно редок западный *G. robertianum* (Г. Роберта): известен только из окрестностей города Красноярска (по р. Бирюсе и р. Караульной).

### ***Familia (семейство) Onocleaceae***

Небольшое семейство, включающее 3 рода и 10 видов. Характерной особенностью оноклеевых папоротников является присущий им диморфизм вайй, связанный с бесполом размножением. Спороносные вайи имеют иную форму, структуру, размеры, цвет, нежели вегетативные. Пластинки генеративных вайй значительно редуцированы, края сегментов подвернуты к средней жилке и защищают спорангии. Цвет этих вайй только на ранних стадиях развития зеленоватый, впоследствии меняется на коричневый разных оттенков. Синтелом осмундовых подземный, в виде толстого или тонкого корневища, диктиостелический.

*Genus (род) Matteuccia (Страусник)* (рис. 99, 100). Маловидовой род (2–4 вида), распространенный в умеренно теплых и субтропических областях северного полушария. В России представлен двумя видами. Страусники – крупные папоротники от 50 до 150 см высотой, произрастающие в тени-

стых, влажных лесах, на лесных полянах, близ русел рек и ручьев. Представители рода относятся к группе «короткокорневищных», вследствие этого их вайи собраны в изящную воронку на конце «корневища». В центре воронки из зеленых вегетативных вайй у взрослых растений находится несколько более мелких спороносных вайй. Самым распространенным видом является Страусник обыкновенный (*Matteucia struthiopteris*): он встречается в умеренных широтах по всему северному полушарию. В Сибири имеет ареал, аналогичный такому, как у *Gymnocarpium dryopteris*. Более редок в России Страусник восточный, основной ареал которого находится в пределах Японии и Китая. У нас известен только с островов Сахалин и Курильских.



Рис. 99. Страусник (*Matteucia struthiopteris*), доминирующий в покрове черного осинника (Западный Саян, хребет Верховой)

*Genus (род) Onoclea (Оноклея)*. Род, представленный только в Северной Америке и Восточной Азии единственным видом – Оноклеей чувствительной (*O. sensibilis*). В России известен на юге Дальнего Востока и в Восточной Сибири. В отличие от страусников у оноклей вайи одиночные, а «корневище» тонкое и ползучее.

### *Familia (семейство) Woodsiaceae*

Представлены почти по всему земному шару, но преимущественно в горных районах. Исключительно скальные папоротники, как правило, небольших размеров (до 30 см высотой). В семействе 3 рода и 30 видов. В России представлены двумя родами и 8–10 видами. У большинства вудсий синтелом укороченный, в виде вертикального или горизонтального, иногда разветвленного корневища. Вайи пучками скучены на верхушке «корневища». Сорусы округлой формы, находятся на концах жилок. Индузий прикрепляется к основанию соруса, различной формы: от блюдцевидной (спорангии располагаются как бы в «тарелке») до сильнорассеченного на многочисленные узкие доли (при этом спорангии располагаются вперемешку с лопастями, принадлежащими покрывальцу).



Рис. 100. Спороносные прошлогодние вайи, расположенные у оснований вегетативных вай у страусника (*Matteuccia struthiopteris*)

*Genus (род) Woodsia (Вудсия)* (рис. 101, а, в). Самый крупный род семейства, включающий почти все виды. Для этих папоротников характерно наличие сочленения на черешке вайи. После отмирания вайя отламыва-

ется по сочленению, при этом оставшаяся часть черешка сохраняется довольно долго. Вследствие этого у многих вудсий образуется щетка из сохранившихся остатков черешков, вероятно, защищающая молодые вайи. Индузий в виде пленок, перемешанных со спорангиями, либо чашевидный.



Рис. 101. *Woodsia gracilis*: *a* – фертильная вайя; *б* – перо с сорусами; *в* – сорус; *Thelypteris palustris*: фертильный сегмент; *д* – сорусы

Самым распространенным видом является Вудсия эльбская или северная (*W. ilvensis*). Этот вид обычен в умеренной полосе северного полушария. В Сибири встречается до широты р. Ангары в нижнем течении, но на востоке доходит до полярных широт, а на западе проникает вглубь Арктики (остров Гренландия). Этот вид чрезвычайно полиморфен, и многие его расы были описаны как отдельные виды. Например, в восточной части ареала встречается более изящная, ксерофильная вудсия заостренная (*W. acuminata*), признаваемая многими ботаниками только за разновидность вудсии северной. В 1993 г. на юге Красноярского края (Западный Саян, р. Тайгиш в Каратузском районе) была найдена гигантская вудсия тайгишская (*W. taigischensis*). Вайи достигают 35 см длины, имеют городчатые сегменты второго порядка и относительно длинный черешок. Многие расы вудсии северной имеют вайи, очень густо покрытые коричневыми пленками, отчего пластинка и черешок кажутся мохнатыми и коричневатозелеными (черешок без зеленых оттенков). Эти приспособительные признаки влияют на засухоустойчивость растений. *W. ilvensis* – один из немногих папорот-

ников, способный произрастать на открытых солнцу скалах южной экспозиции.

Достаточно часто встречается более мелкая (до 15 см высотой), лишая опушения Вудсия гладковатая (*W.glabella*). Она также встречается в горных районах умеренных широт северного полушария. В отличие от предыдущего вида вудсия гладковатая влаголюбива и не выносит прямого солнечного освещения. Удивительны ее способности произрастать в глубокой тени скальных расщелин. Выдержать такие условия могут только мхи и единичные виды сосудистых растений. В настоящее время некоторые специалисты рассматривают евразийскую расу *Woodsia glabella* как самостоятельный вид – Вудсия разнолистная (*W.heterophylla*), а настоящая Вудсия гладковатая встречается в Северной Америке.

Среди вудсий много редких видов: Вудсия альпийская (*W.alpina*) с голарктическим ареалом, составленным из множества удаленных друг от друга небольших островков; вудсии крупнопокрывальцевая (*W.macrochlaena*) и почтипромежуточная (*W.subintermedia*), встречающиеся в России только на юге Дальнего Востока.

## **Ordo (порядок) Thelypteridales**

### ***Familia (семейство) Thelypteridaceae***

Относительно крупное, почти тропическое семейство. В его составе 32 рода и около 900 видов. В умеренной полосе встречается лишь 1 % от видового телиптерисовых, но зато немногие северные виды имеют огромные ареалы. К характерным особенностям семейства относится наличие одноклеточных игловидных волосков на верхней стороне рахиса и двух проводящих пучков в черешке, сливающихся у основания пластинки. Синтелом диктиостелический. Сорусы округлые с индузией или без него, иногда сливающиеся, часто сдвинуты к краю сегмента.

*Genus (род) Phegopteris (Фегоптерис)* – небольшой, трехвидовой род. Представители распространены в лесной зоне, главным образом в горных лесах северного полушария. Растения имеют тонкий синтелом в виде корневища, покрытый светло-коричневыми ланцетными чешуями. Вайи 10–50 см длиной, с пластинкой яйцевидно-сердцевидной и длинным рассеянно-волосистым черешком. Индузий отсутствует. В России встречается 1 вид – Фегоптерис связывающий (*Ph.connectilis*), обычный также и в Северной Америке (рис. 98, з). В Сибири распространен до 60° северной широты от западных границ и до Байкала. Вайи фегоптериса связывающего дваждыперистые, кверху внезапно сужающиеся. Нижняя пара сегментов отклонена от других сегментов вниз.

*Genus (род) Thelypteris (Телиптерис)* (рис. 101, з, д). Олиготипный род, включающий 3 вида. Телиптерисы имеют тонкие корневищевидные

синтеломы, покрытые остатками черешков вайи. Черешки длиннее пластинки или равны ей. Спороносные сегменты по краям загнутые. Индузий небольшой, округло-почковидный, несущий по краю железистые и простые волоски. В России встречаются 2 очень близкие расы, иногда рассматриваемые в ранге видов: в европейской части распространен Телиптерис болотный (*Th.palustris*), а в Сибири и на Дальнем Востоке встречается Т.телиптерисовидный (*Th.thelypteroides*). В Красноярском крае это один из немногих болотных папоротников.

*Genus (pod) Oreopteris (Ореоптерис, горный папоротник)*. Род включает 3 вида, распространенных в северном полушарии, из них два встречаются в России. Для ореоптерисов характерны толстые, косо вверх направленные «корневища»; короткие черешки; суживающиеся к обоим концам, опушенные снизу пластинки вайи. От Средней Европы до Восточной Сибири, а также в Северной Америке встречается Ореоптерис окаймленноспоровый (*O.limbosperma*). Для Сибири это очень редкий, реликтовый вид, известный только из немногих локальных местонахождений в горных районах южной части. По внешнему виду напоминает другой папоротник – Страусник обыкновенный.

## **Ordo (порядок) Blechnales**

### ***Familia (семейство) Blechnaceae***

Синтелом диктиостелический, покрыт черноватыми пленками. Вайи перистые или дваждыперистые. Вторичные жилки свободные, ветвящиеся, анастомозирующие, индузий пленчатый. Включает 12 родов и около 300 видов, распространенных в тропических и умеренно теплых областях обоих полушарий. Сорусы линейные, располагаются параллельно и близко к рахису сегмента вайи, иногда сливаются и образуют непрерывный ценосорус. В семействе представлены различные жизненные формы: розеточные (*Blechnum*), «длиннокорневищные» (*Stenochlaena*), лианы (*Salpichlaena*) и древовидные (*Blechnum*, *Sadleria*).

*Genus (pod) Blechnum (Дербянка)*. Самый крупный и многовидовой род семейства. Включает около 200 видов. Синтеломы укороченные, толстые, косо или вертикально расположенные. Вайи слабодиморфные. Сорусы непрерывные. В России 2 вида: на Кавказе встречается *Blechnum spicant* (Дербянка колосистая), а на юге Дальнего Востока (Курильские острова) – *Blechnum nipponicum* (Дербянка японская).

*Genus (pod) Woodwardia (Вудвардия)*. Небольшой род, включающий 13 видов преимущественно северного полушария. Встречаются в Японии, Китае, Гималаях, на Филиппинах, в Новой Гвинее, Северной Америке, Южной Европе. Крупные наземные папоротники. Синтелом развитый или укороченный. Вайи одиножды- или дваждыперистые. Мелкие жилки пла-

стинки вайи анастомозируют в направлении рахиса и образуют ареолы, а в направлении края пластинки – свободные. У вида *Woodwardia radicans* (Вудвардия укореняющаяся) не частый среди папоротников способ вегетативного размножения – живорождение. Имеет вайи высотой до 2,5 м. Один из самых распространенных видов вудвардий.

## **Ordo (порядок) Davalliales**

### ***Familia (семейство) Davalliaceae***

Тропическое семейство, представленное главным образом в Старом Свете. Охватывает 8 родов и около 130 видов. Это эпифиты средних размеров. Однако встречаются мелкие (*Humata parvula* до 5 см высотой) и полутораметровые растения (*Leucostegia immersa*). Синтеломы длинные, ползучие, дорсивентральные, диктиостелические, мясистые, густо покрыты рыжеватыми чешуйками. Вайи расставленные, расположены в два ряда. Черешки вайй сочленяются с особыми выростами синтелома – филлоподиями. «Листопадные» папоротники. Сорусы располагаются на концах жилок и прикрыты кармашковидным покрывальцем.

*Genus (род) Davallia (Даваллия)* (рис. 102, а, б). Один из крупных родов семейства, охватывает 40–50 видов. Покрывальце прикрепляется большей частью поверхности. Вайи многократно перисто-рассеченные. Мезофильные папоротники.

*Genus (род) Humata (Хумата)* (рис. 102, з). Объединяет 50 видов, распространенных в тропической Азии, Океании и на Мадагаскаре. Более мелкие ксерофильные папоротники. Покрывальце прикреплено к пластинке вайи только своим основанием. Пластинка вайи относительно слабо перисто-рассеченная.

Другие роды семейства: *Gymnogrammitis* (Гимнограммитис), *Davallodes* (Даваллодес), *Araiostegia* (Араиостегия), *Leucostegia* (Леукостегия), *Trogostolon* (Трогостолон), *Sciphylaria* (Сцифулярия), *Rumohra* (Румора).

### ***Familia (семейство) Oleandraceae***

Семейство, близкородственное предыдущему и иногда с ним объединяющееся. Имеют аналогичное распространение. Синтеломы развитые, но в отличие от семейства Даваллиевых вайи сближены в розетки. Покрывальца округло-почковидной формы или отсутствуют. Споры с периной.

*Genus (род) Nephrolepis (Нефролетис)* (рис. 102, в). Наименее специализированный род, включающий около 30 видов. Встречается в тропиках и за их пределами – в Японии и Новой Зеландии. Сорусы округлые или вытянутые, расположенные на концах жилок. Вайи одинождыперистые, не имеют сочленений. Синтеломы более или менее укороченные. Папоротники средних размеров. Наиболее крупным видом является *Nephrolepis*

*dicksonioides* (Нефролепис диксониевидный): его вайи достигают 3,5 м в длину. *Nephrolepis exaltata* (Нефролепис возвышенный) – одно из первых высших растений, появляющееся на незаселенных участках после извержения вулканов (всего спустя 4–5 месяцев). *Nephrolepis cordifolia* (Нефролепис сердцелистный) имеет необычный способ вегетативного размножения – с помощью клубеньков. Наиболее крупные растения могут производить до 200 клубней в год. Два последних вида являются самыми распространенными комнатными папоротниками, имеющими множество культурных сортов.

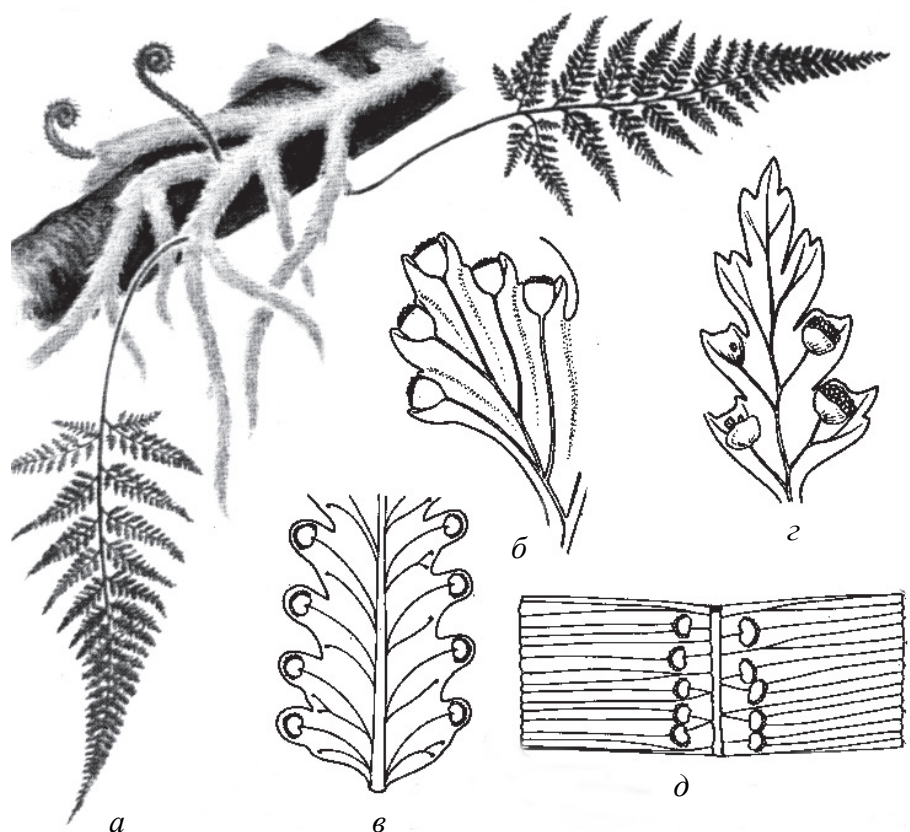


Рис. 102. *Davallia*: *a* – общий вид *D. pycnidata*; *б* – сорусы Даваллии мелкозубчатой (*D. denticulata*); *Nephrolepis acuminata*: *в* – сорусы; *Humata assamica*: *г* – сорусы; *Oleandra undulata*: *д* – сорусы

*Genus (род) Oleandra (Олеандра)* (рис. 102, *д*; 103, *а*). В роде 40 видов, распространенных в Америке (3 вида), Африке (3 вида), Юго-Восточной Азии и Полинезии. Вайи причленяются к филлоподиям. Самые крупные филлоподии имеют размеры 2–9 см у *Oleandra undulata* (Олеандра волнистая). Синтеломы развитые, иногда обвивающиеся вокруг опоры, имеют ризофоры, от которых отходят корни. Пластинка вайи простая, цельная, гладкая и блестящая, у некоторых видов она опушенная, жесткая.

Другие роды семейства – *Arthropteris* (Артроптерис) и *Psammiosorus* (Псаммиосорус).

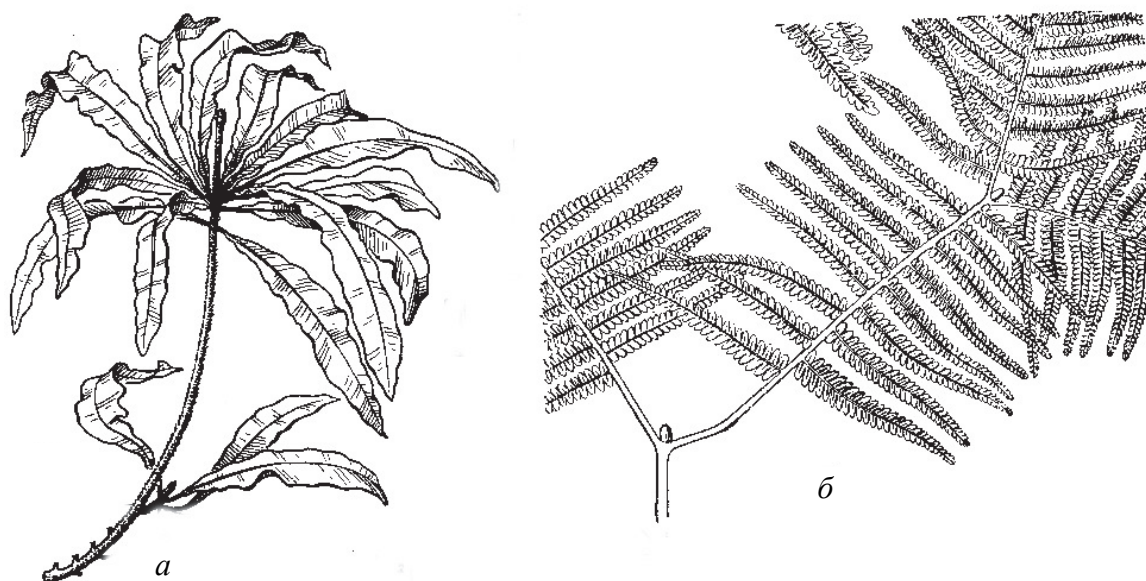


Рис. 103. *Oleandra undulata*: *a* – общий вид; *б* – ископаемая меловая *Gleichenia zippei* (часть вайи)

## Ordo (порядок) *Adiantales*

### *Familia* (семейство) *Adiantaceae*

Некрупные наземные папоротники. Синтелом в виде корневища, солелостелический, покрыт матовыми чешуями. Черешки вайи темные, блестящие. Пластинка вайи одиножды-четыреждыперистая. Сегменты последних порядков обратнояйцевидные, трапецевидные или клиновидные. Сорусы расположены около края пластинки вдоль жилок и прикрыты завернутым краем листовой пластинки. Жилкование дихотомическое, реже с анастомозами.

*Adiantum capillus-veneris* (*Адиантум венерин волос*) (рис. 104, б–г). Современный. Принадлежит относительно многовидовому роду (более 300 видов). Встречается в приатлантической Европе, Средиземноморье, Иране, на Кавказе, в Крыму и в Средней Азии. Растет в горах у водоемов, на содержащих известь субстратах. Как и все другие представители рода, характеризуется тонкими, ползучими чешуйчатymi корневищеподобными синтеломами. У *Адиантума венерина волоса* они подземные. Вайи средних размеров: 25–40 см длиной. Пластинка вайи яйцевидная или продолговатояйцевидная, дваждыперистая. Листовая пластинка обладает водоотталкивающими свойствами. Один из самых распространенных папоротников в комнатной культуре.

*Adiantum pedatum* (Адиантум стоповидный). Современный. Встречается в Северной Америке, Японии, Китае, Тибете, Гималаях, на российском Дальнем Востоке. Растет в лиственных и смешанных лесах. Высота до 80 см. Черешки 20–40 см. Пластинка вайи от основания разделена на две веерообразные, дваждыперисторассеченные части. Сегменты последнего порядка многочисленные, тонкие (иногда полупрозрачные), сильно асимметричные, обычно 1–2 см длиной.



