

Dr. Bagi István

Az ősibb embriófiták, a “mohák” és a “harasztok”

Segédlet a BSc záróvizsgára való felkészüléshez

Jelen tananyag a Szegedi Tudományegyetemen
készült az Európai Unió támogatásával.

Projekt azonosító: EFOP-3.4.3-16-2016-00014

Mohák, harasztok

Segédlet a BSc záróvizsgára való felkészüléshez

Készítette: Dr. Bagi István
SZTE, 2020

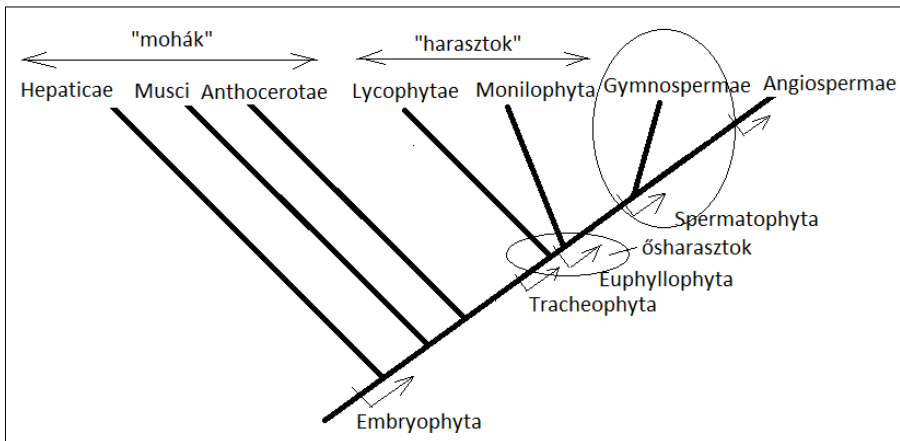
Államvizsga tétel címe: Az ősbibb embriofiták, a “mohák” és a “harasztok”
(Eredetük, filogenetikai kapcsolataik, fontosabb taxonjaik jellemzése sporofitonjuk és gametofitonjuk morfológiai jellegzetességei alapján.)

Embryophyta – szárazföldi növények [besorolás: R. Plantae (Archaeplastida), SR. Viridiplantae]
Az embriofiták minden csoportja nemzedékváltakozást mutat. Ezen növények esetében az embrió a megtermékenyített petesejtéből (zigótából) kifejlődő fiatal sporofitont jelenti, amelyet az anyanyövény (azaz a nő- vagy a kétivarú gametofiton) legalább életének első szakaszában táplál, tehát a fiatal sporofiton matrotróf (kiv. zárvatermők). Az embriofiták legősibb csoportjaiban, a moháknál, a sporofiton végig a gametofitonon marad, annak spóratermő szervszerű részének mutatkozik, a harasztoktól kezdődően a sporofiton önállósul, a gametofiton előtelepként jelenik meg az életciklusban. (A nyitvatermőknél a nőgametofiton a mag táplálószöve, primer endospermium.) Ahhoz, hogy a fiatal sporofiton kapcsolatba tudjon kerülni az anyanyövénnel, belső megtermékenyítésre vagy szükség, melynek szerve az embriofiták egyik legfontosabb apomorfiája, az archegónium, palack alakú nőivarszerv.

Az embriofiták eredete

A legősibb embriofiták egyszerű telepű májmohák lehettek, melyek legkézenfekvőbb módon a mai Coleochaete szerű fragmoplasztos zöldmoszatokból vezethetők le. A Coleochaete édesvizek aljzatán élő sugárirányú sejtekből álló lapos telepű moszat, melynek sejtjei haploidok, nőivarszervei körte alakúak, petesejttel. Megtermékenyítés után kialakul a zigóta, melyet az anyanövény körül nő. A Coleochaete esetében a zigóta redukciós osztódását követően keletkezik 4 darab ostoros spóra, melyek a vízben szétúszhatnak. Az egyszerű telepes májmohák esetében a testfelépítés hasonló, azonban a palack alakú archegóniumban található petesejt megtermékenyülése után a zigóta redukciós osztódása helyett mitotikus osztódás következik be, amely során kialakul a szinte csak a spóraanyasejtekből álló sporofiton (sporogónium). Minden spóraanyasejtből 4-4 db spóra keletkezik, összességében ezerszám, melyek a levegőben terjednek, kiszáradás ellen sporopollenin rakódik a falukba, és nem ostorosak. (Az ostor nélküli, sporopollenines sejtfalú, tetrádokban keletkező spóra az embriofiták másik fontos apomorfiája.) Könnyen belátható, hogy a sporofiton kialakulása a spórák számának megnövelését segíti elő, ugyanis egyrészt szárazföldi körülmények között a spórák túlélésének az esélye nagyon lecsökken, másrészt a zigóta redukció osztódása esetén egy megtermékenyítés eredményeként összesen 4 darab spóra, míg nemzedékváltakozás esetén egy megtermékenyítésből egy olyan sporofiton jön létre, amely a spórák ezreit (milliárdjait) termelheti. A sporofitonnak (és ezzel a nemzedékváltakozásnak) kezdeti, lényegében zigótamegszaporító funkciója – mely több moszatcsoportnál is megfigyelhető – magyarázza, hogy miért a gametofiton a sokkal fejlettebb az ősi embriofitáknál. A sporopolleninnel védett spórák megjelenésével, a szárazföldi növények életciklusának terjesztési szakasza elválik a víztől.

