

3. LEKCIJA

NODALĪJUMS: PAPANŽAUGI - PTERYDOPHYTA

PAPANŽAUGU VISPĀRĒJAIS RAKSTUROJUMS.....	2
Papanžaugi ir korma augi, kuriem dominē sporofīts.....	2
Papanžaugu gametofīts ir protalijs.....	2
Slavena pagātne, pieticīgas mūsdienas.....	3
SPOROFĪTI, SPORANGIJI.....	4
Psilotveidīgie - <i>Psilotopsida</i>	4
Staipekņveidīgie – <i>Lycopodiopsida</i>	6
Staipekņu rinda – Lycopodiales	6
Selaginellu rinda – Selaginellales	7
Ezereņu rinda – Isoëtales.....	9
Ķīļlapjveidīgie – <i>Equisetopsida</i> = <i>Sphenopsida</i>	10
Papanžveidīgie – <i>Pteridopsida</i> = <i>Filicopsida</i>	12
Čūskmēlīšu rinda – Ophioglossales	13
Maratiju rinda – Marattiales	15
Papanžu rinda – Filicales	16
Marsileju rinda – Marsileales	19
Salvīniju rinda – Salviniiales.....	20
SPORAS.....	21
PROTALIJI.....	23
SPERMATOZOĪDI.....	26

PAPARŽAUGU VISPĀRĒJAIS RAKSTUROJUMS

Pararžaugi ir korma augi, kuriem dominē sporofīts

Atšķirībā no sūnaugiem, kam paaudžu maiņā dominējošais ir gametofīts, **paparžaugiem dominē sporofīts**, kas ir **korms** – tiem ir īsti vadaudi, īstas lapas un īstas saknes.

Paparžaugi bezdzimumiski vairojas ar sporām un šajā ziņā neatšķiras no sūnaugiem: *Bryophyta* + *Pteridophyta* = *embriofītie sporaugi*.

Sporangiji paparžaugu vairumam attīstās uz lapām un tikai nedaudziem taksoniem lapu žāklēs. Lapas, uz kurām veidojas sporangiji, sauc par **sporofiliem**ⁱ. Tiem bieži ir vienkāršāka uzbūve nekā veģetatīvajām lapām – **trofofiliem**ⁱⁱ.

Paparžaugu sporangijos no sporogēnajām šūnām veidojas meijosporas. Tāpat kā sūnaugiem, paparžaugu sporām ir divkāršs apvalks – izšķir apvalka ārējo, biezo, ļoti izturīgo daļu – **eksosporu**, un apvalka iekšējo daļu, plāno celulozes plēvīti – **endosporu**. Bieži šo divkāršo apvalku vēl sedz **perispori**ⁱⁱⁱ, kas, atšķirībā no eksospora un endospora veidojas no saplūdušām tapetšūnām (periplazmodija).

Paparžaugu **vairākumam** visas sporas ir morfoloģiski un fizioloģiski vienādas. Šādas, nediferencētas sporas sauc par **izosporām**^{iv} jeb homosporām^v. Augus, kam ir izosporas, sauc par **homosporiem** jeb **izosporiem augiem**. Tātad, izosporie augi ir visi sūnaugi un daļa paparžaugu. No izosporajiem paparžaugiem evolūcijas gaitā ir attīstījušies **heterosporie**^{vi} **paparžaugi**. Heterosporie paparžaugi producē divu veidu sporas: lielākas, ar rezerves barības vielām bagātas **megasporas**^{vii} jeb **makrosporas**^{viii} un sīkākas – **mikrosporas**^{ix}. Megasporas attīstās megasporangijos, bet mikrosporas – mikrosporangijos.

Paparžaugu gametofīts ir protalijs

Gametofāze attīstības ciklā sākas ar sporu. Nonākusi augsnē vai ūdenī (ūdens formām), spora dīgst. Dīgstot sūnaugu sporām, no tām vispirms izveidojas protonēma, bet no tās attīstās gametofīts. Paparžaugiem **protonēma** attīstās **tikai paparžu rindas** *Filicales* pārstāvjiem. Visiem pārējiem paparžaugiem sporai dīgstot, veidojas haploidāls laponveida gametofīts, ko sauc par **protaliju**^x. Protalijs ir īslaicīgs veidojums un lielākoties dzīvo tikai dažas nedēļas.