Рис. 104. Представители порядка птерисовых. *Pteris cretica*:  
*а* – общий вид; *Adiantum capillus-veneris*: *б* – верхняя часть вайи;  
*в* – перышко; *г* – спороносная часть сегмента

## Ordo (порядок) Cheilanthales

### *Familia* (семейство) *Heminiotidaceae*

Большей частью тропическое и субтропическое семейство. Включает 21 род и около 100 видов. Спорангии располагаются вдоль жилок, на сору-

сы дифференцированы нечетко. Синтеломы корневищевидные, укороченные, вертикальные, покрыты матовыми чешуями. Черешок с двумя сосудистыми тяжами.

*Coniogramme intermedia* (Кониограмма средняя). Современный. Встречается в Юго-Восточной и Южной Азии, на российском Дальнем Востоке: на Сахалине, в Приморье, на южных Курильских островах. Растет в лиственных и смешанных лесах. Синтелом длинный, утолщенный (около 4–6 мм в диаметре). Вайи одиночно расположенные, до 1 м высотой. Пластинки одиножды-дваждыперистые, яйцевидные, в 1,5–2 раза длиннее ширины, около 30–70 см длиной, голые. Сегменты последнего порядка цельные, ланцетные, 5–20 см длиной, 1–3 см шириной, по краю мелко- и остропильчатые.

*Genus (pod) Hemionitis* (Хемионитис). Современный. Включает 6–8 мезофильных тропических видов. Встречается в Америке и (один вид) в Азии. Жилкование сетчатое. Спорангии густо располагаются вдоль жилок, образуя характерную сеточку. Синтеломы корневищевидные, чешуйчатые. Вайи простые (не перистые). У *H. palmata* (Хемионитиса дланевидного) из Америки пластинка вайи пальчатолопастная. Может вегетативно размножаться особыми почками, располагающимися вдоль края пластинки стерильных вайй. Различные виды Хемионитиса часто культивируются в оранжереях.

### ***Familia (семейство) Cheilanthaceae***

Синтеломы в виде укороченных корневищ, соленостелические. Черешок вайи в нижней части покрыт матовыми чешуями. Краевой ценосорус прикрыт почти завернутым краем пластинки вайи. В семействе 15 родов и около 250 видов.

*Cheilanthus argentea* (Краекучник серебристый). Современный. Встречается в Южной Сибири, Южной и Юго-Восточной Азии. Довольно многочисленные (около 150 видов) представители рода *Cheilanthus* встречаются по всему земному шару в горных областях. Краекучники – небольшие папоротники с кожистой пластинкой вайи, снизу покрытой мучнистым опушением, и часто от них беловато-серебристые. Краекучник серебристый достигает 25 см высоты. Пластинка вайи в 1,5–4 раза короче черешка, по форме они пятиугольные, дваждыперистораздельные, снизу белые от густого опушения.

*Genus (pod) Pellaea* (Пеллея). Современный. Представители рода Пеллея (около 80 видов) встречаются в аридных и горных областях обоих полушарий. Наибольшее видовое богатство пеллей сосредоточено в Южной Америке и Южной Африке. Пеллеи – ксероморфные папоротники. Вайи перистые или многократно перистые, кожистые; перья темно-зеленые,

сверху голые, снизу покрыты беловатым налетом. Один из видов – пеллея круглолистная (*P. rotundifolia*) – широко распространена в оранжерейной культуре. У растений вайи однократно перистые, 25–30 см длиной. Перья продолговатые, цельнокрайние, голые, кожистые. В природе встречается по берегам рек в Новой Зеландии.

### **Ordo (порядок) Cryptogrammales**

#### ***Familia (семейство) Cryptogrammaceae***

Небольшие растения с горизонтальными или приподнимающимися синтеломами в виде корневищ. Вайи диморфные: генеративные незначительно по внешнему виду отличаются от вегетативных. Пластинка вайи яйцевидная или треугольная, дважды-четыреждыперистая. Концы жилок стерильных сегментов, нередко вздутые на концах. В семействе 1 род и 5 видов. Встречаются в горных районах умеренных областей северного полушария. Произрастают на каменистых россыпях и тенистых, влажных скалах.

*Cryptogramma stelleri* (*Криптограмма Стеллера*). Современный. Встречается в Южной Сибири, Монголии, Гималаях, Китае, Японии, Северной Америке. Синтелом ползучий, удлинённый, подземный. Вайи до 12 см высотой, одиночно располагающиеся на синтеломе. Черешок более или менее равен пластинке. Сегменты последнего порядка ланцетные, 1–1,5 см длиной, по краю слабогородчатые. У Криптограммы гребенчатой (*C. crispa*) синтелом в виде укороченного корневища, поэтому вайи скучены пучком (рис. 105, *a–e*). Этот вид Криптограммы распространён в Европе, Северной Америке, изолированный фрагмент ареала известен на севере Западной Сибири.

### **Ordo (порядок) Pteridales**

Порядок Птерисовых считается достаточно специализированным. Спорангии, вперемешку с парафизами, располагаются непрерывной или прерывистой линией вдоль края сегмента пластинки вайи, образуя так называемый ценосорус. Спорангии при этом прикрыты подвернутым краем пластинки. Индузий отсутствует. Созревание спорангиев неопределённое. Кольцо продольное. Споры трехлучевые или редко однолучевые. Жилкование дихотомическое. Проводящая система – соленостель. Корневищеподобные синтеломы покрыты чешуями, реже волосками.

#### ***Familia (семейство) Pteridaceae***

Синтеломы в виде корневищ соленостелические и диктиостелические, покрыты матовыми бурыми чешуями. Спорангии собраны в ценосорус

у края листовой пластинки. Черешки с одним V-образным пучком. В семействе около 12 родов и 300 видов. Распространены в тропических и субтропических странах обоих полушарий.



Рис. 105. *Cryptogramma crispa*: *a* – общий вид растения с генеративной и стерильной вайями; *б* – спороносные сегменты; *в* – спорангии на нижней стороне сегмента; *Hymenophyllum dilatatum* (Гименофиллум расширенный): *г* – общий вид; *д* – спорангии с косым кольцом

*Pteris cretica* (Птерис критский) (рис. 104, *a*). Современный. Описан с о. Крит. Встречается на Кавказе, в Средиземноморье, Малой Азии, Иране, Крыму, Китае, Японии. Произрастает на скалах, в горных лесах. Вайи 15–30 см длиной и 10–20 см шириной, перисто-рассеченные. Сегменты в числе 2–6 пар, линейно-продолговатые. Сегменты нижней пары разделены на 2–3 доли. Один из наиболее распространенных в комнатной и оранжерейной культуре папоротников.

### ***Familia (семейство) Ceratopteridaceae***

Водные или водно-болотные папоротники, распространенные в тропических и субтропических районах планеты. Подводные или свободно плавающие растения. Жизненный цикл укороченный: один год или несколько больше. Спорангии одиночные, располагаются рядами вдоль краевых жилок в сегментах последнего порядка.

*Ceratopteris thalictroides* (*Цератоптерис василистниковый*). Современный. Встречается в тропических и субтропических районах Земли. Вайи до 50 см длиной, собраны розеткой, многократно перисто рассечены, внешне напоминают листья моркови. В мезофилле пластинок вайй имеются многочисленные воздушные полости. Относится к группе живородящих папоротников: между сегментами пластинки образуются выводковые почки.

### **Ordo (порядок) Polypodiales**

Самый совершенный и молодой порядок среди полиподиид. Известен с конца триаса. Характеризуется значительным таксономическим разнообразием. Охватывает одно семейство, 5 подсемейств, около 63 родов и примерно 1 500 видов. Синтелом более или менее укороченный, полистелический, покрытый матовыми чешуями, с двурядно расположенными вайями. Спорангии в сорусах, иногда с парафизами, на нижней стороне пластинки вайи, индузии отсутствуют. Сорусы по периферии окружены клиновидными и радиальными чешуями и волосками. Кольцо спорангиев вертикальное, состоит из 13–14 толстостенных клеток.

### ***Familia (семейство) Polypodiaceae***

Представители распространены по всему земному шару, но главным образом в тропиках. Многие виды – эпифиты.

*Genus (род) Drynaria* (*Дринария*) (рис. 106). Включается в особое подсемейство Drynarioideae. Распространен в тропиках Старого Света. Содержит около 20 видов, являющихся крупными эпифитами. Вайи длиной около 1 м, диморфные: стерильные отличаются от спороносных.

*Genus (род) Polypodium* (*Многоножка*) (рис. 107, а–в). Насчитывает 75 видов, являющихся некрупными эпифитами или наземными формами с перисто-рассеченными пластинками вайй. Относится к типовому подсемейству Polypodioideae. Распространены в тропической, субтропической и умеренной зонах. В России встречаются 5 видов, из которых два достаточно широко представлены в Южной Сибири. *Polypodium sibiricum* (*Многоножка сибирская*) распространен к востоку от р. Енисея. Имеет синтелом, покрытый темно-бурыми, почти черными чешуями, более мелкие размеры вайй (до 25 см длиной, 2–4 см шириной), сорусы, несколько сдвинутые к краю пластинки. Другой вид – *Polypodium vulgare* (*Многоножка обыкновенная*).

новенная) – встречается к западу от р. Енисея – до Западной Европы и Северной Америки. Синтелом покрыт светло-бурыми чешуями, вайи относительно более крупные (до 35 см длиной, 4–6 см шириной), сорусы расположены посередине сегмента, «корневище» имеет сладкий вкус. Сибирские виды распространены в горных районах, где встречаются в лесной полосе, изредка – в высокогорьях. Произрастают на тенистых скалах, крупных мшистых валунах, иногда на колоднике, очень редко в основании стволов деревьев.

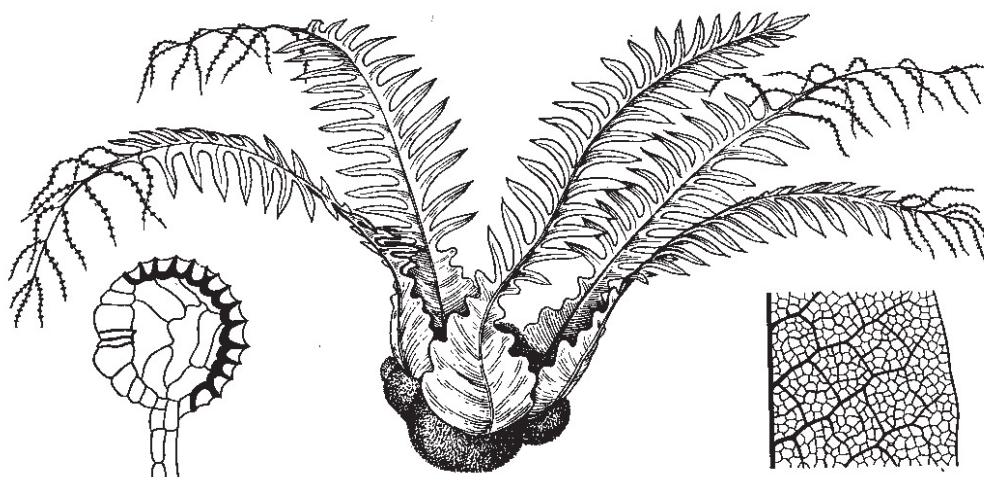


Рис. 106. *Dryopteris meyeniana*: в центре – общий вид; слева – спорангий; справа – часть пластинки вайи с жилкованием

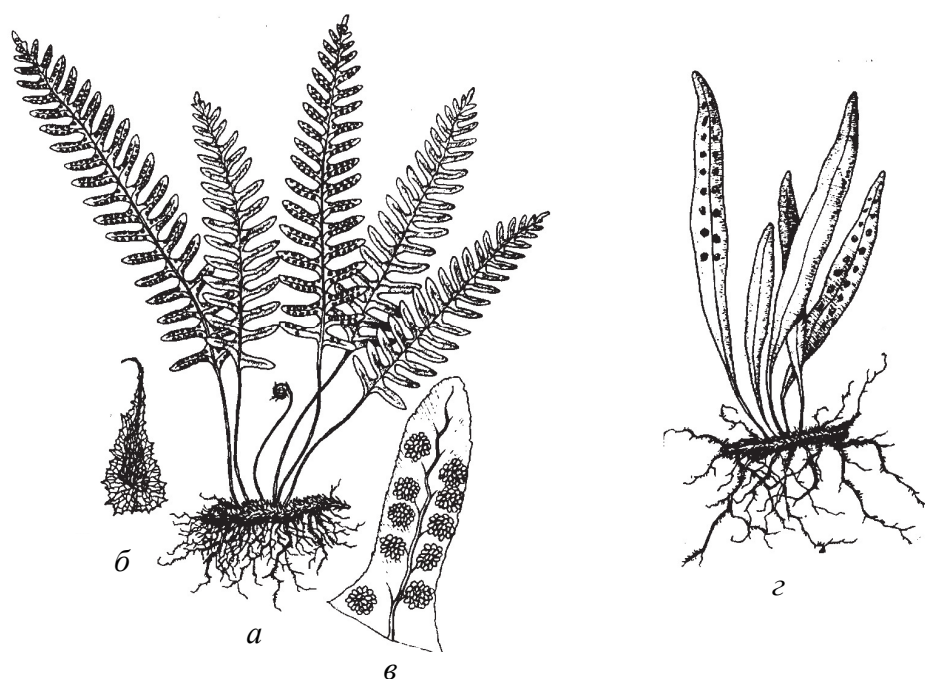


Рис. 107. Полиподиевые папоротники. *Polypodium sibiricum*: *a* – общий вид; *б* – синтеломная чешуйка; *в* – фертильное перо; *Pleopeltis clathrata* (Плеопельтис решетчатый): *г* – общий вид

*Genus (pod) Platycerium (Плоскорог)*. Включается в подсемейство Platycerioideae. Крупные эпифитные, розеточные папоротники. Синтелом укороченный. Вайи диморфные: стерильные – округлые или почковидные, генеративные – более или менее лопастные, значительно крупнее. Спорангии собраны на концах лопастей. Распространен в тропиках Старого Света.

*Genus (pod) Pleopeltis (Щиточешуйник)* (рис. 107, з). Включается в подсемейство Pleopeltioideae. Охватывает около 40 видов, распространенных в тропиках и субтропиках, некоторые проникают в умеренные широты. В России встречаются 5 видов, из которых 4 – на Дальнем Востоке, а 1 – на юге Западной Сибири (Алтай). В нашей стране это мелкие скальные, изредка эпифитные виды. Размеры вай – до 25–30 см. Пластинки вай цельные и цельнокрайние, линейные или линейно-ланцетные.

*Genus (pod) Pyrrosia (Пиррозия)*. Охватывает около 100 видов большей частью тропических и субтропических, изредка распространенных в умеренных областях Старого Света. В России встречается 1 вид – *Pyrrosia retiolosa* (Пиррозия длинночерешковая). Известна только с юга Дальнего Востока. По размерам и форме вай вид похож на представителей предыдущего рода. Отличается большей ксероморфностью. Пластинки вай снизу густо покрыты звездчатыми волосками. Вид внесен в «Красную книгу» России.

## CLASSIS (класс) GLEICHENIOPSIDA

### Ordo (порядок) Gleicheniales

Спорангии в сорусах без индузия, имеют косое кольцо. Созревание спорангиев симультанное. Сорусы простые. Споры трехлучевые (иногда однолучевые). Синтеломы преимущественно протостелические. Для вай характерны неограниченный рост в длину и ложнодихотомическое ветвление. Впервые в геологической летописи глейхениевые папоротники появляются в конце палеозойской эры. С начала мезозойской эры представители порядка становятся более многочисленными. Порядок включает два семейства.

### *Familia (семейство) Gleicheniaceae*

Охватывает два подсемейства, три рода и около 160 видов, из которых 150 принадлежат роду *Gleichenia*. Распространены в горных тропических и субтропических районах и умеренных широтах южного полушария.

*Genus (pod) Gleichenia (Глейхения)* (рис. 103, б; 108, б, в). Синтелом длинный, ползучий, достигает нескольких метров длины, дорсивентраль-

ного типа. Растения покрыты бахромчатыми щитовидными чешуями и звездчатыми волосками. В сорусе 2–5 спорангиев. Споры трилетные.

*Genus (pod) Dicranopteris (Дикраноптерис)* (рис. 108, а). Синтелом как у представителей предыдущего рода. Растение покрыто разветвленными волосками, чешуй нет. В сорусе 8–15 и более спорангиев. Споры трилетные.

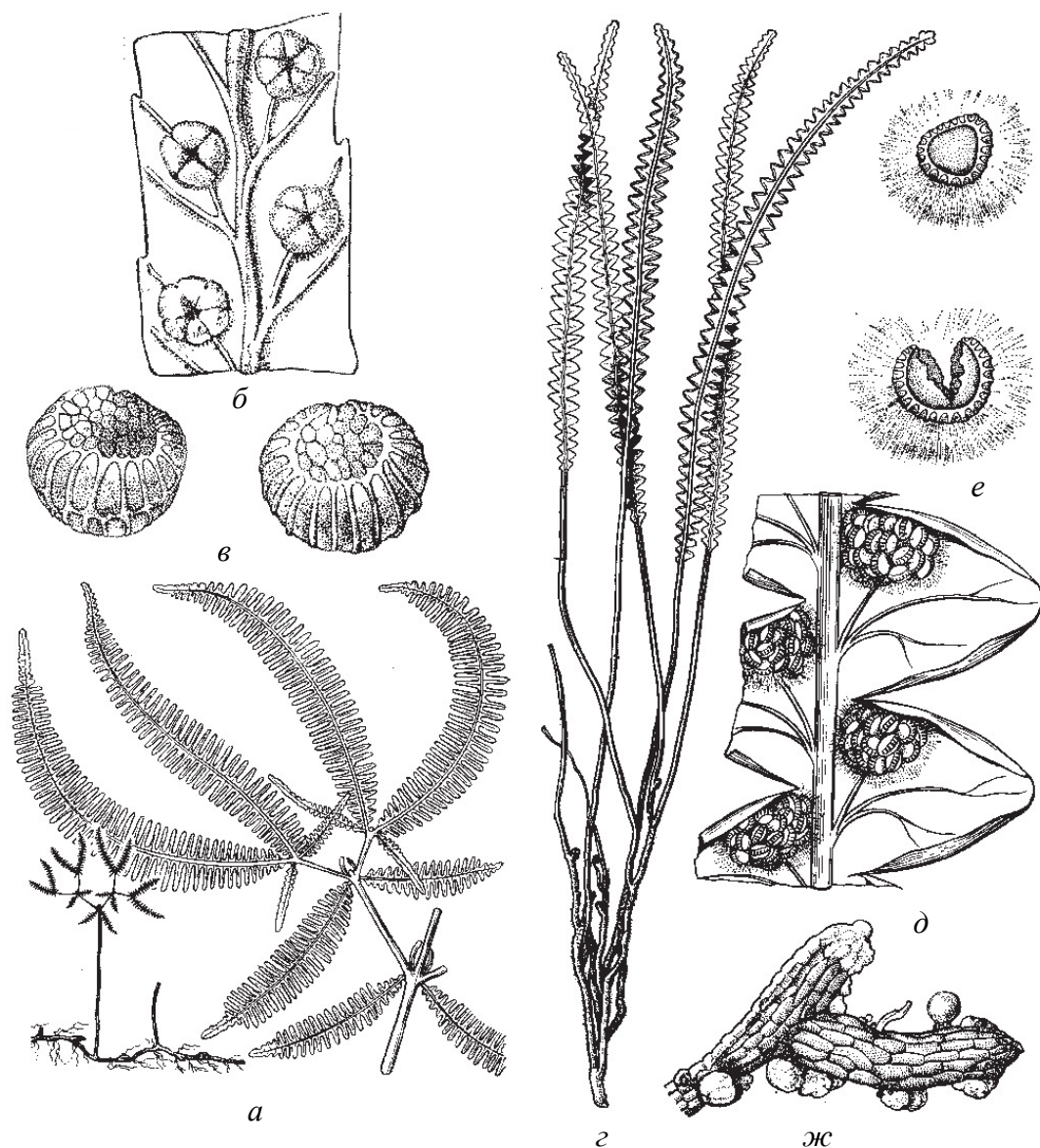


Рис. 108. Глейхениевые папоротники. *Dicranopteris linearis*:  
а – общий вид и часть вайи; *Gleichenia*: б – часть спороносного сегмента;  
в – спорангии; *Stromatopteris moliniformis*: г – общий вид; д – часть вайи;  
е – спорангии; ж – гаметофит

*Stromatopteris moniliformis* (*Строматоптерис четкообразный*) (рис. 108, г–ж). Является единственным видом рода, распространен в Новой Каледонии. Синтеломы дихотомически ветвящиеся, вертикальные.

Корни без корневых волосков. Вайи ксероморфные, 15–30 см длиной, оди-нождыперистые. Чешуи щитовидной формы. Сорусы из 6–33 спорангиев. Споры монолетные.

### **Ordo (порядок) Matoniales**

Икопаемые представители порядка известны с конца перми. Были широко распространены в мезозойскую эру. Филогенетически близки Глейхениевым и, вероятно, происходят от общего предка. В настоящее время сохранились только в горных тропических регионах Юго-Восточной Азии и Новой Гвинеи. Порядок включает одно семейство.