Az embriofiták evolúciója, fontosabb taxonjai és kládjai

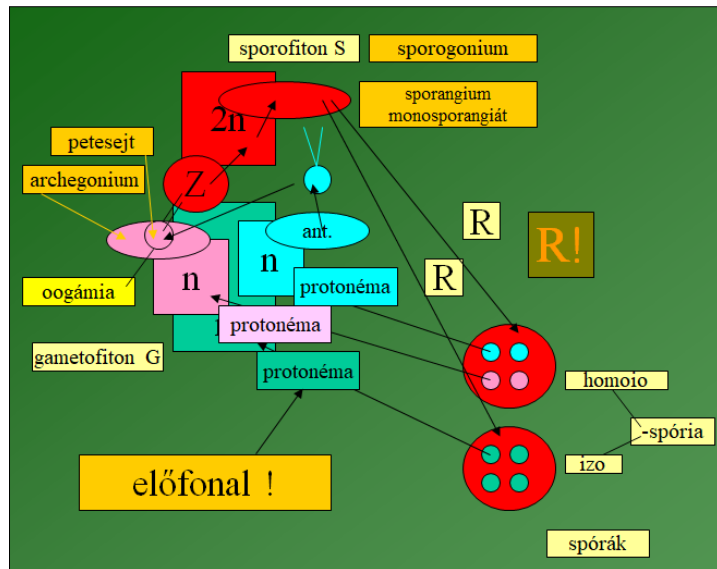


Mindaddig nem jöhettek létre fejlettebb, a talaj felszíne fölé emelkedő növények a szárazföldeken, amíg a Föld légköre nem érte el azt az oxigén szintet, amely elegendő annyi sztratoszférikus ózon létrehozásához, mely képes megvédeni a felszínen élő szervezeteket az UV-B sugárzás DNS-t leginkább károsító tartományától (280 nm). Erre a Proterozoikum Kriogén (850-630 millió év) egyenlítőig terjedő jégkorszakának lezárultával nyílt lehetőség, ugyanis ezt követően az 1-1,2 milliárd évvel ezelőtt kialakult, jég alól kiszabadult moszatok rásegíthettek arra, hogy az előtte jó 1,5 milliárd éven át 3% körül ingadozó, zömmel cianobaktériumok által termelt oxigén szintje 12% fölé emeljék, és ezzel megnyíljon az út a szárazföld növények általi kolonizálása előtt.

A ma élő szárazföldi növények legközelebbi közös őse molekuláris filogenetikai számítások alapján körülbelül 500 millió évvel ezelőtt élt (Kambrium utolsó harmada), az első biztos maradványai 475 millió évesek (Ordovicium első harmada), ezek a májmohák spóráira emlékeztető fossziliák. Más mohacsoportok biztos fossziliái sokkal későbbiek. A ma élő mohák molekuláris filogenetikai analízise azt mutatja, hogy a három egymástól korán elkülönült moha csoport egymás után divergálódott Hepaticae (májmohák), Musci (lombosmohák), Anthocerotae (szarvasmohák) sorrendben, utóbbiak az edényes növények (Tracheophyta) testvérei. A „mohák” (Bryophyta) tehát parafiletikus. Az első ősharaszt maradványok (Cooksoniales) 430 millió évvel ezelőttiek (Szilur közepe), belőlük divergálódtak a mikrofillumos korpafüvek (Lycophytae), valamint a valódi levelű növények (Euphylllophyta-klád) legközelebbi közös őse (Trimerophyta, Psilophytales), mely 395 millió éve élt (alsó Devon vége). Ebben a csoportban vált el egymástól a tág értelemben vett páfrányok (Monilophyta) és a mai magvas növények (Spermatophyta) őseinek fejlődési vonala, úgy 380 millió éve (középső Devon). A Monilophyta magába foglalja a harasztok páfrányokon kívüli olyan csoportjait, mint a zsurlók, vagy a csupaszpáfrányok. A „harasztok” (Pteridophyta) molekuláris filogenetikai analízisek által megerősítetten is parafiletikus taxon.

„Mohák” – Bryophyta

A mohák valódi szárazföldi növények, rendelkeznek mindazon alapvető apomorfiákkal, amelyek más embriofitákra is jellemzőek: archeogonium, matrotróf embrió, tetrádokban keletkező, sporopollenin tartalmú, széllal terjedő, ostor nélküli spóra, megjelenik a csoportban a kutikula, a gázcsere nyílások, szőrzet, nagyobb testű szőrmohákban a szállítószövet-rendszer kezdeményei, hadroid és leptoid sejtek formájában (de lignintartalom nélkül), protosztélét idéző elrendezésben, számos olyan struktúra, amely a vízmegtartást szolgálja: parafízisek, pericétium levélként az ivarszervek körül, vagy olyanok, amelyek a spórák levegőben való terjedése miatt alakultak ki, elatérák, perisztómium fogak. A mohák között meglehetősen kevés a ténylegesen vízben élő faj, bár kétségtelen gyakoribbak a hűvös, párás, nedves vagy üde élőhelyeken. Gyökereik valóban nincsenek, de a harasztok gametofitonjának sincs gyökere, a moha sporofiton viszont egész életében matrotróf, ezért gyökerekre nincs szüksége. Valódi leveleik sincsenek, ha a levelet mezofillummal rendelkező szervként definiáljuk, viszont vannak szöveteik, epidermisz, parenchimatikus szövetek, fotoszintetizáló, raktározó, sőt a lombosmohák hajtásában csúcsi merisztémák is. A mohákat moszatoktól a harasztok felé vezető embriofita fejlődési sor ősi elemeinek kell tekinteni, nem pedig valamiféle „evolúciós zsákutcának”.