Paparžaugu protaliji var būt ļoti dažādi veidoti, tomēr bieži var saskatīt līdzību starp protalijiem un sūnaugu laponveida gametofītiem. Tāpat kā sūnaugu gametofīts, arī paparžaugu gametofīts (protalijs) izveido gametangijus – vīrišķos **anterīdijus** un sievišķos **arhegonijus**. Paparžaugu anterīdiji un arhegoniji ir līdzīgi sūnaugu anterīdijiem un arhegonijiem.

Sūnaugi var būt gan vienmājas, gan divmāju. Arī starp paparžaugiem ir atrodamī gan vienmājas, gan divmāju protaliji. Tas, vai paparžauga protalijs ir vienmājas vai divmāju, ļoti cieši ir saistīts ar producējamo sporu veidu – uz izospora paparžauga protalija attīstās gan anterīdiji, gan arhegoniji, bet uz heterospora protalija vai nu tikai anterīdiji, vai tikai arhegoniji. Tātad, izosporajiem paparžaugiem ir vienmājas protaliji, bet heterosporajiem – divmāju.

Paparžaugu apaugļošanās procesam ir nepieciešama ūdens vide – protalija aprasināšasna. No zigotas bez miera perioda attīstās diploidāls ($2n$) embrijs, ko sākumā, baro protalijs. Kad dīglis ir pietiekoši attīstīts, protalijs atmirst.

Slavena pagātne, pieticīgas mūsdienas

Paparžaugu nodalījumā **ietilpst** mūsdienu staipekņveidīgie, kosas un papardes, kā arī daudzas senas, izmirušas formas. Patreizējie paparžaugi ir daudz **slavenākas pagātnes** relikti. Pašreizējo paparžaugu sugu skaits salīdzinājumā ar agrāko ir neliels. No 330000 embriofītu sugām kādas 6000 līdz 10000 (pēc dažādu autoru uzskatiem) ir paparžaugu sugas.

Mūsdienu paparžaugu klasifikācija, ko lietosim ir sekojoša (1. att.):

1. klase: *Psilotopsida* – psilotveidīgie

2. klase: *Lycopodiopsida* – staipekņveidīgie

Lycopodiales – staipekņu rinda

Selaginellales – selaginellu rinda

Isoëtales – ezereņu rinda

3. klase: *Equisetopsida* (= *Sphenopsida*) – ķīļlapjveidīgie

4. klase: *Pteridopsida* (= *Filicopsida*) – paparžveidīgie

Eusporangiatae (= *Eufilices*) – eisporangiāto paparžaugu apakšklase

Ophioglossales – čūskmēlišu rinda

Marattiales – maratiju rinda

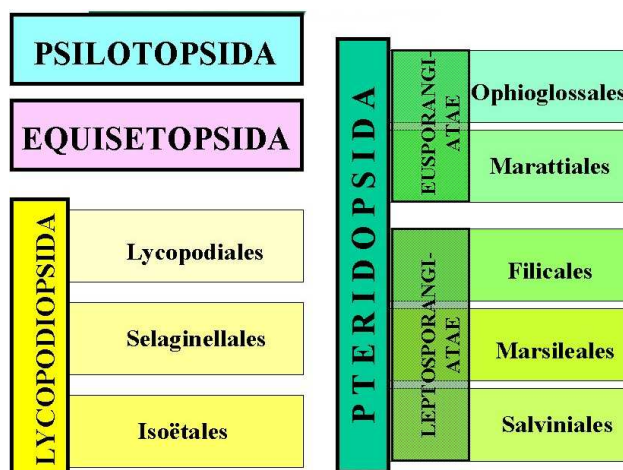
Leptosporangiatae – leptosporangiāto paparžaugu apakšklase

Filicales – paparžu rinda

Marsileales – marsileju rinda

Salviniales – salvīniju rinda

Par paparžaugu sistemātisko dalījumu autoru domas dalās. Daži sistemātiķi paparžaugu klases aplūko kā patstāvīgus nodalījumus. Tomēr attīstības cikla, gametofīta fāzes un vairošanās orgānu lielā savstarpējā līdzība liecina par šo klašu radniecību un dod pamatu apvienojumam vienā nodalījumā.



1. attēls. Paparžaugu (*Pteridophyta*) klasifikācijas shēma.