#### ***Familia (семейство) Matoniaceae***

Включает два современных рода и четыре вида (рис. 109). Это крупные «длиннокорневищные» папоротники, покрытые блестящими коричневыми волосками. Проводящая система синтеломов – полициклическая амфифлойная сифностела. Вайи длинночерешковые. Пластинка вайи имеет специфическую форму: разделена на две половины, каждая из которых состоит из множества гребенчато расположенных перистых сегментов; в других случаях вайи ложнодихотомические. Сорусы с индузией или без него, спорангии в сорусе немногочисленные (5–16), крупные, почти сидячие, расположены по кругу, имеют косое кольцо.

*Genus (род) Matonia (Матония)*. Включает два вида. Индузии зонтиковидные. Пластинка вайи дихоподиальная, внешне напоминает веер.

### **Ordo (порядок) Dipteridales**

Достаточно древний порядок, представители которого известны с триаса. Были достаточно многочисленными в триасе и юре. Близкородствен матониевым. Представлен одним семейством. Большая часть родов являются вымершими. *Dictyophyllum* (Диктиофиллум) встречался в Западной Европе, *Hausmannia* (Хаусманния) кроме Западной Европы проникала в Восточную Сибирь и Японию; другие роды – *Clathropteris* (Клатроптерис), *Kenderlykia* (Кендерлыкья), *Apachea* (Апачея). До настоящего времени сохранился один род с восемью видами, распространенными в Северо-Восточной Индии, Южном Китае, на Тайване, в Новой Гвинее, Новой Каледонии и Полинезии. Строение пластинки вайи такое же, как и у матониевых: дихотомически-симподиальное; имеют сетчатое жилкование. Сорусы без индузии, с беспорядочно расположенными спорангиями, имеющими косое или почти вертикальное кольцо, расположены в ячейках, образованных анастомозами.

**Familia (семейство) *Dipteridaceae***

Крупные наземные папоротники с длинным, ползучим, волосистым синтеломом, имеющим сифоностелу. Спорангии с полным или неполным кольцом, без стомия, в сорусах с парафизами, могут покрывать большую часть поверхности пластинки вайи. Споры монолетные.

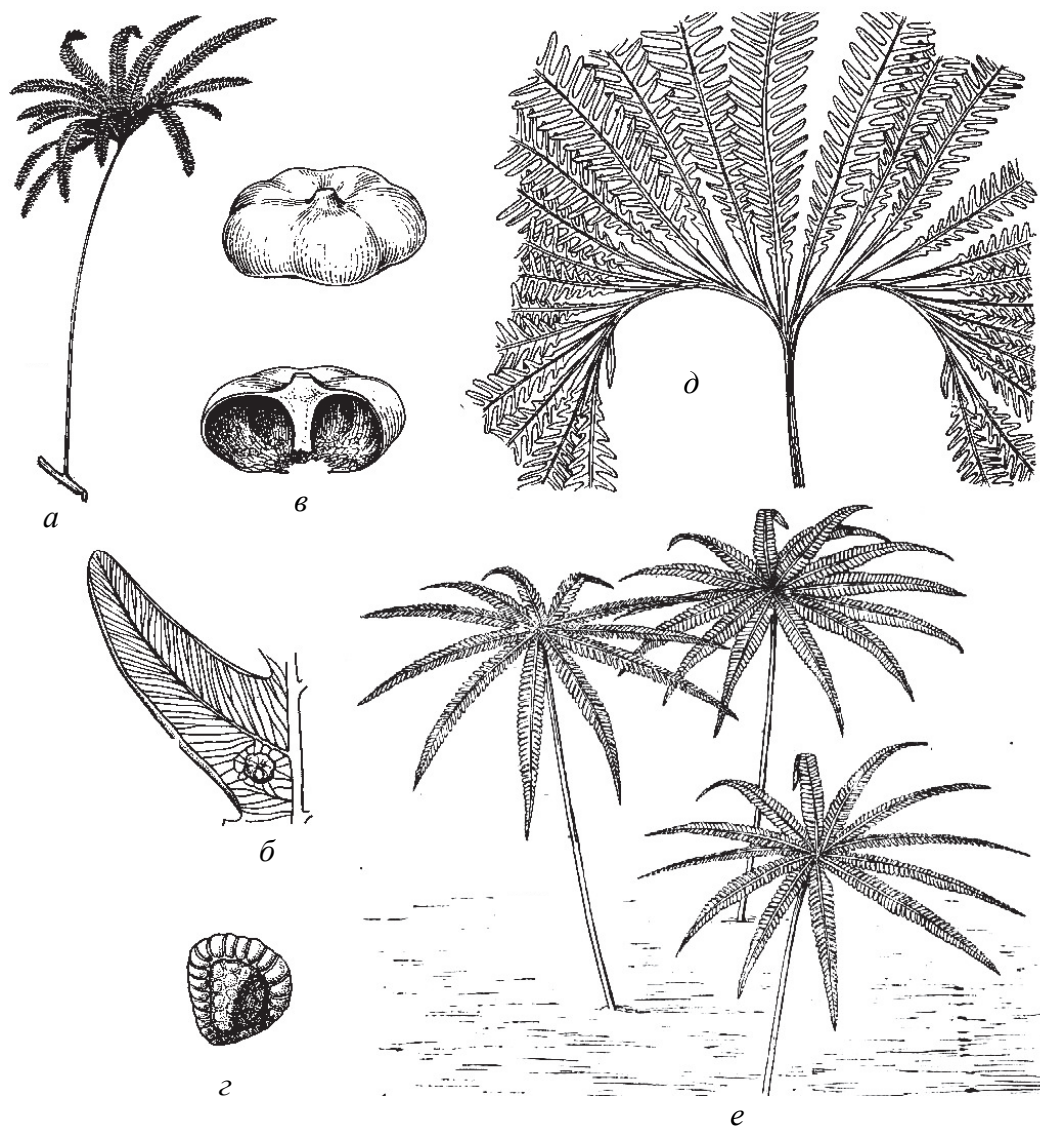


Рис. 109. Матониевые папоротники. *Matonia pectinata*: *a* – общий вид; *б* – часть фертильного сегмента; *в* – сорусы; *г* – спорангий; *д* – пластинка вайи; ископаемый *Matonidium goeppertii*: *е* – общий вид

*Genus (род) Dipteris (Диптерис)* (рис. 110, *a–в*). Виды рода встречаются в горных тропических районах, произрастают на открытых местах, лесных полянах, вдоль тропинок, на скалах, по берегам рек. Самый распространенный вид – *Dipteris conjugata* (Диптерис двойчатосложный), имеет вайи свыше 1 м высотой.

*Genus (rod) Hausmannia (Хаусманния)* (рис. 110, *з*). Вымерший род, широко распространенный в мезозойскую эру. Пластинка вайи почти цельная, более или менее разделена на доли, почковидной или округлой формы. В юрском периоде на юге Восточной Сибири встречался вид *Hausmannia bilobata* (Хаусманния двулопастная) с небольшими цельными пластинками вай, напоминающими листья калужницы.

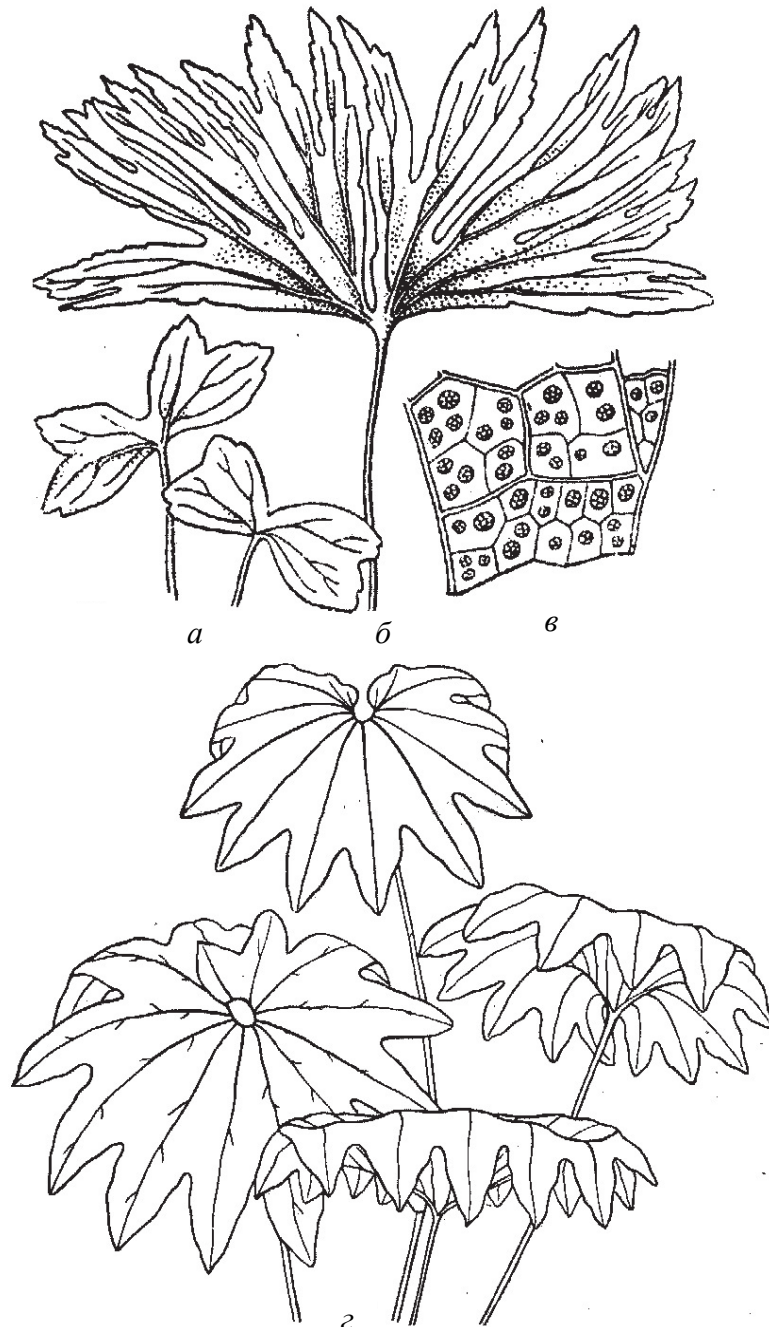


Рис. 110. Диптерисовые папоротники. *Dipteris conjugata*:  
*а* – часть вайи молодого спорофита; *б* – то же зрелого спорофита;  
*в* – спороносная часть пластинки вайи; ископаемая юрская  
*Hausmannia dentata*: *з* – вайи

## CLASSIS (класс) MARSILEOPSIDA

Водные и земноводные разнospоровые папоротники. Известны с конца мелового периода мезозойской эры. Подкласс в систематическом отношении имеет изолированное положение и, по-видимому, происходит от циатейных папоротников, к представителям которого близок по данным геномного анализа (Антонов, 1999). Иногда сближается со схизейными папоротниками. Сорусы в спорокарпиях, представляющих видоизмененный предпобег. Спорокарпии твердые сидячие или на ножках. В каждом сорусе находятся мега- и микроспорангии. Многолетники с тонким, ползучим плагиотропным синтеломом и двурядно расположенными на нем вайями. Вайи специфической формы: нитевидные или похожие на лист клевера, но «четырёхлисточковые». В подклассе единственный порядок и семейство, три рода и около 80 видов, распространенных преимущественно в восточном полушарии.

### Ordo (порядок) Marsileales

#### *Familia (семейство) Marsileaceae*

*Genus (род) Pilularia (Пилюльница)* (рис. 111, д). Вайи нитевидные или шиловидные, 5–10 см длиной. Спорокарпии темные, коричнево-опушенные, шаровидные, около 3 мм в диаметре. В роде 8 видов, распространенных в Америке, Австралии и Новой Зеландии, Европе и в бассейне Средиземного моря. В России единственный вид – *Pilularia globulifera* (Пилюльница шариконосная). Произрастает по берегам водоемов, на болотистой почве.

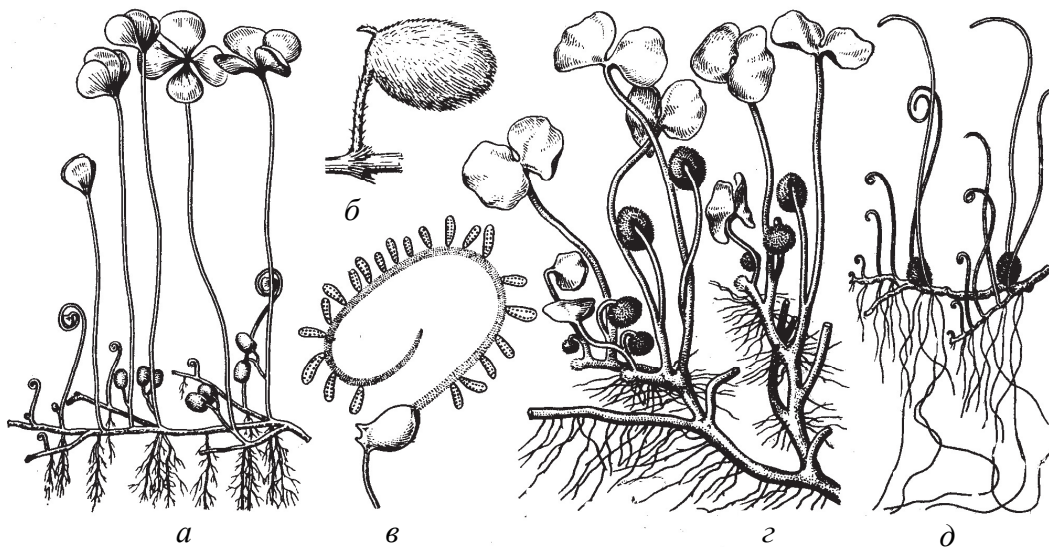


Рис. 111. Марсилиевые папоротники. Marsilea: а – общий вид *M. quadrifolia*; б – спорокарпий *M. vestita*; в – раскрытый спорокарпий; *Regnellidium diphyllum*: г – общий вид; *Pilularia globulifera*: д – общий вид

*Genus (pod) Marsilea (Марсилия)* (рис. 111, а–в). Вайи длинночерешчатые, из двух супротивных пар сегментов с анастомозирующими жилками. Спорокарпии сидячие или на ножках, одиночные или группами. Около 70 видов рода распространены по всему земному шару. В России распространено 3 вида только в европейской части. Различаются по форме сегментов вайй, количеству, характеру поверхности и форме спорокарпиев. Два вида: *Marsilea aegyptiaca* (Марсилия египетская) и *Marsilea strigosa* (Марсилия щетинистая) внесены в «Красную книгу» России.

*Regnellidium diphyllum (Регнеллидиум двулистный)* (рис. 111, г). Единственный вид в роде. Внешне напоминает марсилии, но пластинка вайи из двух сегментов. Черешки 8–20 см длиной, пластинки вайй до 15 мм длиной, 12–20 мм шириной. Древний реликт, сохранившийся в настоящее время только на юге Бразилии. В третичном периоде был распространен и в Азии. Произрастает на периодически затопляемых зонах прибрежного леса, по берегам водоемов. Растение теплолюбивое: растет при температуре воды выше 23 °С.

## CLASSIS (класс) SALVINIOPSIDA

Водные разноспоровые папоротники, конвергентные по отношению к марсилиевым. Известны с начала мелового периода. Произошли, очевидно, от гименофилловых папоротников. Растения свободноплавающие, лишь изредка могут развиваться на сырой почве. Микро- и мегаспорангии находятся в отдельных сорусах. Каждый сорус полностью покрыт индузием, образуя спорокарпий. В подклассе единственный порядок и два семейства.

### Ordo (порядок) Salviniales

#### *Familia (семейство) Salviniaceae*

Водные однолетние растения с тонкими синтеломами. Вайи по три в мутовках, видоизмененные и диморфные: две из них плавают на поверхности воды и имеют цельные, не перистые пластинки; одна – погруженная, внешне более похожая на корни. Сорусы на ножках, полностью скрыты индузием. Микроспорангии содержат 9–14 микроспор, мегаспорангии с одной-двумя мегаспорами. В семействе один род.

*Genus (pod) Salvinia (Сальвиния)* (рис. 112, а–г). В роде, известном с конца мелового периода, 12 видов, распространенных в Евразии, Америке и Африке. Синтеломы 3–10 см длиной, спорокарпии расположены группами у основания вайй, шаровидные. В России единственный вид – *Salvinia natans* (Сальвиния плавающая). Встречается на юге Сибири (Алтай) и явля-

ется здесь реликтом третичного возраста. Плавающие вайи с эллиптической пластинкой 5–14 мм длиной и 4–9 мм шириной, на поверхности папиллозные. Большинство видов приурочено к тропическим и субтропическим районам Земли.

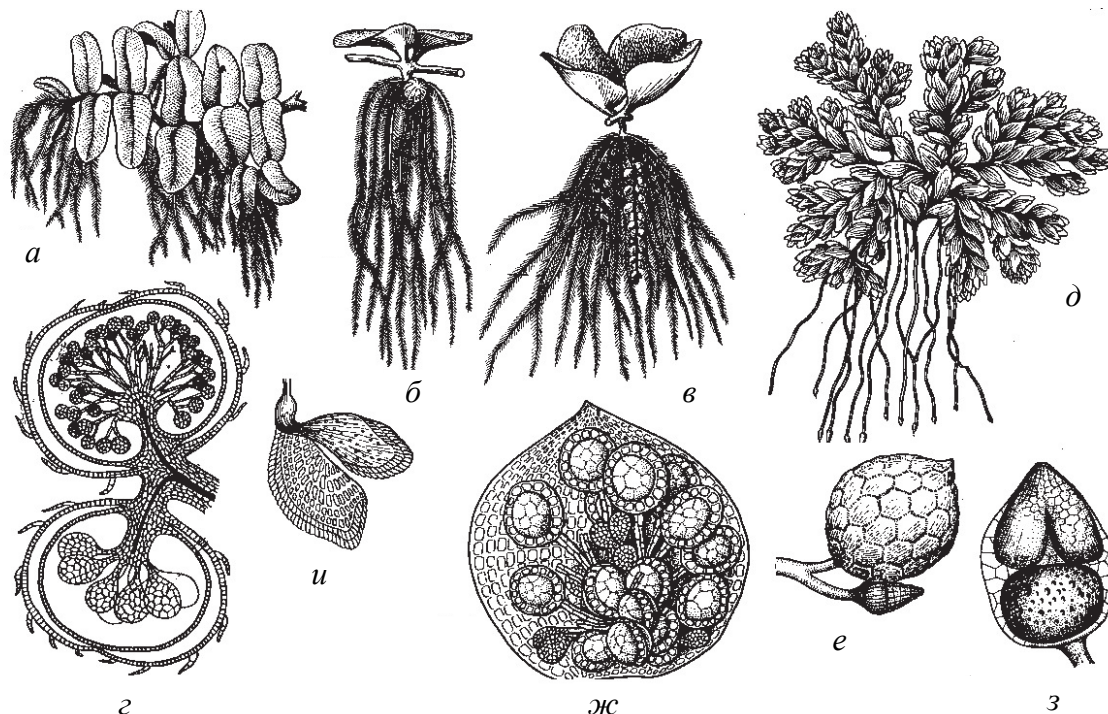


Рис. 112. Сальвиниевые папоротники. *Salvinia natans*: а – общий вид; б – мутовка вай («листья») со спорокарпиями; в – то же у *Salvinia auriculata*; г – продольный разрез через микро- и мегасорусы; *Azolla microphylla*: д – общий вид; е – сорусы на лопасти вайи (вверху микросорус, внизу мегасорус); ж – микросорус с микроспорангиями; и – двулопастная вайя; з – мегасорус у *A. caroliniana*

### ***Familia (семейство) Azollaceae***

Включает один род и 6 видов (рис. 112, д–з), распространенных в тропических областях земного шара, проникают в умеренную полосу Северной Америки. Обитают в стоячих или слабопроточных водоемах, образуя местами значительные заросли. Имеют развитый синтелом длиной до 25 см, на котором расположены в два ряда сильно уменьшенные, черепитчато-налегающие друг на друга вайи. Имеются придаточные корни. Каждая вайя состоит из двух сегментов: верхнего – выступающего над водой, фотосинтезирующего; нижнего – погруженного, служащего, очевидно, для всасывания воды. На нижних сегментах развиваются и сорусы в количестве двух, реже – четырех. Микросорусы крупные, содержат 7–100 микроспорангиев. В каждом микроспорангии, как правило, 64 микроспоры, склеенные особым пенистым веществом. Группа таких склеенных микроспор называется массулой. Мегасорусы более мелкие, содержат один мегаспорангий с одной мегаспорой. Мегаспора заключена в большую массулу.

Необычной особенностью представителей семейства является их симбиоз с синезеленой водорослью анабеной (*Anabaena azollae*). Водоросль обеспечивает папоротнику азотное питание, а азолла образует особые вместилища для существования водоросли. Наиболее распространены видами являются *Azolla filiculoides* (Азолла папоротниковидная), *A. caroliniana* (А. каролинская), *A. mexicana* (А. мексиканская) и др. *Azolla nitotica* (Азолла нильская) – единственный вид, приуроченный к узкому географическому региону.