Életciklusuk:

Nemzedékváltakozás, kétszakaszos fejlődés, gametofiton (ivaros, gamétákat létrehozó) és ivartalan (ivaros folyamatokban részt nem vevő spórákat redukciós osztódással létrehozó) nemzedékük van. Az életciklus heteromorf (a két nemzedék különböző), a sporofiton nemzedék nem önálló, és nem is önállósul, végig matrotróf. A gametofitonok két- és egyivarúak is lehetnek. Kétivarú (homothalluszos, *izospóras esetben, egyivarú (hím- és nőgametofiton külön, heterothalluszos, homoiospóras esetben). Heterospóras moha nincs. A gametofitonon kialakulnak az ivarszervek, az anterídium és az archeogonium. Ugyanazon a növényen vagy külön-külön. Az archeogóniumban keletkezik a petesejt, az anterídiumokban pedig a kétostoros spermatozoidok. (A mohák spermatozoidjai mindig kétostorosak, izoakrokont). Az archeogóniumban történik meg az oogámia, kialakul a zigóta, majd a mohanövényen a sporofiton. A mohák sporofitonja soha nem ágazik el, és mindig egy spóratokot, sporangiumhoz létre, melyben redukciós osztódással keletkeznek a spórák, a spóraanyasejtekből. A spórák tetraedrikusak, ostor nélküliek. Ivari determináltságuk szerint homoio- és izospórák lehetnek. Belőlük előbb az előfonal, a protonéma fejlődik ki (nincs előfonal a szarvasmoháknak), mely haploid és ezen alakulnak ki (májmoháknál csak egy) az úgynevezett rügyek, melyekből a tényleges (ivarszerveket képező) gametofitonok fejlődnek. A gametofiton mindig fotoszintetizál (kivételez az *Aneura mirabilis* – amely az egyetlen mikoheterotróf moha). A mohák filogenetikai analízise egyértelművé teszi, hogy a homoiospória körükben ősiabb az izospóriánál.

*izospória: spóraanyasejtek redukciós osztódása során kétivarú (ivarilag nem determinált) spórák keletkeznek (4), melyekből kétivarú egyedek fejlődnek. Homoiospória: spóraanyasejtek redukciós osztódása során egyivarú (ivarilag determinált) spórák keletkeznek (2 hím, 2 nő), melyből hím-, illetve nőivarú egyedek fejlődnek. Izo- és homoiospória esetében egyféle sporangium van, a spórák alakilag egyformák. Heterospória: A spórák ivarilag determináltak, alakilag és ivarilag is eltérőek. Mikrosporangiumokban a mikroszpóra anyasejtekből redukciós osztódással kisebb, hímivarú gametofitont létrehozó mikroszpórák (4), a makrosporangiumokban a makroszpóra anyasejtekből redukciós osztódással nagyobb, nőivarú gametofitont létrehozó makroszpórák (4) keletkeznek.

Jellemzés

	MÁJMOHÁK	SZARVASMOHÁK	LOMBOSMOHÁK
<i>Gametofiton nemzedék (G)</i>			
Protonéma (előfonal)	kevésbé fejlett, néhány sejttű, 1-keves rügyű	kifejezett előfonal nincs	erősebben fejlett, elágazó (ritkán telepszerű)
Mohanövény (gametofiton)	levélkés vagy telepes	telepszerű, lebenyes	mindig levélkés, elágazó is lehet
Sztómák	nincsenek (állandóan nyitott légkapuk vannak)	vannak	nincsenek
Rizoidák	egysejtű, nem elágazó	egysejtű, csoportokban	többsejtű fonalas, elágazó
Levélkeállítás és szerkezet	ha van, 2-, ritkán 3-soros; egyrétegű, ér nélküli	-	többnyire spirális (kiv. <i>Fissidens</i>); többnyire több rétegű, középeres, olykor kutikula is van
Plasztisz	sejtenként sok, lencsealakú, nincs pirenoidja	meghatározott számú, sejtenként 1 (ritkán több) lencsealakú, pirenoidja van	sejtenként sok, lencsealakú, nincs pirenoidja
Mitokondrium	lemezes	csöves jellegű	lemezes
Olajtartó sejtek	általában vannak	nincsenek, nyálkaképződés van	hiányoznak
Ivarszervek	perichaetium és nyálkafonalak lehetnek, többnyire pseudopodium fejlődik	telepbesüllyedt kamrákban, az antheridiumok hamarabb érnek	perichaetium többnyire van, jellemzőek a parafizisek, a pseudopodium ritka
Spermatozoid	bilaterális aszimmetrikus	bilaterális szimmetrikus	bilaterális aszimmetrikus
Ivarosság	főként egyivarú	főként kétivarú	két- és egyivarúak
<i>Sporofiton nemzedék (S)</i>			
A sporofiton felépítése és fejlődése	talpi részből, rövid nyélből és tokból áll, gyors fejlődésű	interkaláris merisztémából, keskenyedő vékony henger, a gametofitont „túlélheti”	talpi rész, széta és tok, lassú fejlődésű, a gametofitont csak kivételesen „élheti túl”
Fotoszintézis	nem fotoszintetizál	tartósan fotoszintetizál	fiatalon fotoszintetizál
Sztóma	nincs	van	van
Toknyél (széta)	rövidéletű, gyenge, a spóraérés folyamán nyúlik meg	nincs, a sporogonium korlátlan növekedésű hosszú cső	hosszabb életű, erős, a spóraérés kezdete előtt kifejlődik
Tok (capsula)	általában egyrétegű falú	fala többretegű	fala többretegű
Elatérák	többnyire vannak, a spórákkal szinkronban alakulnak ki	vannak, kialakulásuk aszinkron	nincsenek
Kolumella	nincs	van	van
A tok felnyílása	4 hosszanti hasítékkal	2 hosszanti hasítékkal (becőszerűen)	nagyon ritkán hasítékkal általában fedővel (operkulum)
Perisztómium	nincs	nincs	általában van
Spóra	főként homioiospórák	főként izospórák, ritkában homioiospórák	izo- és homioiospórák egyaránt jellemzőek
<i>Kiegészítő adatok</i>			
Nemzetség/faj	350/8000	6/<100	700/10 000