### **CLASSIS (класс) ANEUROPHYTOPSIDA**

Представители данного класса и двух последующих объединяются в естественную группу *Progymnospermae* (проголосеменные). Класс *Aneurophytopsida* и его потомки – *Archaeopteridopsida* – имели важные эволюционные последствия: от них берут начало представители ныне господствующих на Земле отделов голосеменных и покрытосеменных растений.

В эволюционном ряду от аневрофитопсид к археоптеридопсидам наблюдались следующие морфологические преобразования: переход от протостелы к эустеле; появление вторичных утолщений; увеличение числа протоксилемных пучков в главной оси; уплощение боковых систем ветвлений и появление предпобега; упорядочение в расположении ваий; группирование спорангиев; появление стробилов; появление разноспоровости.

Аневрофитопсиды – синтеломные растения средних размеров, напоминающие обликом современные древовидные папоротники. Ветви напоминают таковые кладоксилеевых и зигоптерисовых папоротников. По анатомическому строению слабо отличаются от наиболее примитивных кладоксилеевых папоротников и псилофитов. Оси протостелические до актиностелических. Ксилема в поперечном сечении трехлопастная, треугольная или крестообразная; эндархная или экзархная. В более толстых осях развивалась вторичная ксилема и перидерма. Трахеиды вторичной ксилемы окаймленно-поровые. Во вторичной древесине присутствуют однорядные лучи. Отсутствует вторичная древесина только у рода *Reinmannia*. Ветвление осей попарно перекрестное, спиральное или двурядное. Оси последних порядков дихотомирующие в разных плоскостях, иногда – в одной плоскости (начальный этап в становлении предпобега). Спорангии терминальные, расположены группами или массовые, направлены верхушками, как и ветви, в сторону главной оси, почти неотличимы от спорангиев псилофитов. Эуспорангиатная группа. Равноспоровые.

## Ordo (порядок) Aneurophytales

### *Familia (семейство) Aneurophytaceae*

*Aneurophyton germanicum* (Аневрофитон германский) (рис. 113, а, б). Встречался в среднем девоне в Рейнской области в Германии. Небольшое до 1,5 м растение со стволом, увенчаным на верхушке многочисленными дваждыперисторассеченными ветвями (синтеломами). Сегменты последнего порядка около 7 см, рассеченные до основания на вильчатые, перышкообразные дольки без жилок. Генеративные ветви – менее рассеченные. Фертильные сегменты несут пучки из 8–10 спорангиев удлинненной или овальной формы. Другие виды рода встречались в Западной Европе, Северной Америке, Туве, Кузбассе. Родовое название составлено из слов «не» + «жилка» + «растение» и указывает на особенность представителей – отсутствие жилок в сегментах.

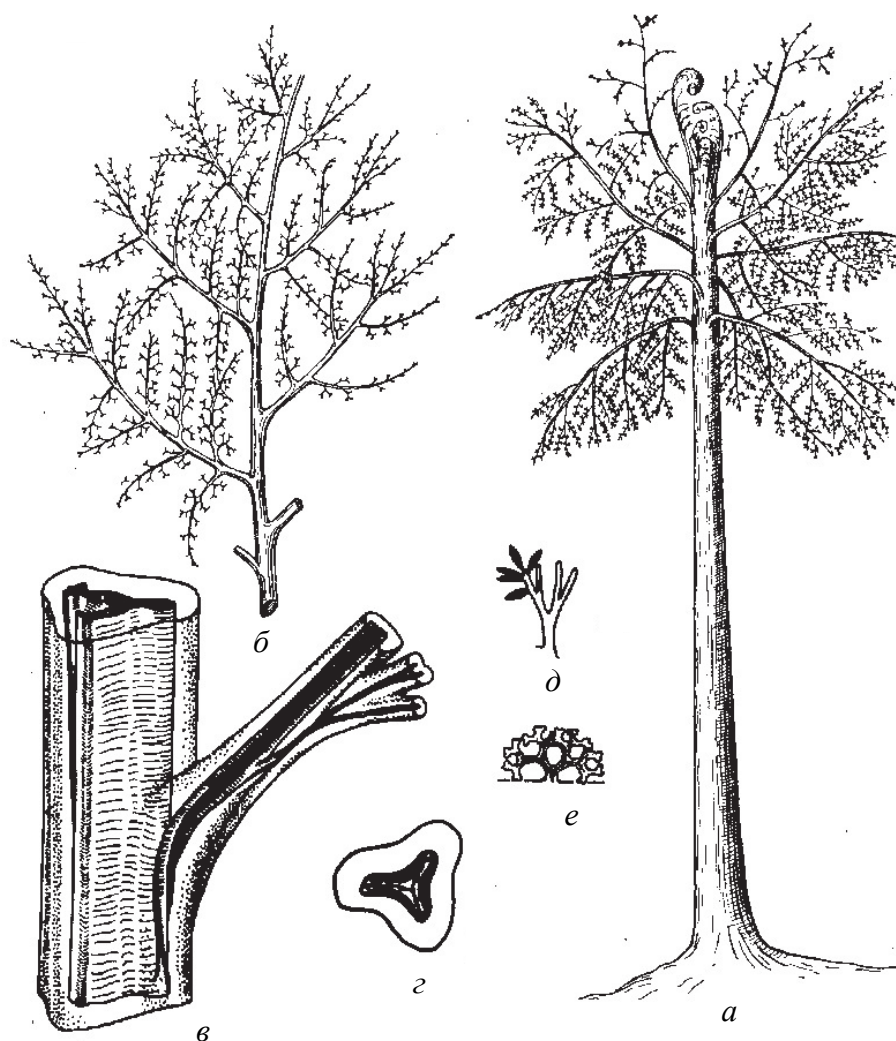


Рис. 113. Аневрофитопсиды. *Aneurophyton germanicum*: а – общий вид; б – стерильная вайя; *Triloboxylon ashlandicum*: в – пространственное расположение древесины в стволе; г – схема строения на поперечном срезе; д – фертильный придаток; е – стерильный придаток

*Rellimia thomsonii* (включая род *Protopteridium*) (*Реллимия Томсона*) (рис. 114, *e*). Встречалась в среднем девоне в Западной Европе. Характеризуется спиральным ветвлением осей. Споры округлые, трехлучевые. Наружная экзина (сэкзина) с дистальной стороны отслоена, образует полость – каву.

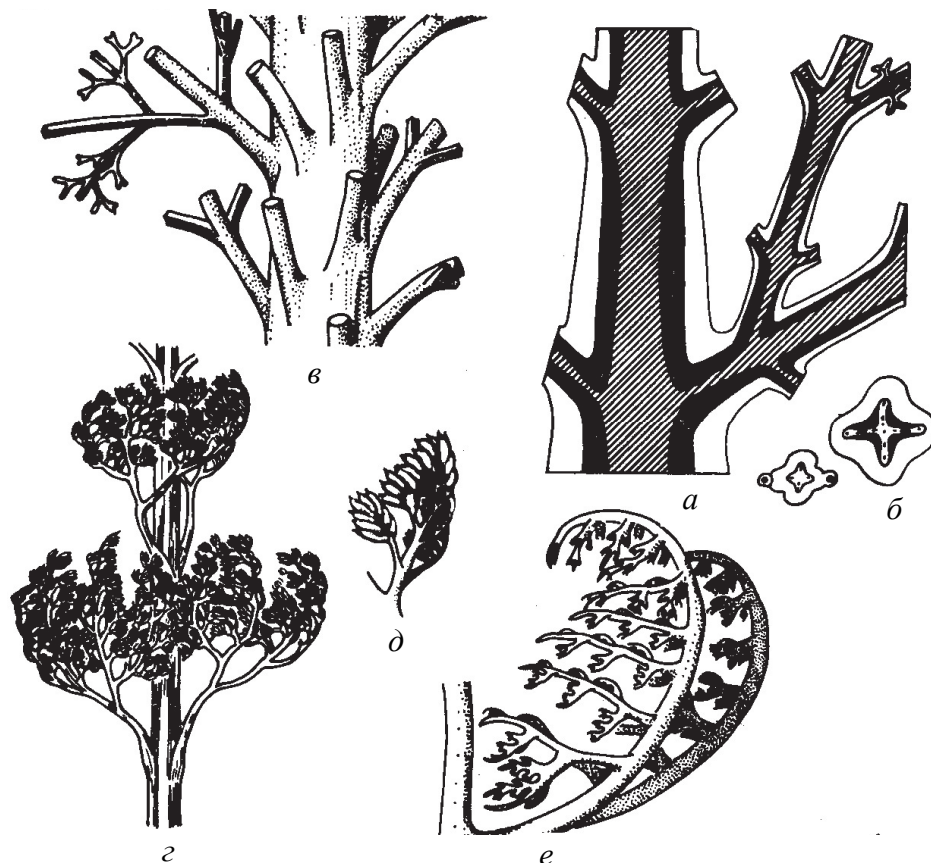


Рис. 114. Аневрофитопсиды. *Tetraxylopteris schmidtii*: *a* – расположение древесины в стволе (вторичная древесина зачернена); *б* – схема строения на поперечном срезе; *в* – вегетативная ветвь (характер ветвления); *г* – фертильная ветвь; *д* – веточка со спорангиями; *Rellimia*: *е* – фертильные ветви с удаленными спорангиями

*Triloboxylon ashlandicum* (*Трилобоксилон эшландский*) (рис. 113, *в–е*). Встречался в конце девона в Северной Америке. Характеризуется трехлучевой актиностелой. Данный примитивный признак сближает таксон с кладоксилеевыми папоротниками. Ветвление осей спиральное. Ветви уплощенные. Спороносные веточки небольшие, расположены спирально на более толстых осях непосредственно между ветвями. Родовое название представляет словосочетание «три» + «лопасть» + «древесина» и указывает на особенности анатомии осей.

*Tetraxylopteris schmidtii* (*Тетраксилонтерис Шмидта*) (рис. 114, *а–д*). Встречался в конце девона в Северной Америке. Характеризуется крестообразной актиностелой. Ветвление попарно перекрестное.

## CLASSIS (класс) ARCHAEOPTERIDOPSIDA

Древний, вымерший класс, происходящий от аневрофитопсид. Появились в середине девона, а вымерли в начале каменноугольного периода палеозойской эры. Являются предками голосеменных. Древовидные представители класса характеризовались правильным спиральным расположением вайй на стволе; разноспоровостью; эустелическим строением проводящей системы; впервые появляется предпобег.

### Ordo (порядок) Archaeopteridales

#### *Familia (семейство) Archaeopteridaceae*

*Genus (род) Archaeopteris (Археоптерис)* (рис. 115; 116, б, е; 117). Встречался в верхнем девоне в Европе, Северной Америке, Западной Сибири, Туве, Минусинской котловине. Древовидные формы. Вайи до 1 м и более, дорсовентральные. Сегменты последнего порядка с веерным жилкованием, обратнойцевидные с клиновидным основанием, около 1–5 см длиной, по краю цельные или бахромчатые. Вайи разделены на стерильную и фертильную зоны либо могут быть целиком спороносными. При этом последняя располагается в нижней части вайи. Спорангии одиночные, мелкие, овальные или линейные, без кольца. Равноспоровые и разноспоровые.

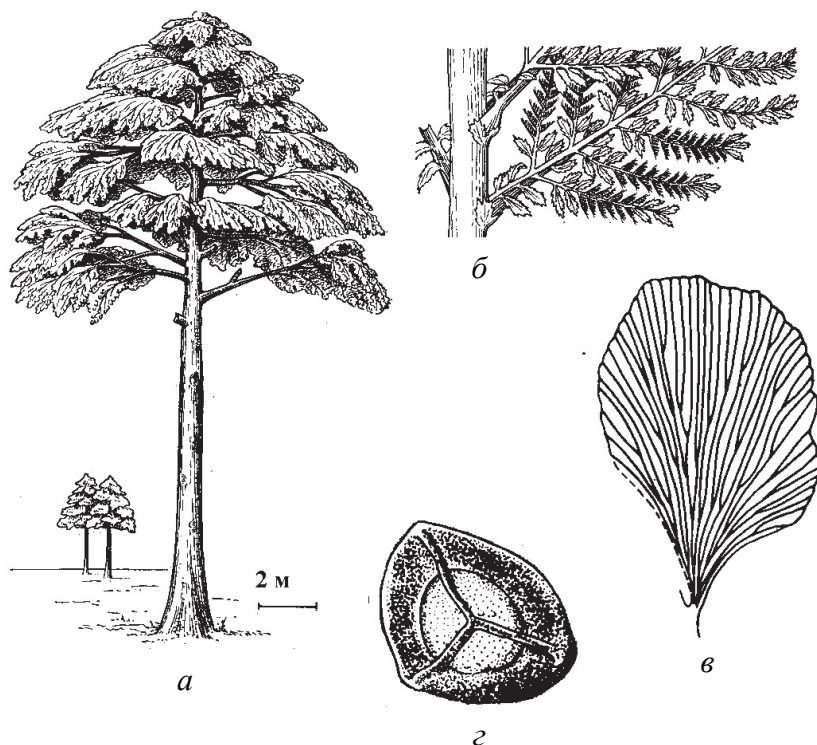


Рис. 115. Археоптерисовые папоротники. *Archaeopteris*:  
а – общий вид; б – часть фертильной вайи со спорангиями;  
в – перышко *A. halliana*; г – мегаспора *A. halliana*

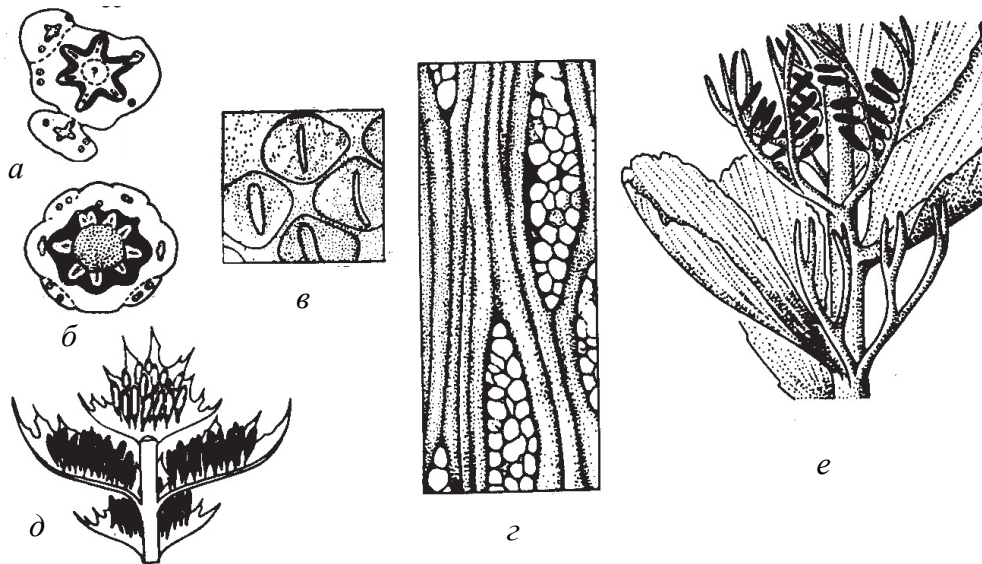


Рис. 116. Археоптерисовые папоротники. *Astinohylon*: *a* – схема строения на поперечном срезе ствола; *Archaeopteris*: *б* – схема строения на поперечном срезе ствола; *д* – стробиловидный участок вайи; *е* – часть фертильной вайи *A.halliana*; *Callixylon newberry*: *в* – окаймленные поры; *г* – многорядные древесинные лучи на тангентальном срезе



Рис. 117. Археоптерисовые. *Archaeopteris latifolia*: *a* – участок стерильной вайи; *б* – участок фертильной вайи; *A.hibernica*: *в* – микро- и мегаспора; *г* – участок фертильной вайи; *Rhacopteris paniculifera*: *д* – часть фертильной вайи

Из других представителей более или менее изучены роды *Siderella* (Сидерелла), *Actinopodium* (Актиноподиум). Они имеют ветвление двурядно чередующееся, а род *Actinoxylon* (Актиноксилон) – спиральное (рис. 116, а). Для рода *Svalbardia* (Свальбардия) характерно наличие на вайях нитевидно дихотомически рассеченных сегментов. Род *Callixylon* (Калликсилон) характеризуется наличием на радиальных стенках трахеид вторичной древесины округлых окаймленных пор без торуca, которые собраны в группы (рис. 116, в, з).

## CLASSIS (класс) OPHIOGLOSSOPSIDA

Своеобразная группа растений, мало похожих на папоротники. Произшли, очевидно, от равноспоровых аневрофитопсид в палеозое. Есть три современных рода и более 80 видов. Многолетние травянистые растения, как правило, небольших размеров. Представлены эпифиты. Спорофиты не имеют механических тканей, мясистые.

Синтелом корневищеподобный, укороченный, имеет проводящую систему сифоностелического или диктиостелического типов. Ксилема экзархная или эндархная. Некоторые виды способны к вторичному росту (остаточному) и во вторичной ксилеме имеют лучи. Трахеиды окаймленнопоровые с торусом, как у голосеменных.

Равноспоровые зуспорангиатные растения, спорангии содержат 1 500–15 000 спор. Вайи в эмбриональном состоянии не свернуты улиткой. Гаметофиты мясистые, цилиндрические, ветвящиеся, многолетние, обычно подземные, эндомикосимбионты.

### Ordo (порядок) Ophioglossales

Синтелом не имеет покрова из чешуй. Пластинка вайи состоит из стерильной (вегетативной) и спороносной частей. Спорангии крупные (около 1 мм в диаметре), открываются поперечной щелью. Споры трехлучевые. Включает единственное семейство.

#### *Familia (семейство) Ophioglossaceae*

*Genus (род) Ophioglossum (Ужовник)* (рис. 118, б–г; 119, в–д). Большею частью тропический род, охватывающий более 45 видов. Представители встречаются в обоих полушариях. Характерна цельная, нерассеченная вегетативная пластинка вайи ланцетной или линейной формы; спороносная часть также не разделена на сегменты. Проводящая система чаще представлена эктофлойной диктиостелой; камбий отсутствует. Спорангии часто сливаются в синангий. В тропиках представлен разнообразными эпифит-

ными формами. В Европе и в Сибири более обычен *Ophioglossum vulgatum* (Ужовник обыкновенный), который в целом встречается достаточно редко. Произрастает на сырых лесных полянах, суходольных лугах, среди кустарников.



Рис. 118. Ужовниковые папоротники. *Botrychium multifidum*: *a* – общий вид; *Ophioglossum vulgatum*: *б* – общий вид; *в* – гаметофит; *г* – участок гаметофита с архегониями и антеридиями

*Genus (род) Botrychium (Гроздовник)* (рис. 118, *a*; 119, *e*). Более характерен для северной умеренной зоны, но встречается по всему земному шару. Охватывает 35–40 видов. Спороносная и вегетативная части вайи более или менее рассечены. На поперечном разрезе может быть заметна развитая сердцевина, ксилема, разделенная однорядными сердцевидными лучами, камбий и флоэма. Проводящая система в виде эустелы. Спорангии свободные, терминальные. В Сибири встречается 6 видов рода, все они являются достаточно редкими. Отличаются друг от друга по степени рассечения пластинки вайи и степени срастания вегетативной и генеративной частей предпобега. Относительно чаще встречается *Botrychium lunaria*

(Гроздовник полулунный) с одинождыперисторассеченной пластинкой вайи и сегментами в форме месяца. Произрастает на лугах, лесных опушках, в высокогорьях, разнотравных степях. Европейский вид *Botrychium simplex* (Гроздовник простой) внесен в «Красную книгу» России (1988).

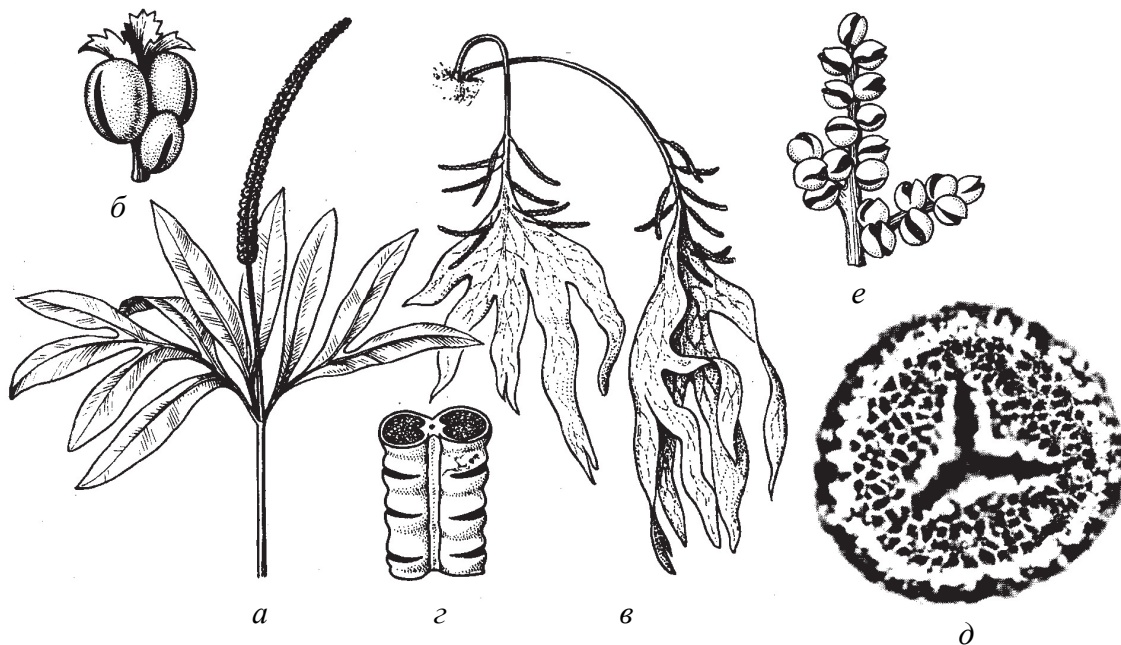


Рис. 119. Ужовниковые папоротники. *Helminthostachys zeylanica*:  
*a* – часть фертильной вайи; *б* – участок спороносного сегмента со спорангиями и листовидными придатками; *Ophioglossum palmatum*:  
*в* – общий вид; *г* – участок спороносного сегмента с погруженными в его ткань спорангиями; *O. vulgatum*: *д* – спора; *Botrychium multifidum*:  
*е* – часть фертильного сегмента со спорангиями

*Helminthostachys zeylanica* – Гельминтостахис цейлонский или черве-колосник (рис. 119, *a*, *б*). В роде единственный вид, встречающийся в тропических лесах Шри-Ланки, Индии и до Северо-Восточной Австралии.

---

---

# КЛЮЧИ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ТАКСОНОВ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

## К л ю ч № 1

### для определения отделов и классов бессосудистых высших споровых растений

1. Гаметофит не расчленен на «стебель» и «листья», состоит из стелющегося по субстрату пластинчатого или лентовидного, простого или разветвленного слоевища; в коробочке кроме спор почти всегда развиваются стерильные, пустые клетки или образования из нескольких клеток – элатеры или псевдоэлатеры – 2.

– Гаметофит четко расчленен на «стебель» и «листья»; в коробочке развиваются только споры или споры и элатеры – 4.

2. Спорофит стручковидный, без ножки, с нитевидной колонкой, вскрывающийся двумя створками; слоевище розетковидное, не дифференцированное на основную и ассимиляционную ткани, без выраженного эпидермиса, часто с «устыцами» на нижней поверхности, которые открываются в полости, заполненные сначала слизью, а затем шаровидными колониями синезеленых водорослей из рода *Nostoc*; каждая клетка содержит по одному пластинчатому хроматофору с пиреноидом; псевдоэлатеры из одной или нескольких клеток, обычно коленчато изогнутые, без спиральных утолщений стенок – ОТДЕЛ ANTHOCEROTOPHYTA.

– Спорофит с шаровидной, эллипсоидальной, реже с продолговатой коробочкой без колонки, вскрывающийся двумя-четырьмя створками или неправильными разрывами; он располагается непосредственно на поверхности слоевища (тогда с тонкой, быстро увядающей ножкой), либо внутри слоевища (в этих случаях без ножки), либо на нижней стороне расширенной части особых подставок (тогда с короткой ножкой); слоевище не розетковидное, нередко дифференцированное на основную и ассимиляционную ткани, с выраженным эпидермисом, «устыца» только на верхней поверхности слоевища или отсутствуют; каждая клетка с многочисленными хлоропластами, без пиреноидов; элатеры из одной клетки, со спиральными утолщениями стенок, редко отсутствуют – 3.

3. Вегетативное тело (гаметофор) в виде многослойного слоевища сложного строения: нижняя часть его образована бесцветными клетками, содержащими крахмал (основная, или запасаящая, ткань), в верхней части расположена ассимиляционная ткань, состоящая из богатых хлоропластами клеточных нитей или однослойных стенок, с узкими промежутками или чаще широкими полостями (воздушными камерами) между ними; в последнем случае верхняя поверхность слоевища сетчатая, разделена нечеткими или резко выраженными темноватыми линиями на многоугольные участки с «устыцем» в центре; нижняя поверхность слоевища с брюшными чешуйками и ризоидами двух типов – гладкими и язычковыми; органы размножения расположены на особых зонтиковидных или головчатых подставках, реже непосредственно в верхней части слоевища – ОТДЕЛ MARCHANTIOPHYTA, КЛАСС MARCHANTIOPSIDA.

– Вегетативное тело расчленено на «стебель» и «листья» или в виде слоевища простого строения; брюшные чешуйки отсутствуют или очень мелкие; ризоиды только гладкие; гаметангии и спорогонии всегда расположены непосредственно на вегетативном теле – или на верхушке, или на спинной стороне его либо его ветвей – ОТДЕЛ MARCHANTIOPHYTA, КЛАСС JUNGERMANNIOPSIDA.

4 (1). Растения, построенные дорзовентрально, с двурядным расположением «листьев» или еще с одним рядом (большей частью брюшных) «листьев» – амфигастриев. Амфигастрии обычно более мелкие и чаще другой формы по сравнению с «листьями» боковыми. Иногда растения почти радиально построены, с тремя почти одинаковыми продольными рядами «листьев», но в этом случае «листья» двух-четырёхраздельные или с выемчатыми краями (в последнем случае растения без ризоидов). «Листья» без жилки, иногда лишь с жилкообразной полоской из одной, реже частично из двух слоев удлинённых клеток. «Листья» от цельных до глубоко рассечённых, состоят из паренхимных, в большинстве случаев слабо вытянутых или почти изодиаметрических клеток; спорофит состоит из небольшой шаровидной или эллипсоидальной коробочки без крышечки, раскрывающейся четырьмя створками, на тонкой, почти прозрачной, быстро увядающей ножке; в коробочке кроме спор развиваются элатеры со спиральными утолщениями – ОТДЕЛ MARCHANTIOPHYTA, КЛАСС JUNGERMANNIOPSIDA.

– Растения большей частью с тремя – несколькими рядами «листьев», реже с двурядным листорасположением, но тогда «листья» хотя бы с зачатком жилки или образованы прозенхимными клетками и прикреплены перпендикулярно оси «стебля», амфигастриев нет; «листья» не бывают раздельными или лопастными (за исключением случаев неправильного роста). Спорофит состоит из коробочки различной формы обычно с крышечкой или открывающейся четырьмя створками, на толстой, чаще окра-

шенной, неувядающей ножке (если ножка отсутствует, то развита ложная ножка – продолжение необлиственной части «стебля»); элатеры всегда отсутствуют – ОТДЕЛ BRYOPHYTA.

## К л ю ч № 2

### для определения надпорядков класса *Jungermanniiopsida*

1. Вегетативное тело в виде пластинчатых или лентовидных, часто разветвленных слоевищ; гаметангии развиваются на спинной стороне слоевища или его ветвей, не бывают верхушечными – надпорядок METZGERIANAE.

– Вегетативное тело расчленено на «стебель» и «листья»; спорогонии и гаметангии верхушечные на конце «стебля» или ветвей, редко на спинной стороне «побега» – 2.

2. Гаметофит прямостоячий, обычно мелкий с тремя почти равными рядами «листьев», из которых два боковых и один – спинной. Все «листья» цельные, цельнокрайние или со слегка выемчатыми краями, поперечно или (боковые) почти поперечно прикрепленные, «листья» спинного ряда часто несколько более узкие. Ризоиды отсутствуют. Особые защитные образования вокруг развивающегося спорогония отсутствуют, развит только мясистый стеблевой колпачок – надпорядок NAPLOMITRIANAE.

– Растения стелющиеся или приподнимающиеся, реже прямостоячие, но тогда с лопастными или раздельными «листьями». «Листья» либо дугорядно расположенные, либо в трех рядах, из которых один брюшной (амфигастрий). Последние от цельных до глубоко 2–5-раздельных или рассеченных. Ризоиды обычно развиты. Вокруг развивающегося спорогония большей частью формируются особые защитные образования – периантний, псевдоперинтний или плодовый мешок различного типа – 3.

3. Растения с фиолетово-пурпуровыми ризоидами. Верхняя сторона стебля плоская или слегка вогнутая. «Листья» почти языковидные или широкоязыковидные, очень сильно сбегающие, с более или менее курчавыми, слабовыемчатыми краями, клетки их очень тонкостенные, без всяких признаков угловых утолщений стенок, крупные. Гаметангии и спорогонии развиваются на спинной стороне «стебля» – надпорядок METZGERIANAE, порядок FOSSOMBRONIALES.

– Растения обычно с бесцветными или буроватыми, редко пурпуровыми ризоидами, очень редко без ризоидов. Верхняя сторона «стебля» более или менее выпуклая, «листья» цельные или 2–4(5)-лопастные до рассеченных. Если ризоиды пурпуровые, то «листья» широкоэллиптические или почти округлые, с цельными гладкими краями, а клетки с четкими угловы-

ми утолщениями стенок, более мелкие. Спорогонии и архегонии верхушечные – надпорядок JUNGERMANNIANAE.

**К л ю ч № 3**

**для определения представителей надпорядка  
Metzgerianaе класса Jungermanniiopsida**

1. Слоевище печеночника на поперечном срезе с четко выраженным, обычно многослойным ребровидным утолщением, постепенно или резко утончающимся к однослойному краю – 2.

– Слоевище на поперечном срезе многослойное, без ребровидных утолщений, от средней части к краям постепенно утончающееся, но не однослойное – *Aneura pinguis*.

2. Слоевище узкое, 1,0–1,6 мм шириной, линейное, вильчато ветвящееся, густоволосистое с обеих сторон – *Apometzgeria pubescens*.

– Слоевище более широкое – 1,5–5,0 мм ширины, нелинейное, повторно вильчато ветвящееся, голое – *Blasia pusilla*.

**К л ю ч № 4**

**для определения представителей надпорядка  
Jungermannianaе класса Jungermanniiopsida**

1. «Листья» и амфигастрии глубоко (почти до основания) рассеченные на лопасти, с многочисленными длинными ресничками по краю – *Ptilidium pulcherrimum*.

– «Листья» цельнокрайние или неглубоко лопастные, ресничек по краю нет – 2.

2. «Листья» набегающие: верхушка нижерасположенного «листа» закрывает основание вышерасположенного при рассмотрении растения со спинной стороны (сверху) – 3.

– «Листья» сбегаящие: верхушка нижерасположенного «листа» закрывается основанием вышерасположенного – 4.

3. Амфигастрии отсутствуют. Нижняя лопасть «листа» ромбовидная или почти квадратная – *Radula complanata*.

– Амфигастрии двулопастные. Нижняя лопасть «листа» колпачковидная, закругленная – *Frullania dilatata*.

4. «Листья» косояйцевидные или почти округлые, отстоящие, зубчатые или цельнокрайние, (0,4)0,5–3,7 мм длиной и 0,48–3,3 мм шириной – *Plagiochila porelloides*.

– «Листья» языковидные или эллиптически-языковидные, густо по стеблю расположенные, всегда цельнокрайние, (0,8)1–2,4 мм длиной и (0,4)0,9–1,8 мм шириной – *Liochlaena subulata*.

## К л ю ч № 5

### для определения представителей класса *Marchantiopsida*

1. Растения в виде повторно вильчато разветвленных узких (до 1,5 мм шириной) слоевищ. Ассимиляционная ткань в виде воздушных камер, разделенных стенками из одного ряда клеток – *Riccia fluitans*.

– Растения в виде широких, пластинчатых или слаборазветвленных лентовидных слоевищ. Ассимиляционная ткань состоит из воздушных камер или в виде нитей, отходящих со дна камер – 2.

2. Воздушные камеры простые, расположены в один этаж; с их дна отходят ассимиляционные нити. Ассимиляционная ткань занимает около 1/4 толщины слоевища (в средней части) – 3.

– Воздушные камеры расположены в два и более этажей. Ассимиляционная ткань занимает 3/8–1/2 толщины слоевища – *Reboulia hemisphaerica*.

3. Воздушные камеры крупные, их площадь (вид сверху) составляет 1/4–1/3 кв. мм (т. е. на 1 кв. мм расположено 4–5 «устьиц»). Ассимиляторы заканчиваются бесцветными колбовидными клетками – *Conoscephalum conicum*.

– Воздушные камеры мельче, их площадь (вид сверху) составляет 1/10 кв. мм (т. е. на 1 кв. мм расположено 10–12 «устьиц»). Ассимиляторы без бесцветных колбовидных клеток – *Marchantia polymorpha*.

## К л ю ч № 6

### для определения классов отдела бриевых мхов – *Bryophyta*

1. «Стебель» без ризоидов, снизу постепенно отмирающий, с боковыми пучками спирально расположенных ветвей; на верхушке ветви более короткие и скученные в более или менее плотную головку. «Листья» без жилки, однослойные, стеблевые и веточные – неодинаковые по форме и клеточной сети. Клетки двух родов: узкие, удлинённые, зеленые – хлорофиллоносные. В петлях сети этих клеток расположены более или менее широкие, бесцветные (гиалиновые) водоносные клетки. Они часто с порами и обычно со спиральными утолщениями оболочки (волоконнами). Спорогон на верхушке «стебля». Коробочка на ложной ножке, без колпачка, шаровидная, раскрывается сбрасыванием крышечки. Пристома нет – класс *SPHAGNOPSIDA*.

– «Стебель» простой или разнообразно разветвленный. Ветви не расположены пучками. Спорогоны на верхушке основного «стебля» или боковые – на верхушке укороченных «побегов». Коробочка на короткой, более или менее длинной ножке либо погруженная в перихеций, с колпачком, открывается чаще крышечкой. С перистомом или без него – 2.

2. Мелкие скальные мхи, образующие красновато-бурые до почти черных, плотные дерновинки. «Стебель» вильчато разветвленный. «Листья» густо и многорядно расположенные, без жилки, реже с жилкой. Спорогон на верхушке стебля. Коробочка продолговато-яйцевидная, раскрывается 4(6–8) продольными щелями – класс ANDREAEPSIDA.

– Мелкие или более-менее крупные мхи разнообразных субстратов. «Стебли» простые или в разной степени разветвленные. «Листья» дву- или многорядные, с жилкой или без нее. Спорогон более сложного строения. Коробочка разных форм на более или менее длинной ножке либо погруженная, открывается обычно крышечкой, редко крышечка невыраженная. Перистом простой или двойной, реже отсутствует – подкласс BRYOPSISIDA.

#### К л ю ч № 7

#### для определения основных представителей класса Bryopsida

1. Верхоплодные мхи – 2.  
– Бокоплодные мхи – 31.
2. «Листья» на брюшной стороне с ассимиляционными выростами в виде продольных пластинок – 3.  
– «Листья» на брюшной стороне не имеют ассимиляционных выростов – 8.
3. «Листья» на брюшной стороне с немногочисленными ассимиляционными пластинками (3–6) – *Atrichum haussknechtii*.  
– «Листья» на брюшной стороне с многочисленными ассимиляционными пластинками (25–70) – 4.
4. «Листья» по краю с многоклеточными зубцами – *Pogonatum urnigerum*.  
– «Листья» по краю с одноклеточными зубцами или без них – 5.
5. «Листья» по краю с зубцами – *Polytrichum commune*.  
– «Листья» без зубцов – 6.
6. Волосок, выходящий из верхушки «листа», длинный, бесцветный, лишь в основании красноватый – *Polytrichum piliferum*.  
– Волосок, выходящий из верхушки «листа», короткий, буроватый – 7.
7. «Стебель» лишь в основании с ризоидным войлоком – *Polytrichum juniperinum*.  
– «Стебель» до листьев покрыт густым беловатым войлоком – *Polytrichum alpestre*.
8. Верхушечные «листья» собраны в розетку, крупные, обратнойцевидные – *Rhodobryum roseum*.  
– «Стебель» более или менее равномерно облиственный – 9.

9. «Стебель» плоскооблиственный, листья расположены в два ряда и окаймлены узкими, длинными клетками – *Fissidens bryoides*.  
– «Стебель» округло-облиственный – 10.
10. «Листья» по краю без каймы – 11.  
– «Листья» по краю с каймой из удлиненных клеток – 28.
11. Клетки углов основания «листа» отличаются от клеток нижней части «листовой» пластинки по форме и окраске – 12.  
– Клетки углов основания «листа» не отличаются от клеток нижней части «листовой» пластинки – 19.
12. «Листья» с широким влагалищным основанием, клетки углов основания «листовой» пластинки слабо дифференцированы – *Onocophogus wahlenbergii*.  
– «Листья» не имеют влагалищного основания, и клетки углов основания хорошо дифференцированы – 13.
13. В основании «листа» между жилкой и углами основания находятся тонкие бесцветные клетки, у старых «листьев» часто разрушающиеся – 14.  
– Между жилкой и углами основания «листа» бесцветных клеток нет – 18.
14. Верхняя часть «листа» почти до половины часто обламывается – *Dicranum fragilifolium*.  
– Верхняя часть «листа» не обламывается – 15.
15. Края «листа» двухслойные, зубцы по краю частично двойные – *Dicranum congestum*.  
– Края «листа» однослойные, зубцы одиночные – 16.
16. Клетки в верхней части «листовой» пластинки квадратные, расположены рядами – *Dicranum fuscescens*.  
– Клетки в верхней части «листа» не квадратные и не в рядах – 17.
17. «Листья» поперечно-волнистые – *Dicranum polysetum*.  
– «Листья» не волнистые – *Dicranum scorarium*.
18. На верхушке «стебля» находятся мелкооблиственные «побеги» (флагеллы, служащие для вегетативного размножения) – *Orthodicranum flagellare*.  
– «Стебель» не имеет мелкооблиственных «побегов» (флагелл) – *Orthodicranum montanum*.
19. Клетки верхней части «листа» папиллозные – 20.  
– Клетки «листа» гладкие – 22.
20. Гладкие клетки основания «листа» по краю его поднимаются вверх и граница между папиллозными и гладкими клетками в виде клина – *Tortella tortuosa*.

– Гладкие клетки основания «листа» по краю его не поднимаются вверх, и граница между папиллозными и гладкими клетками перпендикулярна краю «листа»– 21.

21. Клетки верхней части «листа» густопапиллозные – *Tortula ruralis*.

– Клетки верхней части «листа» несут лишь по одной папилле – *Aulacomnium palustre*.

22. Дерновинки серебристо-белого цвета – *Bryum argenteum*.

– Дерновинки другого цвета, не серебристо-белые – 23.

23. Коробочка клейстокарпная, вскрывается четырьмя продольными створками – *Andreaea rupestris*.

– Коробочка стегокарпная – 24.

24. Перистом простой – 25.

– Перистом двойной – 26.

25. Зубцов перистома лишь 4 – *Tetraphis pellucida*.

– Зубцов перистома 16 – *Ceratodon purpureus*.

26. Коробочка яйцевидная, гладкая – *Pohlia nutans*.

– Коробочка иной формы – 27.

27. Коробочка косогрушевидная, продольная бороздчатая – *Funaria hygrometrica*.

– Коробочка грушевидная с длинной морщинистой шейкой – *Leptobryum piriforme*.

28. Кайма вдоль края «листа» неясная, клетки «листовой» пластинки ромбоидальные и ромбоидально-шестиугольные – *Bryum caespitosum*.

– Кайма вдоль края «листа» ясно выраженная, клетки «листовой» пластинки округлые или шестиугольные – 29.

29. «Листья» по краю с двойными зубцами от верхушки до середины или чуть ниже – *Mnium spinosum*.

– «Листья» по краю с одиночными зубцами – 30.

30. Зубцы по краю «листа» расположены от верхушки до основания включительно – *Mnium confertidens*.

– Зубцы по краю «листа» расположены от верхушки до середины «листа»– *Mnium cuspidatum*.

31. «Листья» с простой жилкой – 32.

– «Листья» с двойной жилкой, вильчатой или без нее – 44.

32. «Стебель» древовидно-разветвленный – *Climacium dendroides*.

– «Стебель» не древовидный, неправильно-ветвистый или перистоветвистый – 33.

33. Парафиллии на «стебле» многочисленные – 34.

– Парафиллии на «стебле» отсутствуют – 37.

34. «Листья» внизу поперечно-морщинистые, внизу продольно складчатые – *Rhytidium rugosum*.