Rendszerezés

Ph: Bryophyta – mohák (parafiletikus)

SPh: Hepaticae – májmohák

Cl: Marchantiopsida – telepes májmohák (parafiletikus)

Cl: Jungermanniopsida – levélkés májmohák

SPh: Anthocerotae – szarvasmohák

Cl: Anthocerotopsida

SPh: Musci – lombosmohák

lph: Sphagneae

Cl: Sphagnopsida – tűzegmohák osztálya

lph: Bryatae – valódi lombosmohák

Cl: Andreaeopsida – sziklamohák

Cl: Bryopsida – valódi lombosmohák osztálya

ScI: Polytrichidae – szőrmohák

ScI: Buxbaumiidae – koboldmohák

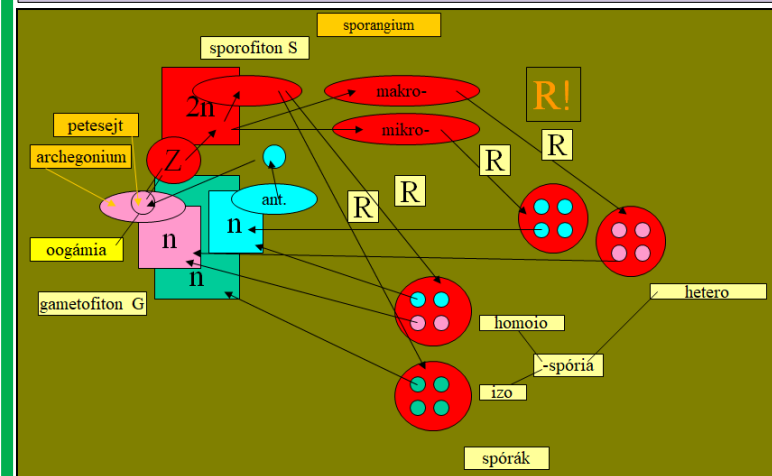
ScI: Eubryidae – valódi lombosmohák alosztálya

A májmohák (**Hepaticae**) filogenetikai analízise szerint az első divergálódó kládjukat a komplex talloidok képezik, majd az egyszerű talloidok kládjai következnek végül a levélkés csoportjaik. A levélkések tehát monofiletikusak, a telepesek együtt parafiletikusak. A legősibb májmohák mindamelllett egyszerű talloidok lehettek. Komplex talloidok gyakori képviselője a *Marchantia polymorpha* – csillagos májmoha, villásan lebenyes telepe, karéjos ivarszervtartói vannak, 9 keskenykarójú receptákulomok alján archegóniumokkal, 8 szélesebb karójú receptákulumai a tetejükön besüllyedve az antheridiumokat tartják. A májmohák üde, nedves, árnyas élőhelyek lakói, de vannak vízben lebegő (*Riccia fluitans*), vagy vízen úszó képviselőik is (*Ricciocarpus natans*). A szarvasmohákat (**Anthocerotae**) két faj képviseli Magyarországon a *Sphaeroceros carolinianus* és az *Anthoceros punctatus*, világosspórás, illetve sötétspórás szarvasmoha. Mindkettő izospórás mégis képződnek elatérák, melyek funkciója eredendően a különböző ivarú gametofitonokat képező spórák összetartása lenne. A szarvasmohák esetében a hímivarszervek és a nőivarszervek különböző idejű érése (proterandria van) magyarázza meg az elatérák képzésének értelmét.

A **Musci** rendszere leképezi a filogenetikai viszonyokat: Első divergálódó kládjukat a tőzegmohák képviselik, egyetlen nemzetséggel (*Sphagnum*) és 100 körüli fajjal, 20 faj Magyarországról is leírtak, egy *ex lege* védett csoport. Csak tápanyagszegény, sómentes vizekben maradnak fenn, jellegzetes élőhelyeik a dagadólápok, nálunk forráslápokban, úszólápokban élnek. (*Sphagnum palustre*, *S. squarrosum* stb.). Egységes testfelépítésük minden eleme a vízraktározást és a külső (kapilláris) vízszállítását szolgálja (ampulla sejtek, barázdázottság, 5 oldalágából kettő hajtáshoz simulása). legtöbbje homoiospórás, és bár a tokjuk fedővel nyílik, perisztómium fogak nincsenek. A tok a gametofiton részét képező tartón (pszeudopódium) ül. A sziklamoháknak hasítékkal nyíló tokja van, hasítékból lehet több, leginkább 4-5 (*Andreaea*), vagy csak 1 (*Takakia*). Homoiospórások, szárazabb hegyi élőhelyeken élnek. A *Takakia* levélkéi csővé záródnak. A szőrmohák nagy termetű, homoiospórás mohák, viszonylag széles ökológiai amplitudóval, köztük gyakori fajokkal (*Polytrichum juniperinum*, *P. commune*). Közülük kerül ki a legtermetesebb, kb. 60 cm magas mohafaj a *Dawsonia longifolia*, Dél-Kelet Ázsia – Észak Ausztrália trópusai. Aprócskák és ritkák a koboldmohák, esetükben a gametofiton jóval kisebb az egyébként kb. 1 cm-es sporofitonnál, *Buxbaumia aphylla* (savanyú homokon), *B. viridis* (fakérgeken). Az Eubryidae alosztály képezi a lombosmohák legnagyobb csoportját, első divergálódó kládjai esetében a nőivarszervek, ahogy az eddigieknél is, csúcsi helyzetűek, akrokarp a moha (csúcsontermő), majd az oldaltermők (pleurokarp) zárják a fát, a nőivarszervek oldalsó helyzete miatt, a sporofiton nem a növény csúcsán jelenik meg. Izospórások. Számos fajuk változatos élőhelyeken, sokszor tömeges (*Funaria hygrometrica*), védett pannon endemizmus viszont szikpadkákon a sópusztai magyarmoha (*Enthostodon hungaricus*), kilós mohapárnákat képez a védett fehérló ványkosmoha (*Leucobryum glaucum*), vízben, rögzült hínárként él a forrásmoha (*Fontinalis antipyretica*), a Balatonban is.