- «Листья» не морщинистые, лишь продольно-складчатые – 35.
- 35. Клетки папиллозные только на спинной стороне листа – *Helodium blandowii*.
- Клетки папиллозные с обеих сторон листа – 36.
- 36. Стебель дважды-триждыперистоветвистый – *Thuidium philibertii*.
- Стебель однаждыперистый – *Abietinella abietina*.
- 37. Вегетативное размножение посредством многочисленных продолговатых выводковых тел, расположенных на «листьях» – *Nyholmiella obtusifolia*.
- Выводковые тела отсутствуют, вегетативное размножение другими способами – 38.
- 38. «Листья» продольно-складчатые – 39.
- «Листья» не складчатые – 42.
- 39. «Листья» в основании с двумя продольными складками – *Leskeella nervosa*.
- «Листья» многократно продольно-складчатые – 40.
- 40. «Листья» серповидно согнутые – *Drepanocladus uncinatus*.
- «Листья» не серповидные, прямые – 41.
- 41. «Листья» треугольно-сердцевидные, слабоскладчатые – *Eurhynchium pulchellum*.
- «Листья» широкояйцевидно-ланцетные, глубоко складчатые – *Brachythecium salebrosum*.
- 42. Жилка заканчивается в верхушке «листа» – *Brachythecium reflexum*
- Жилка заканчивается ниже верхушки «листа» или в середине его – 43.
- 43. Клетки «листа», кроме его основания, папиллозные – *Orthotrichum speciosum*.
- Клетки «листа» гладкие – *Amblystegium serpens*.
- 44. Водные мхи – *Fontinalis antipyretica*.
- Мхи не водные – 45.
- 45. «Стебель» плоскооблиственный – 46.
- «Стебель» округло-облиственный – 48.
- 46. «Листья» поперечно-волнистые – *Neckera pennata*.
- «Листья» не волнистые – 47.
- 47. «Листья» в верхушке зубчатые. Клетки низбегающей части «листа» короткие и округлые – *Plagiothecium denticulatum*.
- «Листья» в верхушке цельнокрайние или чуть зубчатые. Клетки низбегающей части «листа» короткопрямоугольные – *Plagiothecium laetum*.
- 48. Парафиилии или псевдопарафиилии на «стебле» присутствуют – 49.
- Парафиилии или псевдопарафиилии отсутствуют – 51.

49. Клетки на спинке «листа» с папиллозно выступающими верхними углами – *Hylacomium splendens*.

– Клетки на спинке «листа» гладкие – 50.

50. «Стебель» неправильно перисто-ветвящийся с ветвями неодинаковой длины – *Heterophyllum haldanianum*.

– «Стебель» правильно перисто-ветвящийся с ветвями одинаковой длины (по мере движения к верхушке стебля ветви укорачиваются) – *Ptilium crista-castrensis*.

51. «Листья» черепитчато-прилегающие к стеблю – 52.

– «Листья» не черепитчато-прилегающие, прямостоячие или оттопыренные – 54.

52. Кора «стебля» красная – *Pleurozium schreberi*.

– Кора «стебля» не красная – 53.

53. «Листья» с обесцвеченной верхушкой – *Hedwigia ciliata*.

– «Листья» с необесцвеченной верхушкой – *Leucodon sciuroides*.

54. «Листья» крючковидно согнутые – *Hypnum lindbergii*.

– «Листья» не крючковидные – 55.

55. «Листья» продольно-складчатые, на спинке с папиллозно выступающими верхними углами – *Rhytidiadelphus triquetrus*.

– «Листья» не складчатые – *Pylaisiella polyantha*.

#### У п р о щ е н н ы й к л ю ч № 8

#### для определения основных представителей класса *Bryiopsida*

1. Верхоплодные мхи – 2.

– Бокоплодные мхи – 5.

2. С верхней стороны «листьев» присутствуют ассимиляционные выросты – *Polytrichum commune*.

– Выростов нет – 3.

3. «Листья» черепитчато-расположенные на каулидии, налегающие друг на друга; жилка одна, заходит выше середины филлидия, клетки в верхней части филлидия обесцвечены – *Bryum argenteum*.

– Признаки иные – 4.

4. «Листья» без каймы. Жилка одна, заканчивается в верхушке или выступает из нее – *Ceratodon purpureus*.

– «Листья» с каймой из клеток иной формы, чем остальная пластинка, остальные признаки такие же – *Mnium cuspidatum*.

5. Жилка в «листьях» простая – 6.

– Жилка двойная или отсутствует – 10.

6. Клетки «листа» с обеих сторон папиллозные – 7.

– Клетки «листа» гладкие – 8.

7. «Стебель» однаждыперистоветвистый – *Abietinella abietina*.  
 – «Стебель» 2–3-перистоветвистый – *Thuidium delicatulum*.
8. «Стебель» уплощенно-облиственный – *Homalia trichomanoides*.  
 – «Стебель» округло-облиственный – 9.
9. Филлидии треугольной формы, ветви к верхушке не утончающиеся, жилка доходит до верхушки – *Climacium dendroides*.  
 – Филлидии почти округлые, ветви кверху утончающиеся, жилка заходит выше середины «листа» – *Muroclada maximoviczii*.
10. Ветви уплощенно-облиственные. «Листья» цельнокрайние или в верхней половине редкозубчатые, жилка двойная или отсутствует – *Neckera pennata*.  
 – Ветви не уплощенно-облиственные – 11.
11. «Листья» с двух сторон папиллозные, «стебель» перистоветвистый – *Thuidium delicatulum*.  
 – «Листья» не папиллозные – 12.
12. Растение с парафиллиями – 13.  
 – Парафиллий нет – 14.
13. «Листья» эллиптические, по всей длине пильчатые по краю – *Hylacomium splendens*.  
 – «Листья» крючковидно изогнутые, серповидные, от половины и до верха пильчатые – *Ptilium crista-castrensis*.
14. «Листья» черепитчатые – *Pleurozium schreberi*.  
 – «Листья» не черепитчато-расположенные – 15.
15. «Листья» крючковидные – *Hypnum cupressiforme*.  
 – «Листья» не крючковидные – 16.
16. «Листья» продольно-складчатые, жилка заходит выше середины – *Rhytidiadelphus triquetrus*.  
 – «Листья» нескладчатые, жилка отсутствует или очень короткая – *Pylaisiella polyantha*.

#### К л ю ч № 9

#### для определения некоторых семейств сосудистых растений

1. Растения с членистыми осевыми органами – 2.  
 – Растения нечленистые – 4.
2. Низкие разветвленные кустарники, двудомные, на женских растениях образуются сочные ягодовидные 1–2-семенные фруктификации – **ЕРНЕТРАСЕАЕ (ЭФЕТРОВЫЕ)**  
 – Травянистые растения – 3.
3. Многолетние споровые растения, образующие длинные, разветвленные «корневища» – **ЕКВШЕТАСЕАЕ (ХВШЦОВЫЕ)**.

– Однолетнее, сочное растение с невзрачными цветками – CHENOPODIACEAE (МАРЕВЫЕ), Род *Salicornia*.

4. Растения споровые – 5.

– Растения семенные – 21.

5. Осевые части растений покрыты мелкими листовидными органами, в пазухах которых располагаются спорангии в эмбриональных стадиях не бывают улитковидно свернутыми – LYCOPODIOPHYTA (ПЛАУНЫ) – 6.

– Осевые части («корневища») с крупными листовидными образованиями – вайями, которые на эмбриональной стадии свернуты улитковидно, спорангии располагаются на нижней поверхности пластинки вайи либо в отдельных гроздевидных образованиях (никогда не в пазухах) – POLYPODIOPHYTA (ПАПОРОТНИКИ) – 8.

6. Растения разноспоровые, спорангии разнотипные: с множеством мелких микроспор и другие – с 4 крупными мегаспорами. Если спорангиев нет, то листовидные образования мелкие (1–3 мм длиной), зубчатые, часто расположены по «стеблю» в 4 продольных ряда. Внешне растения напоминают мхи – SELAGINELLACEAE (СЕЛЯГИНЕЛЛОВЫЕ).

– Признаки иные – 6а.

6а. Растения разноспоровые, водные или земноводные, «стебель» сильно укороченный, клубневидный, одетый расширенными основаниями шиловидных или линейно-нитевидных «листьев», длиной (3) 5–10 (20) см, образующих пучок; спорангии расположены на внутренней стороне расширенных оснований листьев – ISOETACEAE (ПОЛУШНИКОВЫЕ).

– Растения равноспоровые, остальные признаки иные; листовидные органы расположены не в 4 ряда по «стеблю» и не собраны пучком в основании клубневидного «стебля» – 7.

7. Спорангии собраны в верхушечные «колоски». Осевые органы 2 типов: ортотропные (вертикальные) и плагиотропные (стелющиеся горизонтальные) – LYCOPODIACEAE (ПЛАУНОВЫЕ).

– Осевые органы только ортотропные, спорангии расположены по всей их длине – HUPERZIACEAE (БАРАНЦЕВЫЕ).

8. Растение водное или земноводное, имеет развитое «корневище», спорангии заключены в шаровидные спорокарпии, расположенные на «корневище» в основаниях «листьев» – 8а.

– Признаки иные, растение не водное – 8б.

8а. Растение, укореняющееся в иле, на дне или по берегам водоемов; «листья» голые, нитевидные или с четырехраздельной пластинкой – MARSILEACEAE (МАРСИЛИЕВЫЕ).

– Растение, свободно плавающее на поверхности воды. «Листья» эллиптические, снизу волосистые, сверху бугорчатые, расположенные на «корневище» в 2 ряда – SALVINIACEAE (САЛЬВИНИЕВЫЕ).

8б. Спорангии крупные (до 1 мм в диаметре) расположены отдельно от вегетативной (зеленой) части вайи в колосковидных или гроздевидных образованиях – *OPHYOGLOSSACEAE* (УЖОВНИКОВЫЕ).

– Спорангии значительно меньших размеров, собраны в группы (сорусы) на нижней поверхности «листовой» пластинки вайи – 9.

9. Функции спороношения и фотосинтеза выполняют морфологически различные вайи (отличаются по цвету, внешнему виду и др.) – *ONOCLEACEAE* (ОНОКЛЕЕВЫЕ).

– Фотосинтезирующие вайи спороносят, диморфизма вайй нет – 10.

10. Взрослые спороносящие растения мелкие (вайи не превышают в длину 30 см) – 11.

– Спороносные растения крупнее (вайя более 50 см) – 18.

11. Спорангии расположены непрерывной полосой вдоль края пластинки вайи – 12.

– Спорангии в сорусах (отдельными группами) – 13.

12. Пластинка вайи треугольная, на нижней поверхности серебристо-белая. Папоротники открытых, сухих скал – *SINOPTERIDACEAE* (СИНОПТЕРИСОВЫЕ).

– Пластинка вайи эллиптическая, снизу зеленая. Растения тенистых скал – *CRYPTOGRAMMACEAE* (КРИПТОГРАММОВЫЕ).

13. Сорусы продолговатые – *ASPENIACEAE* (КОСТЕНЦОВЫЕ).

– Сорусы округлые – 14.

14. Вайи 1-перистые. Перья первого порядка цельные – *POLYPODIACEAE* (МНОГОНОЖКОВЫЕ).

– Вайи дважды- и более перистые – 15.

15. Покрывальце рассечено на узкие волосковидные лопасти, располагающиеся вперемешку со спорангиями – *WOODSIACEAE* (БУДСИЕВЫЕ).

– Покрывальце цельное или отсутствует – 15а.

15а. Покрывальце имеется – 16.

– Покрывальца нет – 17.

16. Покрывальце в виде колпачка, прикреплено одной из сторон к пластинке вайи – *ATHYRIACEAE* (КОЧЕДЫЖНИКОВЫЕ), род *Cystopteris*.

– Покрывальце щитовидное, прикреплено одной точкой – *ASPIDIACEAE* (АСПИДИЕВЫЕ), *Dryopteris*.

17. Пластинка вайи треугольная, базальные сегменты первого порядка по размерам приближаются к остальной части пластинки – *ATHYRIACEAE* (КОЧЕДЫЖНИКОВЫЕ), *Gymnocarpium*.

– Пластинка вайи удлинненно-эллиптическая, базальные сегменты первого порядка по размерам не отличаются от более верхних сегментов того же порядка – *THELYPTERIDACEAE* (ТЕЛИПТЕРИСОВЫЕ), *Phegopteris*.

18. Пластинка вайи треугольная, базальные сегменты первого порядка в 3 и более раз крупнее верхних сегментов первого порядка, спорангии располагаются непрерывной полосой вдоль края пластинки и закрыты подвернутым краем – HYPOLEPIDACEAE (ГИПОЛЕПИСОВЫЕ).

– Пластинки удлинённые, базальные сегменты первого порядка по размерам почти не отличаются от более верхних, спорангии в сорусах на нижней поверхности вайи расположены открыто – 19.

19. Сорусы располагаются вдоль самого края вайи – THELYPTERIDACEAE (ТЕЛИПТЕРИСОВЫЕ).

– Сорусы не краевые – 20.

20. Сорусы округлые, покрывальца почковидные или щитовидные, прикреплены точкой – ASPIDIACEAE (АСПИДИЕВЫЕ).

– Сорусы удлинённые, подкововидные или в виде запятой (если округлые, то покрывальце отсутствует), покрывальце прикрепляется краем – ATHYRIACEAE (КОЧЕДЫЖНИКОВЫЕ).

#### **Краткая характеристика основных видов, упомянутых в ключах № 1 – 8**

*Aneura pinguis* (L.) Dum. – Анеура тучная. Нейтрофильный гигрогидрофит. Сырые места: берега рек, ручьев, низинные болота, склоны оврагов, гнилая древесина. Космополит.

*Armetzgeria pubescens* (Schrank) Kuw. – Апомецгерия пушистая. Кальцефильный мезофит. На скалах, стволах деревьев. Горно-неморальный циркумполярный вид.

*Blasia pusilla* L. – Блязия крошечная. Ацидофильный гигрофит. По влажным местам: на глинистых слабозадернованных почвах, по берегам рек, ручьев, канав, по краям дорог и троп. Бореальный циркумполярный вид.

*Conocephalum conicum* (L.) Dum. ex Lindb. – Коноцефалум конический. Кальцефил. На влажной почве, по берегам ручьев, канав, на скалах. Неморально-бореальный циркумполярный вид.

*Frullania dilatata* (L.) Dum. – Фруллия расширенная. В лесах на коре лиственных деревьев, на тенистых скалах. Неморальный евразийский вид.

*Liochlaena subulata* (Evans) Schljak. – Лиохлена шиловидная. В лесах на полусгнившем колоднике, в напочвенном покрове, на основаниях стволов рябины, скалах. Неморальный циркумполярный вид.

*Marchantia polymorpha* L. – Маршанция многообразная. Нейтрофильный мезогигрофит. На влажных почвах старых гарей, кострищ, троп, канав, огородов, садов, берегов ручьев, скал. Космополит.

*Plagiochila porelloides* (Nees) Lindenb. – Плягиохилия порелловидная. Во влажных лесах на гнилой древесине, основаниях стволов, скалах. Бореальный циркумполярный вид.

*Ptilidium pulcherrimum* (Web.) Hampe – Птилидиум красивейший. Ацидофил. В лесах на коре хвойных деревьев и березы, гниющей древесине, скалах. Бореальный циркумполярный вид.

*Radula complanata* (L.) Dum. – Радуля сплюснутая. Кальцефил. В лесах на коре деревьев, на скалах. Бореально-неморальный циркумполярный вид.

*Reboulia haemisphaerica* (L.) Raddi – Ребулия полушаровидная. Кальцефильный мезофит. На гумусированных скалах. Космополит. Встречается редко.

*Riccia fluitans* L. – Риччия плавающая. Слабоацидофильный гидрофит. В мелких водоемах со стоячей водой, в болотцах, по берегам у воды на илистой почве. Космополит.

*Abietinella abietina* (Turn.) Fleisch. – Абиетинелла пихтовидная. Дерновинки желто-зеленого цвета. Стебель лежачий, до 15 см длиной. В напочвенном покрове почти всех типов леса, иногда в качестве доминанта и субдоминанта в сухих и светлых лесах, реже на гниющей древесине и на поверхности отдельных камней со слоем мелкозема с гумусом.

*Amblystegium serpens* (Hedw.) B.S.G. – Амблестегиум ползучий. Дерновинки светло-зеленого цвета. Стебель лежачий, до 3 см длиной. Почти во всех типах леса, преимущественно на гниющей древесине, реже на основаниях стволов деревьев и на лесной подстилке.

*Andreaea rupestris* Hedw. – Андреа скальная. Дерновинки зеленовато-бурые. Стебель прямостоячий, более или менее ветвящийся, до 2 см высотой. На скалах и отдельных камнях со слоем мелкозема, преимущественно в верхней части лесного пояса и в высокогорьях. Обычен. По всей территории.

*Atrichum haussknechtii* Jur. et Milde – Атрихум Гаускнехта. Дерновинки темно-зеленого цвета. Стебель прямостоячий, простой до 3 см высотой. Спорогонии по 2–5 из одного перихеция. Во влажных темнохвойных и лиственных лесах на обнаженной почве. Обычен.

*Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr. – Аулакомниум болотный. Дерновинки войлочные желтовато-зеленого цвета. Стебель простой или с подвехущечными побегами, до 10 см высотой. В заболоченных лесах и на лугах, на болотах, реже на гниющей древесине. Повсюду.

*Brachythecium reflexum* (Starke) B.S.G. – Брахитециум отогнутый. Дерновинки темно-зеленого цвета. Стебель ползучий, более или менее правильно перисто-ветвистый, до 7 см длиной. В лесах на гниющей древесине, реже на основаниях стволов деревьев, в напочвенном покрове и на поверхности скал со слоем мелкозема с гумусом.

*Brachythecium salebrosum* (Web. et Mohr) B.S.G. – Брахитециум неровный. Дерновинки бледно-зеленого цвета. Стебель лежачий, неправильно перисто-ветвистый, до 7 см длиной. Почти во всех типах леса, преимущественно на гниющей древесине, реже на лесной подстилке, на основаниях стволов деревьев, на отдельных камнях, покрытых слоем мелкоземно-гумусного материала.

*Bryum argenteum* Hedw. – Бриум серебристый. Стебель с сережчатыми побегами, прямостоячий, до 2 см высотой. Преимущественно в сухих и светлых лесах, на обнаженной и полузадернованной почве, реже на гниющей древесине, на основаниях стволов деревьев, на поверхности скал и отдельных камней, покрытых слоем мелкозема с гумусом.

*Bryum caespitosum* L. ex Hedw. – Бриум дернистый. Дерновинки густовойлочные, желтовато-зеленого цвета. Стебель прямостоячий, до 3 см высотой. На обнаженной почве, реже на гниющей древесине и на поверхности отдельных камней со слоем мелкозема с гумусом. По всей территории.

*Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. – Цератодон пурпурный. Дерновинки войлочные коричневатозеленого цвета. Стебель прямостоячий, вильчатый, до 3 см высотой. Во всех типах леса на обнаженной почве, реже на гниющей древесине и в расщелинах скал. Очень обычен. Повсюду.

*Climacium dendroides* (Hedw.) Web. et Mohr. – Климациум древовидный. Дерновинки желто-зеленого цвета. Стебель различают первичный и вторичный. Первичный стебель подземный, вторичный надземный, прямостоячий, до 10 см высотой. Почти во всех типах леса в напочвенном покрове, реже на гниющей древесине и на выступающих корнях деревьев.

*Dicranum congestum* Brid. – Дикранум скупенный. Дерновинки темно-зеленого цвета. Стебель простой или кустисто-ветвистый, до 10 см высотой. На гниющей древесине, реже на основаниях стволов и выступающих корнях деревьев, на их стволах и на поверхности скал и отдельных камней, покрытых слоем мелкоземно-гумусного материала. По всей территории.

*Dicranum fragilifolium* Lindb. – Дикранум ломколиственный. Дерновинки войлочные, зеленоватого цвета. Стебель простой, до 10 см высотой. На гниющей древесине, реже на поверхности отдельных камней со слоем мелкоземно-гумусного материала. Обычен. Повсюду.

*Dicranum fuscescens* Turn. – Дикранум буроватый. Дерновинки слабовойлочные темно-зеленого цвета. Стебель прямостоячий, простой, до 6 см высотой. В напочвенном покрове лесов, на гниющей древесине, на основаниях стволов деревьев и на поверхности отдельных камней, покрытых слоем мелкозема с гумусом. Повсюду.

*Dicranum polysetum* Sw. – Дикранум многоножковый. Дерновинки желто-зеленого цвета. Стебель простой, густовойлочный, до 12 см высотой. В напочвенном покрове в лесах, на гниющей древесине, на поверхности отдельных камней со слоем мелкоземно-гумусного материала. Повсеместно.

*Dicranum scorarium* Hedw. – Дикранум метловидный. Дерновинки зеленого цвета. Стебель простой, войлочный, до 10 см высотой. В напочвенном покрове в лесах, на гниющей древесине, на поверхности скал и отдельных камней, покрытых слоем мелкозема с гумусом. Очень обычен. По всей территории.

*Drepanocladus uncinatus* (Hedw.) Warnst. – Дрепанокладус крючковатый. Дерновинки зеленого или желто-зеленого цвета. Стебель лежащий, почти правильно перисто-ветвящийся, до 10 см длиной. На гниющей древесине, реже на стволах лиственных деревьев, на основаниях стволов и выступающих корнях деревьев, на лесной подстилке и на отдельных камнях, покрытых слоем мелкозема с гумусом. Повсеместно.

*Eurhynchium pulchellum* (Hedw.) Jenn – Евринхиум красивенький. Дерновинки зеленого цвета. Стебель ползучий, перисто-разветвленный, до 8 см длиной. Почти во всех типах леса, на гниющей древесине, на лесной подстилке, на отдельных камнях со слоем мелкозема с гумусом.

*Fissidens bryooides* Hedw. – Фиссиденс моховидный. Дерновинки зеленого цвета. Стебель простой, реже разветвленный, до 1 см высотой. Во влажных лесах на обнаженной почве.

*Fontinalis antipyretica* L. ex Hedw. – Фонтиналис противоогневой. Дерновинки темно-зеленого цвета. Стебель ветвящийся, до 50 см длиной. В воде водоемов и водотоков до 2 м глубиной, прикрепляется к каменистым субстратам и древесине.

*Funaria hygrometrica* Hedw. – Фунария гигрометрическая. Дерновинки желто-зеленого цвета. Стебель простой, до 2 см высотой. На обнаженных субстратах, особенно часто на старых кострищах, редко на гниющей древесине и в расщелинах скал. Повсеместно.

*Hedwigia ciliata* (Hedw.) Ehrh. ex P.Beauv. – Гедвигия реснитчатая. Дерновинки серовато-зеленого цвета. Стебель прямостоячий или приподнимающийся, разветвленный, до 10 см длиной. На поверхности скал и отдельных камней, покрытых слоем мелкоземно-гумусного материала. По всей территории.

*Helodium blandowii* (Web. et Mohr.) Warnst. – Гелодиум Бландова. Дерновинки бледно-зеленого цвета. Стебель прямостоячий, перистый, до 15 см высотой. В напочвенном покрове заболоченных лесов, на болотах и заболоченных лугах, реже на гниющей древесине.

*Heterophyllum haldanianum* (Grev) Kindb. – Гетерофиллиум Гальдани. Дерновинки блестящие, желто-зеленого цвета. Стебель лежащий, до 10 см длиной. Преимущественно на гниющей древесине, реже на стволах лиственных деревьев и на их основаниях, на поверхности отдельных камней со слоем мелкозема с гумусом. Повсеместно.

*Homalia trichomanoides* (Hedw.) B.S.G. – Гомалия трихомановидная. Дерновинки блестящие, зеленые. Стебель первичный – ползучий, вторичный – свисающий, неправильно ветвистый, 3–5 см длиной. В лесах на поверхности камней, скалах, основаниях стволов деревьев.

*Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G. – Гилокомиум блестящий. Дерновинки блестящие, зеленого или желто-зеленого цвета. Стебель лежащий до прямостоячего, этажеобразный – каждый этаж соответствует годовому «побегу», до 20 см длиной. Побегии внизу без ветвей, вверху дважды-триждыперистые. В напочвенном покрове почти всех типов леса, нередко в качестве доминанта или субдоминанта, на гниющей древесине, на выступающих корнях деревьев и на поверхности скал и отдельных камней, покрытых слоем мелкоземно-гумусного материала. Очень обычен. По всей территории.

*Hypnum cupressiforme* Hedw. – Гипнум кипарисовидный. Дерновинки рыхловатые, буро- или желто-зеленые, блестящие. Стебель лежащий или восходящий, 5–7 см длиной. В лесах на скалах, почве, гниющей древесине.

*Hypnum lindbergii* Mitt. – Гипнум Линдберга. Дерновинки блестящие, буровато-зеленого цвета. Стебель лежащий или восходящий, неправильно ветвистый, до 10 см длиной. В темнохвойных и лиственных лесах, на задернованной почве, на гниющей древесине, на поверхности отдельных камней со слоем мелкозема с гумусом, но чаще всего по берегам ручьев и речек, иногда в воде. Повсеместно.

*Leptobryum piriforme* (Hedw.) Wils. – Лептобриум грушевидный. Дерновинки желтовато-зеленого цвета, блестящие. Стебель простой, до 3 см высотой. На обнаженной почве и в расщелинах скал. Обычен. Повсюду.

*Leskeella nervosa* (Brid.) Loeske – Лескеелла жилковатая. Дерновинки от темно-зеленого до коричневатого цвета. Стебель лежащий, до 8 см длиной. Преимущественно в светлых хвойных лесах, реже темнохвойных, в напочвенном покрове, на гниющей древесине, на поверхности скал и отдельных камней со слоем мелкоземно-гумусного материала.

*Leucodon sciuroides* (Hedw.) Schwaegr. – Левкодон беличий. Дерновинки желтоватого цвета. Стебель первичный лежащий, вторичный – приподнимающийся или прямостоячий, дуговидно согнутый, неправильно ветвистый, до 5 см длиной. В лесах на гниющей древесине, в расщелинах скал и на их поверхности, покрытой слоем мелкозема с гумусом. Довольно обычен. Повсеместно.

*Mnium confertidens* (Lindb. et Arn.) Kindb. – Мниум густозубчатый. Дерновинки темно-зеленого цвета. Стебель прямостоячий, простой, книзу войлочный, до 8 см высотой. В хвойных лесах в напочвенном покрове, на гниющей древесине и на поверхности отдельных камней со слоем мелкозема с гумусом.

*Mnium cuspidatum* Hedw. – Мниум длиннозаостренный. Дерновинки войлочные зеленого цвета. Стебель прямостоячий, до 5 см высотой. Почти во всех типах леса, на гниющей древесине, реже на основаниях стволов деревьев и на поверхности отдельных камней, покрытых слоем мелкозема с гумусом.

*Mnium spinosum* (Voit) Roehl. – Мниум колючий. Дерновинки темно-зеленого цвета, Стебель прямостоячий, в основании войлочный, до 5 см высотой. В напочвенном покрове темнохвойных и лиственных лесов, на покрытых слоем мелкозема с гумусом отдельных камнях, на основаниях стволов и выступающих корнях деревьев.

*Myuroclada maximoviczii* (Borszcz.) Steere et Schof. – Миуроклада Максимовича. Дерновинки рыхловатые, зеленые, матовые. Стебель восходящий или прямостоячий. В лесах на скалах, гумусированных участках, гнилой древесине, основаниях стволов деревьев.

*Neckera pennata* Hedw. – Неккера перистая. Дерновинки блестящие, зеленого цвета. Стебель первичный ползучий с пучками ризоидов, вторичный – свисающий, неравномерно перисто-разветвленный, до 10 см длиной. В лесах в напочвенном покрове, реже на гниющей древесине, на выступающих корнях деревьев, на скалах, покрытых слоем мелкозема с гумусом.

*Nyholmiella obtusifolia* (Brid.) Holmen – Нихольмиелла туполистная. Дерновинки плотные, желто-зеленого цвета. Стебель прямостоячий, простой или ветвящийся, до 1,5 см высотой. На стволах лиственных деревьев, редко на стволах хвойных.

*Oncophorus wahlenbergii* Brid. – Онкофорус Валенберга. Дерновинки войлочные темно-зеленого цвета. Стебель прямостоячий, простой, до 5 см высотой. Почти во всех типах леса на гниющей древесине, редко на основаниях стволов деревьев.

*Orthodicranum flagellare* (Hedw.) Loeske. – Ортодикранум флагеллоносный. Дерновинки светло-зеленого цвета. Стебель простой, до 5 см высотой. В темнохвойных лесах на гниющей древесине.

*Orthodicranum montanum* (Hedw.) Loeske. – Ортодикранум горный. Дерновинки светло-зеленого цвета. Стебель прямостоячий, простой, до 4 см высотой. На гниющей древесине, на почве в лесах, на основаниях стволов и выступающих корнях деревьев, редко на стволах деревьев. Повсеместно.

*Orthotrichum speciosum* Husn. – Ортотрихум красивый. Дерновинки желто-зеленого цвета. Стебель прямостоячий, ветвящийся, до 3 см высотой. Почти во всех типах леса, на стволах лиственных деревьев, на гниющей древесине, на поверхности отдельных камней, покрытых слоем мелкоземно-гумусного материала.

*Plagiothecium denticulatum* (Hedw.) B.S.G. – Плагиотециум зубчатый. Дерновинки блестящие, зеленого цвета. Стебель лежачий, неправильно

ветвистый, часто с флагелловидно утончающимися ветвями, до 5 см длиной. На гниющей древесине, на лесной подстилке, на основаниях стволов деревьев. По всей территории.

*Plagiothecium laetum* V.S.G. – Плагиотециум яркий. Дерновинки блестящие, зеленого цвета. Стебель лежачий, правильно разветвленный, ломкий, до 2 см длиной. На гниющей древесине, на основаниях стволов деревьев, на поверхности отдельных камней со слоем мелкозема с гумусом. Повсеместно.

*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. – Плевроциум Шребера. Дерновинки блестящие, зеленого или желто-зеленого цвета. Стебель лежачий до прямостоячего, неправильно перисто-ветвистый, до 15 см длиной. В напочвенном покрове почти всех типов леса, нередко выступая в качестве доминанта и субдоминанта, а также на гниющей древесине, на поверхности скал и отдельных камней со слоем мелкозема с гумусом. Очень обычен. Повсеместно.

*Pogonatum urnigerum* (Hedw.) P.Beauv. – Погонатум урновидный. Дерновинки красновато-коричневого цвета. Стебель прямостоячий, простой или вильчато либо пучковидно разветвленный, до 5 см высотой. В темнохвойных и лиственных лесах преимущественно на обнаженной почве, реже на гниющей древесине и на поверхности отдельных камней, покрытых слоем мелкоземно-гумусного материала. Обычен по всей территории.

*Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. – Полия поникшая. Дерновинки желтовато-зеленого цвета. Стебель простой, до 3 см высотой. На обнаженных субстратах, реже на гниющей древесине, на выступающих корнях деревьев и на поверхности отдельных камней, покрытых слоем мелкоземно-гумусного материала. По всей территории.

*Polytrichum alpestre* Норре. – Политрихум приальпийский. Дерновинки сизо-зеленого цвета. Стебель прямостоячий, простой, до 15 см высотой. В напочвенном покрове, реже на обнаженной почве, гниющей древесине и на отдельных камнях со слоем мелкоземно-гумусного материала. Очень обычен. По всей территории.

*Polytrichum commune* Hedw. – Политрихум обыкновенный. Дерновинки темно-зеленого цвета. Стебель прямостоячий, простой, в основании с единичными ризоидами, до 20 см высотой. В темнохвойных и лиственных лесах в напочвенном покрове, нередко как субдоминант, реже на гниющей древесине. По всей территории.

*Polytrichum juniperinum* Hedw. – Политрихум можжевельниковидный. Дерновинки светло-зеленого цвета. Стебель простой, редко разветвленный, до 10 см высотой. В напочвенном покрове почти всех типов леса, изредка на гниющей древесине. Повсеместно.

*Polytrichum piliferum* Hedw. – Политрихум волосконосный. Дерновинки красновато-бурого цвета. Стебель простой, реже разветвленный, до

3 см высотой. На обнаженной почве, редко на гниющей древесине и на поверхности отдельных камней, покрытых слоем мелкозема с гумусом. Обычен. По всей территории.

*Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not. – Птилиум гребенчатый. Дерновинки блестящие, зеленого или светло-зеленого цвета. Стебель лежачий до прямостоячего с серповидно изогнутыми концами ветвей, до 20 см длиной. В напочвенном покрове лесов, на гниющей древесине, на поверхности отдельных камней со слоем мелкоземно-гумусного материала. Очень обычен. По всей территории.

*Pyloisella polyantha* (Hedw.) V.S.G. – Пилазиелла многоцветковая. Дерновинки блестящие, желто-зеленого цвета. Стебель ползучий с ризоидами, неправильно или правильно перисто-ветвистый с восходящими или прямоотстоящими ветвями, с дуговидно согнутыми верхушками до 5 см длиной. На стволах лиственных деревьев, особенно на стволах осины, реже на гнилой древесине, на поверхности отдельных камней со слоем мелкозема с гумусом и совсем редко на стволах пихты.

*Rhodobryum roseum* (Hedw.) Limpr. – Родобриум розеточный. Дерновинки темно-зеленого цвета. Стебель простой или ветвящийся, до 8 см высотой. На лесной подстилке, реже на основаниях стволов деревьев и на поверхности отдельных камней, покрытых слоем мелкоземно-гумусного материала. По всей территории. Обычен.

*Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst. – Ритидиадельфус трехрядный. Дерновинки зеленого цвета. Стебель лежачий до прямостоячего, неправильно перисто-ветвистый, до 15 см длиной. В напочвенном покрове почти всех типов леса, на гниющей древесине, на поверхности отдельных камней со слоем мелкоземно-гумусного материала. Очень обычен. По всей территории.

*Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb. – Ритидиум морщинистый. Дерновинки блестящие желто-зеленого цвета. Стебель лежачий до прямостоячего, неправильно перисто-ветвистый, до 12 см длиной. В напочвенном покрове почти всех типов леса, в качестве доминанта и субдоминанта в сухих и светлых лесах, реже на гниющей древесине, на поверхности скал и отдельных камней со слоем мелкоземно-гумусного материала.

*Tetraphis pellucida* Hedw. – Тетрафис прозрачный. Дерновинки зеленого цвета. Стебель прямостоячий, до 3 см высотой. Во всех типах леса на гниющей древесине. Повсеместно.

*Thuidium delicatulum* (Hedw.) Mitt. – Туидиум нежненький. Дерновинки густые, желто-зеленые или темные. Стебель лежачий или восходящий до 10 см длиной. В лесах на почве, гниющей древесине, основаниях стволов деревьев.

*Thuidium philibertii* Limpr. – Туидиум Филибера. Дерновинки зеленого цвета. Стебель лежачий, до 10 см высотой. В напочвенном покрове, на

гниющей древесине, на выступающих корнях деревьев и на поверхности отдельных камней, покрытых слоем мелкоземно-гумусного материала.

*Tortella tortuosa* (Hedw.) Limpr. – Тортелла извитая. Дерновинки войлочные светло-зеленого цвета. Стебель простой, до 5 см высотой. На скалах и отдельных камнях, покрытых слоем мелкоземно-гумусного материала, редко на обнаженной почве и гниющей древесине. Довольно обычна.

*Tortula ruralis* (Hedw.) Crome – Тортюла полевая. Дерновинки коричневато-бурого цвета. Стебель вильчато ветвящийся, до 8 см высотой. На поверхности скал и отдельных камней, покрытых слоем мелкозема с гумусом, редко на почве. По всей территории.

---

## КРАТКИЙ СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ, УПОМИНАЕМЫХ В КЛЮЧАХ 1–8

**АМФИГАСТРИИ** – брюшные «листья» у листостебельных печеночников, отличающиеся по размерам и по форме от спинных «листьев».

**АПОФИЗА** – различной формы вздутая нижняя часть коробочки, часто ярко окрашенная.

**АССИМИЛЯЦИОННЫЕ ПЛАСТИНКИ** – продольные, параллельные друг другу пластинчатые выросты на верхней или на нижней стороне жилки или на поверхности «листовой» пластинки.

**БОКОПЛОДНЫЕ** или **ПЛЕУРОКАРПНЫЕ МХИ** – мхи, образующие боковые спорогонии на большей частью лежащем, приподнимающемся и обычно ветвящемся стебле или его разветвлениях.

**БРЮШНАЯ СТОРОНА** – сторона слоевища или «побега» мха, обращенная к субстрату, на ней большей частью развиваются ризоиды; у «листа» – сторона, обращенная к «стеблю».

**БРЮШНЫЕ ЧЕШУЙКИ** (амфигастрии) – однослойные образования, бесцветные или красно-фиолетовые, развивающиеся на брюшной стороне слоевища.

**ВЕГЕТАТИВНОЕ ТЕЛО** – собственно растение (гаметофит) в виде слоевища или «олиственного» «стебля».

**ВЕРХОПЛОДНЫЕ** или **АКРОКАРПНЫЕ МХИ** – мхи, образующие спорогонии на верхушке большей частью прямостоячего «стебля», как правило неветвящегося.

**ВЛАГАЛИЩЕ «ЛИСТА»** – нижняя часть «листа», более или менее плотно охватывающая «стебель».

**ВОДОНОСНЫЕ КЛЕТКИ** – бесцветные клетки листа сфагновых мхов и левкобиума сизого, лишенные содержимого и обычно наполненные водой.

**ВЫВОДКОВЫЕ ОРГАНЫ** – образования, служащие для вегетативного размножения («листочки», «почки», различные тельца, нити и т. д.).

**ВЫВОДКОВЫЕ «ПОЧКИ»** – у листостебельных печеночников малоклеточные тельца, образующиеся их большей частью из эмбриональных тканей, реже из тканей развитых «листьев».

**ГАМЕТОФОР** – слоевище или «побег» с гаметангиями или без них.

**ГЕНЕРАТИВНЫЙ** или **ФЕРТИЛЬНЫЙ «ПОБЕГ»** – «побег» с гаметангиями или со спорогониями.

**ГИАЛОДЕРМИС** – наружные слои «стебля» (1–5) из бесцветных тонкостенных клеток.

**ГИПОФИЗА** – см. апофиза.

**ГОРОДЧАТЫЙ КРАЙ ЛИСТА** – край листа с одинаковыми тупыми наружными выступами углов клеток.

**ДИХОТОМИЧЕСКОЕ (ВИЛЬЧАТОЕ) ВЕТВЛЕНИЕ** – ветвление слоевища или каулидия на две расходящиеся под углом одинаковые ветви, в дальнейшем разветвляющиеся тем же способом.

**ЖИЛКА** – тяж, проходящий посередине пластинки филлидия, образованный вытянутыми клетками, обычно расположенными в несколько слоев.

**ЗУБЧАТЫЙ КРАЙ ЛИСТА** – край филлидия с зубцами из одной или нескольких клеток, расположенных в один или два ряда.

**ИЗОДИАМЕТРИЧЕСКИЕ КЛЕТКИ** – клетки, почти одинаковые в длину и в ширину.

**КАЙМА «ЛИСТА»** – один или несколько рядов чаще более узких, более или менее утолщенных и большей частью окрашенных клеток по краю «листа» в один или несколько слоев, отличающихся по форме от остальных клеток пластинки.

**КАУЛИДИЙ** – осевая структура, «стебель» мхов.

**КЛЕЙСТОКАРПНАЯ КОРОБОЧКА** – коробочка с недифференцированной или неотделяющейся крышечкой.

**КИЛЬ** – линия, по которой складывается филлидий или его лопасти.

**КОЛОНКА** – стерильное образование в центре коробочки, протягивающееся от шейки до крышечки.

**КОЛПАЧОК (КАЛЛИПТРА)** – пленчатое или более толстое образование, покрывающее сверху молодую коробочку, позже спадает с нее. Образуется из стенки архегония.

**КОРОБОЧКА** – основная часть спорофита, в которой образуются споры.

**КРЫШЕЧКА** – более или менее отграниченная часть коробочки, закрывающая устье урночки, большей частью выпуклая, ко времени созревания отделяется от коробочки.

**МАМИЛЛЫ** – неутолщенные выступы наружных стенок клеток «листа»; клетки с мамиллами называются мамиллозными.

**НАБЕГАЮЩИЕ «ЛИСТЬЯ»** – так расположенные филлидии, что к верхушке растения обращены их передние, спинные края. При рассмотрении растения сверху к наблюдателю обращена наружная, обычно выпуклая сторона «листа» и верхний, обращенный к верхушке край «листа» прикрывает нижний край вышележащего «листа».

**НЕСИММЕТРИЧНЫЕ (АСИММЕТРИЧНЫЕ) «ЛИСТЬЯ»** – «листья», у которых части пластинки по обе стороны жилки неодинаковой величины или формы.

**НИЗБЕГАЮЩИЙ «ЛИСТ»** – филлидий, нижние углы основания которого более или менее опускаются (низбегают) вниз по каулидию.

**ОТТОПЫРЕННЫЕ «ЛИСТЬЯ»** – филлидии, сильно отогнутые назад от «стебля» или ветви.

**ПАЗУХА «ЛИСТА»** – угол между основанием филлидия и каулидием или ветвью.

**ПАПИЛЛЫ** – разнообразной формы утолщения поверхностной стенки клеток. Клетки с папиллами называются папиллозными или бородавчатыми.

**ПАРАФИЛЛИИ** – листовидные или нитевидные выросты «стебля» мхов, содержащие хлоропласты.

**ПЕРИХЕЦИЙ** – «листья» покровные, окружающие группу архегониев, позднее обвертывающие основание ножки спорогона, отличаются от филлидиев формой, наличием или отсутствием продольных складок, жилкой.

**ПЕРИСТОЕ ВЕТВЛЕНИЕ** – ветвление каулидия бокоплодных мхов при правильном чередовании боковых ветвей. Ветви ограничены в росте или, в свою очередь, ветвятся, давая ветви второго, третьего и т. д. порядка и образуя просто-, дважды-, триждыперистые и т. д. структуры.

**ПЕРИСТОМ** – один или два ряда зубцов, расположенных по краю устья урночки.

**ПОГРУЖЕННАЯ КОРОБОЧКА** – коробочка на очень короткой ножке или без нее, погруженная в перихеций и часто незаметная.

**ПОДСТАВКА** – специальное образование у некоторых печеночников, несущее антеридии и архегонии.

**ПОРЫ** – отверстия округлой или эллиптической формы в стенках водоносных клеток сфагновых мхов; различают поры кольчатые, с кольчатыми утолщениями по краям и некольчатые – без утолщений.