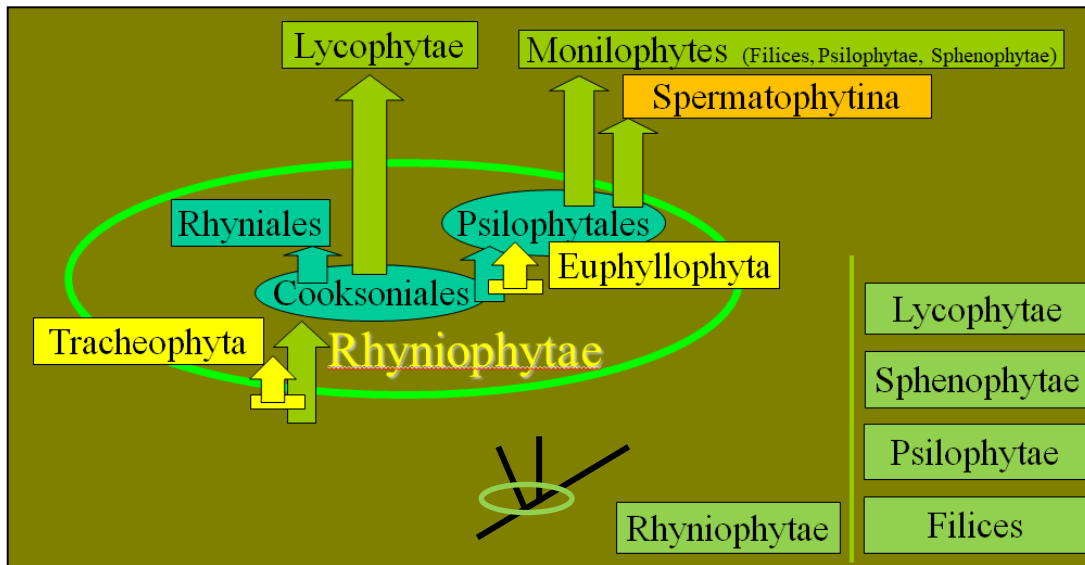
„Harasztok” – Pteridophyta

Az edényes növények (Tracheophyta) ősbibb képviselői a harasztok (Pteridophyta). Az edényesek mohákon túlmutató apomorfiái a következők, önállósul a sporofiton nemzedék, mely a gametofitonnál lényegesen fejlettebbé válik, a gametofiton előtelepként (protallium) jelenik meg, a sporofitont csak annak önállósulásáig táplálja. A sporofiton tehát csak átmeneti ideig matrotróf. A sporofitonban kialakul a lignifikálódott szállítószövet rendszer, a sporofiton elágazik, rajta több sporangium fejlődik, megjelenik a gyökér, és a levél, eltűnik a protonéma (már az Anthocerotae moháknál sincs), több fejlődési vonalon heterospória is kialakul. A harasztok életciklusának sémája lényegében tehát a mohakéival megegyező, heterospória úttal kiegészítve (a magyarázatot ld. korábban).



A harasztok legősibb képviselői mintegy 430 millió évvel ezelőtt jelentek meg. Kezdetben a gametofiton és a sporofiton között a méretbeli különbség nem volt lényeges, mindkettő centiméteres nagyságrendű volt. A gametofitonok telepszerűek voltak, rajtuk ivarszervtartókkal, egyivarú egyedekkel (homoiospória!) A harasztok gametofitonjának telepszerű alkata arra utal, hogy az edényesek ősei a mai komplex telepes májmohákra emlékeztető szervezetek lehettek. A sporofitonok térben bokrosodó, villás elágazású, levél nélküli, csupasz, protosztélis hajtások voltak, terminális helyzetű sporangiumokkal (telóma).