**ПСЕВДОПАРАФИЛЛИИ (ЛОЖНЫЕ ПАРАФИЛЛИИ)** – недоразвитые филлидии в виде мелких листовидных образований в основании ветвей или их зачатков.

**ПСЕВДОЭЛАТЕРЫ** – образования из стерильных клеток внутри спорогона антоцеротовых мхов.

**РИЗОИДЫ** – одноклеточные (у печеночников) и многоклеточные с косыми перегородками (у мхов) бесцветные или чаще буроватые нити, развивающиеся на нижней поверхности слоевища или стелющегося «побега» либо в нижней части прямостоячего каулидия.

**СБЕГАЮЩИЕ «ЛИСТЬЯ»** – так расположенные филлидии, что к верхушке растения обращены их задние, брюшные края. При рассмотрении растения сверху к наблюдателю обращена внутренняя, обычно более

или менее вогнутая сторона «листа» и нижний край вышележащего филлидия, как правило, прикрывает верхний край нижележащего.

**СЕРЕЖЧАТАЯ (ЧЕРЕПИТЧАТАЯ) «ОБЛИСТВЕННОСТЬ»** – плотное расположение «листьев» на «стебле», налегающих друг на друга подобно черепице; «стебель» вследствие этого кажется округло «облиственным», сережчатым.

**СЛОЕВИЩЕ (ТАЛЛОМ)** – вегетативное тело (гаметофит) некоторых печеночников и мхов, не дифференцированное на «стебель» и «листья».

**СПИННАЯ СТОРОНА** – верхняя сторона слоевища и распростертого по субстрату «побега»; у «листа» – наружная сторона, обращенная в наружную сторону от оси.

**СПОРОГОН** – спорофит мхов.

**СТЕРИЛЬНЫЙ «ПОБЕГ»** – участок вегетативного тела «листочек-белого» мха, лишенный гаметангиев или спорогона.

**УГЛЫ ОСНОВАНИЯ «ЛИСТА»** – выдающаяся наружу часть основания филлидия, большей частью отличающаяся размерами, формой и окраской клеток и образующая иногда так называемые ушки.

**УРНА (УРНОЧКА)** – часть коробочки, в которой развиваются споры.

**УШКИ** – см. углы основания «листа».

**ФИЛЛИДИЙ** – листовидная структура, «лист» мхов.

**ЧЕРЕПИТЧАТАЯ «ОБЛИСТВЕННОСТЬ»** – см. сережчатая «облиственность».

**ШЕЙКА** – нижняя часть коробочки, большей частью переходящая в ножку.

**ШПАТЕЛЕВИДНЫЕ «ЛИСТЬЯ»** – филлидии, более или менее расширенные кверху.

**ЭЛАТЕРЫ** – стерильные удлиненные одноклеточные образования со спиральными утолщениями клеток, развивающиеся вместе со спорами в коробочках печеночников и служащие для разбрасывания спор.

**ЭПИФРАГМА** – расширение колонки в виде тонкой пленки в верхней части.

**ЯЗЫЧКОВЫЕ РИЗОИДЫ** – у маршанциевых печеночников обычно более узкие и более толстостенные по сравнению с простыми ризоидами, на внутренней поверхности с различного рода утолщениями стенок.

---

## БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Абрамов, И. И. Определитель листостебельных мхов Карелии / И. И. Абрамов, Л. А. Волкова // *Arctoa*. – 1998. – Vol.7. – Suppl.1. – P.1–390.
2. Абрамова, А. Л. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР / А. Л. Абрамова, Л. И. Савич-Любицкая, З. Н. Смирнова. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1961. – 712 с.
3. Бардунов, Л. В. Определитель листостебельных мхов Центральной Сибири / Л. В. Бардунов. – Л.: Наука, 1969. – 319 с.
4. Бардунов, Л. В. Листостебельные мхи Алтая и Саян / Л. В. Бардунов. – Новосибирск: Наука, 1974. – 168 с.
5. Бардунов, Л. В. Очерк бриофлоры Сибири / Л. В. Бардунов. – Новосибирск: Наука, 1992. – 97 с.
6. Бачурина, А. Ф. Печеночники и мхи Украины и смежных территорий / А. Ф. Бачурина, Л. Я. Партыка. – Киев: Наук. думка, 1979. – 204 с.
7. Ботаника. Морфология и анатомия растений / А. Е. Васильев, Н. С. Воронин, А. Г. Еленевский [и др.]. – М., 1988. – 480 с.
8. Васильев, А. Н. Конспект флоры мохообразных в заповедниках «Столбы» и Саяно-Шушенском. – Красноярск: Изд-во Краснояр. гос. ун-та, 1992. – 112 с.
9. Васильева, Е. М. Распространенные листостебельные мхи южной части Красноярского края / Е. М. Васильева, А. Н. Васильев // *Методика обучения биологии*. – Вып. 3. – Красноярск: Краснояр. пед. ин-т, 1975. – С. 31–46.
10. Водоросли, лишайники и мохообразные СССР / Л. В. Гарибова, Ю. К. Дундин, Т. Ф. Коптяева, В. Р. Филин. – М.: Мысль, 1978. – 365 с.
11. Гричук, В. П. Определитель однолучевых спор папоротников из семейства Polypodiaceae R.Br., произрастающих на территории СССР / В. П. Гричук, М. Х. Моносзон. – М.: Наука, 1971. – 128 с.
12. Гудошников, С. В. Флора листостебельных мхов черневого подпояса южных гор Сибири и проблема происхождения черневой тайги. – Томск: Изд-во Том. гос. ун-та, 1986. – 192 с.
13. Домбровская, А. В. Лишайники и мхи севера европейской части СССР / А. В. Домбровская, Р. Н. Шляков. – Л.: Наука, 1967. – 182 с.

14. Жизнь растений. Т. 4. Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения / под ред И. В. Грушвицкого, С. Г. Жилина. – М.: Просвещение, 1978. – 447 с.
15. Иваненко, Ю. А. О роде *Diphasiastrum* (Lycopodiaceae) в Восточной Европе / Ю. А. Иваненко, Н. Н. Цвелев // Ботанический журнал. – 2004. – Т. 89. – № 1. – С. 100–113.
16. Игнатов, М. С. Список мхов территории бывшего СССР / М. С. Игнатов, О. М. Афолина // *Arctoa*. – 1992. – Vol.1 (1-2). – P.1–85.
17. Комарницкий, Н. А. Ботаника: Систематика растений / Н. А. Комарницкий, Л. В. Кудряшов, А. А. Уранов. – М.: Просвещение, 1975. – 608 с.
18. Константинова, Н. А. Список печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР / Н. А. Константинова, А. Д. Потемкин, Р. Н. Шляков // *Arctoa*. – 1992. – Vol. 1 (1-2). – P. 87–127.
19. Красная книга РСФСР (растения). – М.: Росагропромиздат, 1988. – 590 с.
20. Красная книга СССР. – Т. 2. – М.: Лесная пром-сть, 1984. – 480 с.
21. Красноборов, И. М. Высокогорная флора Западного Саяна / И. М. Красноборов. – Новосибирск: Наука, 1976. – 378 с.
22. Криштофович, А. Н. Палеоботаника / А. Н. Криштофович. – Л.: Гостоптехиздат, 1957. – 650 с.
23. Мартьянов, Н. М. Флора Южного Енисея / Н. М. Мартьянов // Ежегодник гос. музея им. Мартьянова. – Т. 1. – Вып. 2. – Минусинск, 1923. – С. 1–162.
24. Мейен, С. В. Основы палеоботаники / С. В. Мейен. – М.: Недра, 1987. – 403 с.
25. Мейен, С. В. Теоретические проблемы палеоботаники / С. В. Мейен. – М.: Наука, 1990. – 287 с.
26. Мейер, К. И. Практический курс морфологии архегониальных растений / К. И. Мейер. – М.: Изд-во МГУ, 1982. – 218 с.
27. Мельничук, В. М. Определитель листовых мхов средней полосы и юга европейской части СССР / В. М. Мельничук. – Киев: Наук. думка, 1970. – 444 с.
28. Мхи: метод. указания к практ. занятиям / сост. Н. В. Степанов. – Красноярск: Краснояр. гос. ун-т, 1996. – 29 с.
29. Основы палеонтологии. Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членистостебельные, папоротники. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – 698 с.
30. Потёмкин, А. Д. Печёночники и антоцеротовые России. – Т. 1. / А. Д. Потёмкин, Е. В. Софронова. – СПб. – Якутск: Бостон–Спектр, 2009. – 368 с.

31. Рейвн, П. Современная ботаника / П. Рейвн, Р. Эверт, С. Айкхорн. – М.: Мир, 1990. – Т. 1. 348 с.; Т. 2. – 344 с.
32. Савич-Любицкая, Л. И. Определитель сфагновых мхов СССР / Л. И. Савич-Любицкая, З. Н. Смирнова. – Л.: Наука, 1968. – 112 с.
33. Савич-Любицкая, Л. И. Определитель листостебельных мхов СССР. Верхоплодные мхи / Л. И. Савич-Любицкая, З. Н. Смирнова. – Л.: Наука, 1970. – 826 с.
34. Сергиевская, Е. В. Практический курс систематики высших растений / Е. В. Сергиевская. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1991. – 448 с.
35. Сипливинский, В. Н. Заметки о байкальской флоре, 1 / В. Н. Сипливинский // Новости систематики высших растений. – Т. 10. – Л.: Наука, 1973. – С. 345–361.
36. Систематика высших растений: рабочая программа / сост. Н. В. Степанов. – Красноярск: Краснояр. гос. ун-т, 1999. – 28 с.
37. Степанов, Н. В. Флорогенетический анализ (на примере северо-восточной части Западного Саяна). Ч. 1: Ключ для определения семейств и конспект флоры / Н. В. Степанов. – Красноярск: Краснояр. гос. ун-т, 1994. – 108 с.
38. Степанов, Н. В. Сосудистые растения Приенисейских Саян / Н. В. Степанов. – Красноярск: Сиб. федер. ун-т, 2016. – 252 с.
39. Флора Красноярского края. – Томск: Изд-во Том. гос. ун-та. – Вып. 1. – Lycopodiaceae – Hydrocharitaceae; Traraceae. – 1983. – 84 с.
40. Флора Сибири. Т.1. Lycopodiaceae – Hydrocharitaceae. – Новосибирск: Наука, 1988. – 200 с.
41. Флора Сибири и Дальнего Востока. Вып. 5. Папоротникообразные. Filices. – Л., 1930. – 218 с.
42. Флора СССР. Т. 1. – Л.: Изд-во АН СССР, 1934. – 302 с.
43. Хржановский, А. Г. Курс общей ботаники / А. Г. Хржановский. – М.: Высш. шк., 1982. – Ч. 1. Цитология, гистология, органография, размножение. – 384 с.; Ч. 2. Систематика растений. – 544 с.
44. Черепанов, С. К. Сосудистые растения СССР / С. К. Черепанов. – Л., 1981. – 510 с.
45. Шляков, Р. Н. Печеночные мхи Севера СССР / Р. Н. Шляков. – Л.: Наука, 1976. – Вып. 1. – 91 с.; 1979. – Вып. 2. – 192 с.; 1980. – Вып. 3. – 190 с.; 1981. – Вып. 4. – 221 с.; 1982. – Вып. 5. – 196 с.
46. Шляков, Р. Н. Печеночные мхи. Морфология, филогения, классификация / Р. Н. Шляков. – Л.: Наука, 1975. – 148 с.
47. Шмаков, А. И. Определитель папоротников России / А. И. Шмаков. – Барнаул: РПК «Арктика», 2009. – 126 с.
48. Шмаков, А. И. Определитель папоротников Северной Азии / А. И. Шмаков. – Барнаул: РПК «Арктика», 2011. – 209 с.

49. Шмаков, А. И. Обзор семейства Woodsiaceae Евразии / А. И. Шмаков, А. Я. Киселев. – Барнаул: Изд-во Алтайск. гос. ун-та, 1995. – 89 с.
50. A classification for extant ferns / A. R. Smith, K. M. Pryer, E. Schuettpelz [et al] // *Taxon*. – Vol. 55 (3). – P. 705–731.
51. Hegi, G. *Illustrierte Flora von Mittel-Europa* / G. Hegi. – Berlin–Hamburg: Verlag Paul Parey, 1984. – Т. 1. – 310 s.

---

## ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ .....	3
ВВЕДЕНИЕ.....	5
SUPERREGNUM (НАДЦАРСТВО) EUCARYOTA.....	6
REGNUM (ЦАРСТВО) VEGETABILIA (CHLOROBIONTA, PLANTAE).....	6
SUBREGNUM (ПОДЦАРСТВО) EMBRYOBIONTA .....	6
DIVISIO (отдел) RHYNIOPHYTA.....	7
CLASSIS (класс) RHYNIOPSISIDA .....	7
Ordo (порядок) Rhyniales .....	7
Ordo (порядок) Psilophytales (Trimerophytales).....	9
CLASSIS (класс) HORNEOPHYTOPSIDA.....	11
Ordo (порядок) Horneophytales.....	11
Сателлитные таксоны отдела RHYNIOPHYTA.....	11
DIVISIO (отдел) ZOSTEROPHYLLOPHYTA.....	13
CLASSIS (класс) ZOSTEROPHYLLOPSIDA .....	14
Ordo (порядок) Zosterophyllales .....	14
Сателлитные таксоны отдела ZOSTEROPHYLLOPHYTA.....	16
DIVISIO (отдел) PSILOTOPHYTA .....	16
CLASSIS (класс) PSILOTOPSISIDA.....	16
Ordo (порядок) Psilotales.....	16
DIVISIO (отдел) BARINOPHYTA .....	18
CLASSIS (класс) BARINOPSISIDA.....	18
Ordo (порядок) Barinales .....	18
DIVISIO (отдел) LYCOPODIOPHYTA .....	18
CLASSIS (класс) DREPANOPHYCOPSISIDA.....	19
CLASSIS (класс) LYCOPODIOPSISIDA .....	20
Ordo (порядок) Lycopodiales.....	21
Ordo (порядок) Huperziales Stepanov <b>ord.nov.</b> .....	24
Ordo (порядок) Phylloglossales .....	25
CLASSIS (класс) PROTOLEPIDODENDROPSIDA .....	26
CLASSIS (класс) ISOETOPSISIDA.....	27
Ordo (порядок) Lepidocarpaceles.....	28
Ordo (порядок) Isoetales .....	33
Сателлитные таксоны класса ISOETOPSISIDA .....	35
CLASSIS (класс) SELAGINELLOPSIDA.....	36
Ordo (порядок) Selaginellales.....	36
DIVISIO (отдел) EQUISETOPHYTA .....	39
CLASSIS (класс) BOWMANITIOPSISIDA .....	39
Ordo (порядок) Bowmanitales .....	39
CLASSIS (класс) EQUISETOPSISIDA .....	42
Ordo (порядок) Calamostachyales .....	43
Ordo (порядок) Equisetales .....	47

Сателлитные таксоны отдела EQUISETOPHYTA.....	53
DIVISIO (отдел) ANTHOCEROTOPHYTA.....	55
CLASSIS (класс) ANTHOCEROTOPSIDA.....	55
Ordo (порядок) Anthocerotales.....	55
Группа отделов мохообразные.....	57
DIVISIO (отдел) MARCHANTIOPHYTA.....	57
CLASSIS (класс) MARCHANTIOPSIDA.....	57
Ordo (порядок) Marchantiales.....	58
Ordo (порядок) Ricciales.....	60
CLASSIS (класс) JUNGERMANNIOPSIDA.....	62
Superordo Haplomitrianae.....	63
Ordo (порядок) Haplomitriales.....	63
Superordo Metzgerianae.....	63
Ordo (порядок) Fossombroniales.....	63
Ordo (порядок) Metzgeriales.....	64
Superordo Jungermannianae.....	67
Ordo (порядок) Ptilidiales.....	67
Ordo (порядок) Lepidoziales.....	68
Ordo (порядок) Jungermanniales (Lophoziales).....	69
Subordo Porellinae.....	72
Subordo Radulinae.....	72
DIVISIO (отдел) BRYOPHYTA.....	74
CLASSIS (класс) TAKAKIOPSIDA.....	74
Ordo (порядок) Takakiales.....	74
CLASSIS (класс) SPHAGNOPSIDA.....	74
Ordo (порядок) Protosphagnales.....	75
Ordo (порядок) Sphagnales.....	75
CLASSIS (класс) ANDREAEOPSIDA.....	78
Ordo (порядок) Andreaeales.....	78
CLASSIS (класс) BRYOPSIDA.....	78
Ordo (порядок) Tetraphidales.....	79
Ordo (порядок) Polytrichales.....	79
Ordo (порядок) Buxbaumiales.....	81
Ordo (порядок) Schistostegales.....	82
Ordo (порядок) Fissidentales.....	83
Ordo (порядок) Ortotrichales.....	84
Ordo (порядок) Dicranales.....	86
Ordo (порядок) Pottiales.....	87
Ordo (порядок) Grimmiales.....	87
Ordo (порядок) Funariales.....	89
Ordo (порядок) Bryales.....	91
Ordo (порядок) Leucodontales.....	94
Ordo (порядок) Hypnales.....	97
DIVISIO (отдел) POLYPODIOPHYTA.....	103
CLASSIS (класс) CLADOXYLOPSIDA.....	104
Ordo (порядок) Cladoxylales.....	105
Ordo (порядок) Ibykales.....	107
CLASSIS (класс) ZYGOPTERIDOPSIDA.....	108

Ordo (порядок) Zygoteridales .....	109
CLASSIS (класс) BOTRYOPTERIDOPSIDA.....	112
Ordo (порядок) Botryopteridales .....	113
CLASSIS (класс) MARATTIOPSIDA.....	117
Ordo (порядок) Marattiales .....	117
Группа классов лептоспорангиатных папоротников.....	120
CLASSIS (класс) OSMUNDOPSIDA.....	120
Ordo (порядок) Osmundales .....	121
CLASSIS (класс) SCHIZAEOPSIDA .....	123
Ordo (порядок) Schizeales .....	124
CLASSIS (класс) HYMENOPHYLLOPSIDA.....	125
Ordo (порядок) Hymenophyllales.....	126
CLASSIS (класс) CYATHEOPSIDA .....	128
Ordo (порядок) Cyatheales.....	128
Ordo (порядок) Dicksoniales .....	128
CLASSIS (класс) POLYPODIOPSIDA .....	131
Ordo (порядок) Dryopteridales .....	131
Ordo (порядок) Aspleniales .....	136
Ordo (порядок) Athyriales .....	138
Ordo (порядок) Thelypteridales .....	144
Ordo (порядок) Blechnales.....	145
Ordo (порядок) Davalliales .....	146
Ordo (порядок) Adiantales.....	148
Ordo (порядок) Cheilanthales .....	149
Ordo (порядок) Cryptogrammales .....	151
Ordo (порядок) Pteridales .....	151
Ordo (порядок) Polypodiales .....	153
CLASSIS (класс) GLEICHENIOPSIDA.....	155
Ordo (порядок) Gleicheniales .....	155
Ordo (порядок) Matoniales .....	157
Ordo (порядок) Dipteridales.....	157
CLASSIS (класс) MARSILEOPSIDA.....	160
Ordo (порядок) Marsileales.....	160
CLASSIS (класс) SALVINIOPSIDA .....	161
Ordo (порядок) Salviniiales.....	161
CLASSIS (класс) ANEUROPHYTOPSIDA.....	163
Ordo (порядок) Aneurophytales.....	164
CLASSIS (класс) ARCHAEOPTERIDOPSIDA.....	166
Ordo (порядок) Archaeopteridales.....	166
CLASSIS (класс) OPHIOGLOSSOPSIDA .....	168
Ordo (порядок) Ophioglossales.....	168

КЛЮЧИ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ТАКСОНОВ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ .....	171
---	-----

КРАТКИЙ СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ, УПОМИНАЕМЫХ В КЛЮЧАХ .....	193
--	-----

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК.....	197
-------------------------------	-----

Учебное издание

**Степанов Николай Витальевич**

**БОТАНИКА: СИСТЕМАТИКА  
ВЫСШИХ СПОРОВЫХ РАСТЕНИЙ**

Учебное пособие

Редактор *Л. Ф. Калашник*  
Компьютерная верстка *Н. Г. Дербенёвой*

Подписано в печать 25.12.2017. Печать плоская. Формат 60×84/16  
Бумага офсетная. Усл. печ. л. 12,75. Тираж 100 экз. Заказ № 1618

Библиотечно-издательский комплекс  
Сибирского федерального университета  
660041, Красноярск, пр. Свободный, 82а  
Тел. (391) 206-26-67; <http://bik.sfu-kras.ru>  
E-mail: [publishing\\_house@sfu-kras.ru](mailto:publishing_house@sfu-kras.ru)