Rendszerezés, evolúció



A harasztok hagyományos csoportjainak elkülönítése a sporangiumhordozó struktúráik jellegzetességein alapul, melyeket (az edényes növények minden egyéb szervével együtt) az ősharasztok sporofitonjának testfelépítését adó telómából vezethetünk le, néhány elemi folyamat segítségével. (Zimmermann, telóma elmélet). Elemi folyamatok:

Túlnövés/redukció: a villás elágazás egyik fele növekedésben visszamarad (meddő ágak, sporangium redukálódása), végső esetben teljesen eltűnik, szemben az erőteljesen növekvő másik oldalággal, a domináns ágból vezethető le a növény fő tengelye, míg a "lemaradt" ágak oldalágakká alakulnak, létrejön a pseudomonopodiális, majd a monopodiális elágazásrendszer, **Planáció (ellaposodás):** az eredetileg három dimenzióban kiterjedt telómakötegek egy síkba rendeződése (térből síkba), a telómák ágai között fokozatosan parenchimatikus alapszövet tölti fel, így levéllemez alakul ki, **Szüngenezis (összenövés):** az oldalágak összeolvadásának folyamata, melynek eredményeként zárt, hálózatos erezet alakul ki, az anasztomizáló erek, ill. szállítóyalabok eredete a villásan elágazó ágakból pl. így magyarázható, szüngenezis, az ágak fokozatos redukciója és a sporangiumok összenövése együttesen vezethetett a *Psilophytae* szünangiumok kialakulásához, **Visszahajlás:** a telómaágak a fő tengely felé hajlanak, más folyamatokkal, pl. rövidüléssel kombinálódva, így módon értelmezhető a *Sphenophytae* sporangiumtartójának a kialakulása fertilis telómákból.

Formális rendszer, hagyományos csoportokkal

Ph: Tracheophyta – edényes növények

SPh: Pteridophytina – harasztok (parafiletikus)

IPh: Rhyniophytae – ősharasztok (parafiletikus)

IPh: Lycophytae – korpafüvek

IPh: Psilophytae – csupaszpáfrányok

IPh: Sphenophytae – zsurlók

IPh: Filices – páfrányok (parafiletikus)

Monilophyta

Rhyniophytae – alig módosult **telómák**ból álló hajtásrendszer, terminális helyzetű sporangiumokkal.

Lycophytae – **sporofillumfüzér:** spirálisan álló sporofillumok, tövükben adaxiális helyzetben sporangiumokkal. (Sporofillumfüzerei vannak a nyitvatermőknek is.)

Psilophytae – **villás elágazású csupasz hajtásrendszer**, hármassával összenőtt sporangiumokkal, hármass **szünangiumok**.

Sphenophytae – pajzs alakú, örvösen álló, a fő tengely irányába néző sporangiumokat hordozó **sporangiofórumok**ból álló strobilus.

Filices – **sporotrofofillum:** a sporangiumokat fotoszintetizáló levelek hordozzák.

Az egyes csoportok jellemzése, rendszere, evolúciója, jelentősége

Rhyniophytae

A legősibb tracheofiták, a sporofiton felálló ágai csupaszok, az ágak villásan elágazók, három irányban bokrosodók, a sporangiumok terminális helyzetűek, homoiospórák, hasonló jelentőségű a két nemzedék, a gametofiton ivarszervtartókat visel, a legfejlettebb májmohák szervezeti szintjén áll.

Csoportosításuk:

Tracheidamegvastagodások alapján:

S-típusú: Szivacsos tracheidamegvastagodások, a megvastagodásokon és közöttük is apró pórusok tömege. (Cooksoniales)

G-típusú: Gyűrűs megvastagodások, a belső fal a vastagodások közötti részen is folyamatos, apró gödröcskével, amelyek a gyűrűkről hiányoznak. (Rhyniales, Psilophytales)

A Cooksoniales ősei a Rhynialesnek (kihalt), a Lycophytae korpafüveknek) és a Psilophytales-nek, a Psilophytalesben ágazik el a további tracheofiták fejlődése a Monilophyta és a Spermatophyta irányokba, velük kezdődik az Euphyllophyta-klád.

Lycophytae

Vese alakú porangiumaik a sporofillumokon találhatóak, adaxiális (hajtástengely felé néző) helyzetben, hajtásrendszerük tipikusan villás elágazású, bár vannak tendenciák a túlnövés/redukció jellegű változásra is, leveleik, a mikrofillumok, kezdetleges morfológiájúak → a bennük lévő edénynyaláb levélrés nélkül ágazik le a központi szteléből, a mikro- előtag ellenére nem a levél mérete a döntő, mert a kihalt alakok körében 60-70 cm-es levelek is előfordultak, de a ma élő Isoetes-ek levele sem kicsiny, ma csak mintegy 6-8 nemzetségük van, >1000 fajjal, régen azonban sokkal több képviselőjük élt, amelyek uralkodók voltak a Föld Devon - Karbon kori vegetációjában, a Karbonban a fás szárú növényzet igen jelentős részét alkották. Fejlődésük során több vonalon megjelenik a heterospória, a Karbonban magvas képviselőik is éltek.

Lycophytae recens képviselői:

O: Lycopodiales – (lágyszárú) korpafüvek

5-6 nemzetség, 300 faj, kozmopolita, Magyarországon 5 védett faj, lágyszárú fejlődési vonal, szőrszerű, spirálisan álló (Lycopodium, Huperzia), vagy hajtásra simuló (Diphasiastrum) pikkelyszerű levelekkel a felálló és elterülő hajtásokon, vagy minden hajtás felálló (Huperzia), terminális helyzetű sporofillumfüzér, a sporofillumfüzér vagy jól elkülönül, vagy a trofofillumoktól alig különböző sporofillumokból áll (Huperzia), izospória, vese alakú sporangium, fakultatív fototróf vagy obligát mikoheterotróf élőtelep, lassú fejlődésmenet.

O: Selaginellales – csipkeharasztok

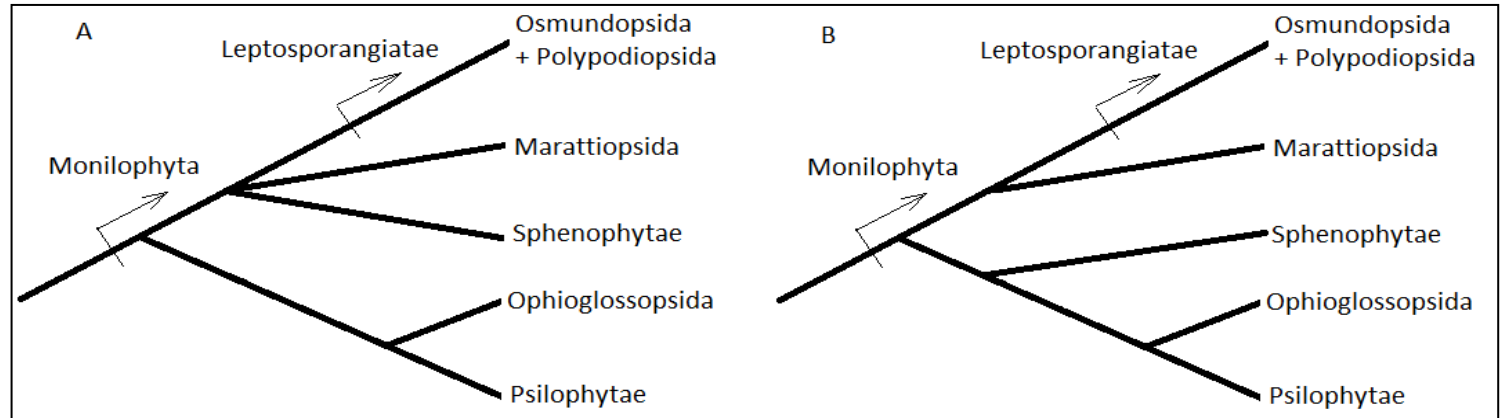
1 nemzetség (Selaginella) kb. 700 faj, kozmopolita, inkább trópusokon, sok epifiton, Magyarországon 1 védett faj (S. helvetica, ártéri ligeterdőkben), lágyszárú fejlődési vonal, pikkelyszerű, a szár síkjába rendeződő, párosan kisebb-nagyobb levelekkel (anizofill típus), vagy szőrszerű egyforma levelekkel (izofill típus), felálló és elterülő hajtásokkal, terminális helyzetű sporofillumfüzérékkel, a sporofillumok alján ligulával (vízvizzatartó képlet), heterospória, a sporofillumfüzér alján makro-, feljebb mikrosporangiumokkal, endospórák gametofitonok, gyors fejlődésűek.

O: Isoetales – durdafüvek

1-2 nemzetség (Isoetes, Stylites), kb. 100 faj, fásszárú redukciós fejlődési vonal (Sigillaria, Pleuromeia, Nathorstiana, Isoetites), mocsarakban, sekély vizekben, iszapon, kákaszerű megjelenés, gumószerű felszínalatti alatti "törzs", a levelek hosszúak, spirálisan állnak, tövükön a belső oldalon vannak a zsákszerű sporangiumok, felettük ligulával, a külső levelek tövében makrosporangiumok, a belsők tövében mikrosporangiumok, endospórák gametofitonok, gyors fejlődésűek.

A tracheidák elrendeződése a farészben gyöngysorszerű (*moniliformis*), mert az elsődleges fában a protoxilém a lebenyes részekre korlátozódik. A monilofiták a *Psilophytales*ből (*Trimerophyta*) származnak, a magvas növényekkel legközelebbi közös ősök a Devon közepe táján (380 millió év) élt, főbb csoportjaik divergálódása *Cladoxylon*-szerű, a Devon közepe és az alsó Karbon között élt ősökre vezethető vissza, melyek tracheidáinak elrendeződése már mutatja a monilofitákra jellemző mintázatot.

Monilophyta



A monilofiták legkorábban divergálódott kládját az Ophioglossopsida – kígyónyelvpáfrányok és a Psilophytæ – csupaszpáfrányok csoportja alkotja. Következő (kisebb megerősítettséggel) a Sphenophytæ – zsurlók és a Marattiopsida – marattia páfrányok alkotta klád, mely a leptosporangiatæ páfrányok kládjának a testvére (A). A versengő topológia szerint a Sphenophytæ az (Ophioglossopsida + Psilophytæ), a Marattiopsida a leptosporangiatæ páfrányok testvére. (B). Utóbbi fával jobban magyarázható az ősmaradványok időbeli megjelenése, különösen a zsurlók nagyon korai fossziliái.

Visszahajló fertilis telómaágak összenövése által létrejött sporangiofórumok, melyek örvösen állva korlátozott növekedésű reproduktív struktúrákat alkotnak (strobilus). Recenseknél csúcsi helyzetű, zárt növekedésű.

Örvös (vagy nem elágazó) ágrendszer és levélállás, másodlagosan redukálódott levélzet → másodlagos mikrofillum, csomókkal elválasztott, internódiumokra tagozódó, belül üreges szár (központi üreg, karinális és vallekuláris üregek). Eusztéle, recenseknél másodlagos vastagodás nélkül.

Tarackszerű rizóma járulékos gyökerekkel, erőteljes vegetatív szaporodás → nagy összefüggő állományok kialakítása.

Izo- vagy homoiopória, a spóráikon higroszkópos exospórium külső falának letekeredésével kialakult elatérpár, klorofilltartalmú spórák.

Fotoszintetizáló sallangos lebenyű gametofiton, homo- vagy heterothalluszos, sokstoros spermatozoidok.

1 nemzetség (*Equisetum*), 15 faj, kozmopolita, változatos élőhelyeken. Háromféle fenológiai típus: ***Equiseta vernalia***: fertilis, kora tavaszi, nem fotoszintetizáló hajtás, oldalágak nélkül, majd ugyanabból a rizómarendszerből kinőve, sterilis, tartósan fotoszintetizáló, elágazó hajtás. *E. arvense* – mezei zsurló, zavartabb gyeptársulásokban, Magyarországon is gyakori, *E. telmateia* – óriás zsurló, patakminti magaskórósokban. ***Equiseta subvernalia*** típus: A tavaszi fertilis hajtás alakul át sterilis fotoszintetizáló hajtássá. *E. sylvaticum* – erdei zsurló, tölgyesekben, ritka, védett. ***Equiseta homophyadica*** típus: A fotoszintetizáló hajtás végén, a nyár folyamán jelenik meg a strobilus. *E. palustre* – mocsári zsurló, *E. fluviatile* – iszapzsurló, tömegesek mocsarakban, lápokban, lápréteken, *E. variegatum* – mezőföldi lápréteken, védett, *E. hyemale* – téli zsurló, örökzöld, helyi patakok magaskórósaiban, másutt lápokban, nem elágazó, védett, *E. ramosissimum* – ágas zsurló, szárazabb gyepekben, homokpusztákon, olykor tömeges.

A zsurlók fénykora a paleozoikumra esik, nagyobb csoportjaik a Devon során a Sphenophyllales – éklevelű zsurlók, a Karbonban a Calamitales – zsurlófák, utóbbiak 10-15 m magasra nőttek, heterospórák, de nem magvas képviselőik voltak a Calamocarpon nemzetség tagjai.

Sphenophytæ

Hármasával összenőtt sporangiumok, páfrányszerűen babalakú izospórák. Gyökereik nincsenek, föld alatti kúszó rizómájukon rizoidok vannak, az asszimiláló szár háromdimenziósan, villásan elágazó, a szünangiumot két pikkelszerű képlet (redukálódott telómaág) támasztja alá (Psilotum), mely összenőve, ellaposodva levélszerűvé alakul (Tmesipteris). A szár protosztélés, aktinosztéle. A gametofiton obligát mikoheterotróf, 5-10 cm-es, benne szállítószövet-kezdeményekkel. Lassú fejlődésű (10-15 év), sokstoros spermatozoidok. 2 nemzetség, 15 faj, fakultatív vagy obligát epifitonok, trópusi és szubtrópusi régiók, a Psilotum (1 v. 2 faj) pántrópusi, a Tmesipteris DK-Ázsia, Ausztrália. Ősi megjelenése ellenére nem közvetlen leszármazottja a Rhyniophytae-nek (Psilophytales), ősmaradványok nem ismertek.

Psilophytae

Filices	A hagyományos páfrányok (Filices) parafiletikus taxon, ld. monilofiták törzsfája. Értelemszerűen monofiletikus viszont a legtöbb fajt számláló Leptosporangiateae-klád. Jellemzőjük a leptosporangium, azaz egy sejtréteg vastag sporangiumfal. Maga a sporangium egyetlen sejtből alakul ki. A kládon kívüli páfrányoknak eusporangiuma van. A leptosporangiumok leggyakrabban annulusszal (megvastagodott falú sejtsor) nyílnak. A leptosporangiumos páfrányok filogenetikája: Osmundales + ((Hymenophyllales + Gleicheniales) + (Schizaeales + (Salviniales + (Cyatheales + (Pteridales + (Blechnales + Polypodiales))))). A Pteridales vélhető parafiletikussága miatt az utolsó három rendet Polypodiales-ként össze szokták vonni. A legtöbb hazai páfránycsalád a monofiletikus Blechnales rendet képviseli. A páfrányok a középső Devon óta fontos alkotói a Föld vegetációjának, fajdiverzitásuk a zárvatermők megjelenése után, a korábbiaknál változatosabb erdőtípusok jelenléte miatt, még növekedett is.				
Ophioglossopsida Ophioglossales Marattiopsida Marattiales Osmundopsida Osmundales Polypodiopsida Hymenophyllales Gleicheniales Schizaeales Salviniales Cyatheales Pteridales Blechnales Polypodiales	Ophioglossopsida kígyónyelvek	Marattiopsida marattiák	Osmundopsida királypáfrányok	Polypodiopsida (kiv. Salviniales)	Salviniales vízipáfrányok
spóra	trilét	trilét	trilét	monolét (babalakú)	többnyire trilét (reverzió)
	izo-	izo-	izo-	izo-	hetero-
sporangium	eu-	eu-	lepto-	lepto-	lepto-
helyzete	sporotrofofillum fertilis karéján	sporotrofofillum fonákán	annulusz nélkül sporotrofofillum elkülönült részén terminálisan	annulusszal főként sporotrofofillum fonákán, szóruszokat alkotva	annulusz nélkül levél vagy indúzium eredetű falú sporokarpiumban
előtelep gametofiton	obligát mikoheterotróf gumószerű	általában fototróf, lemezes, lebenyes, ritkán szív alakú	fototróf lemezes	fototróf szívalakú	endospórás (nem fototróf)
sporofiton	eusztéle	policiklikus diktiosztéle	tipikus diktiosztéle	tipikus diktiosztéle	szifonosztéle v. redukált
diverzitás faj	> 100	< 250	24	~ 12 000	< 100
HUN	~5	0	1	~ 100	2