SPOROFĪTI, SPORANĢIJI

Psilotveidīgie - *Psilotopsida*

Psilotveidīgie ir neliela paparžaugu klase ar senu izcelšanos. **Mūsdienās** pasaulē ir tikai **divas** psilotveidīgo **ģintis**, un **katrā** no tām ir tikai **divas sugas**.

Šie augi ir epifīti uz koku, it īpaši uz kokveidīgo paparžu, stumbriem vai arī aug kā saprofīti uz trūdainas augsnes klinšu spraugās.

Sporofīti ļoti vienkārši būvēti un atgādina agrīnos vaskulāros augus (riniofītus).

No abām ģintīm labāk zināmā ir **psilotu** (*Psilotum*) ģints, kas ir plaši izplatīta abu pusložu tropu un subtropu zemēs. Psilotu ģintī ir divas polimorfās sugas – *Psilotum nudum* (2. att.) un *Psilotum flaccidum*.



2. attēls. Kailais psilots (*Psilotum nudum*).



3. attēls. Tmēsiptera (*Tmesipteris tannensis*) zars.

Psilotum stumbri (līdz 1 m gari) ir vairākkārt dihotomi zaraini. Psilotu stāvās virszemes daļas klāj zvīņveida izaugumi, kas atšķirībā no īstām lapām ir bez vadaudiem^{x1}. Asimilāciju

galvenokārt veic stumbri. *Psilotum flaccidum* stumbrā ir lapu pēdas, kas liecina, ka lapas ir reducētas. Psilotu zvīņveida izaugumiem ir primitīvas atvārsnītes.

Japānā *Psilotum* augstu vērtē kā krāšņumaugu – zināmas atveni 100 šķirnes.

Otra psilotveidīgo ģints ir **tmēsīpteru** (*Tmesipteris*^{xii}) ģints. Šajā ģintī arī ir divas polimorfās sugas – *Tmesipteris tannensis* (3. att.) un *Tmesipteris viellardii*. Šīs sugas aug Austrālijas un Austrumāzijas tropos un subtropos.

Tmēsīpteri ir līdz 40 cm gari, bezzaraini vai reti vienreiz dihotomi zaraini epifīti. Atšķirībā no psilotiem, tmēsīpteriem ir labi izteiktas lapas. Tās ir samērā platas, lancetiskas vai eliptiskas, nolaidenas, ar labi attīstītu dzīslu. Tmēsīpteru lapām (tāpat kā psilotu zvīņveida izaugumiem) ir primitīvas atvārsnītes.

Psilotveidīgajiem **nav sakņu**. Pat embrijiem nav sakņu aizmetņu. Psilotveidīgajiem ir līdz 1 m garš **rizomoīds**, ko klāj rizoīdi, kas izskatās kā sīki matiņi (4. att.). Katrs rizoīds sastāv no 1 – 3 šūnām. Raksturīga mikoriza.

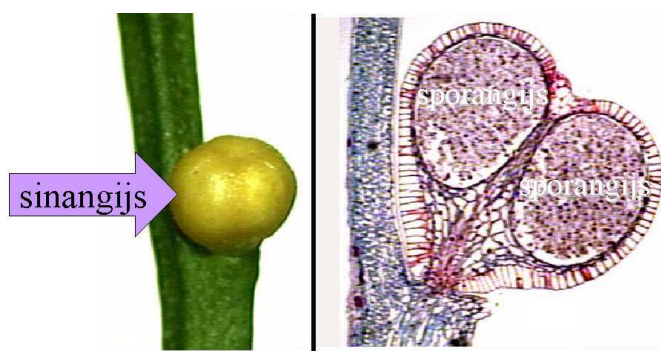
Psilotveidīgo sporangiji ir saauguši pa vairākiem kopā, veidojot **sinangijus**^{xiii}.

Psilotum sinangiji ir ap 2-4 mm diametrā un tajā ir saauguši trīs sporangiji (5. att.). Sinangiji ir izvietoti psilotu zvīņu padusēs. *Tmesipteris* sinangiji ir novietoti lapu padusēs un katrā sinangijā ir saauguši divi sporangiji.

Atšķirībā no *Psilotopsida*, pārējās mūsdienu paparžaugu klasēs apvienotie augi ir tipiski kormofīti ar sakni, stumbru un lapām.



4. attēls. Psilota (*Psilotum* sp.) rizoīds.



5. attēls. Psilota (*Psilotum* sp.) sinangijs.

Staipekņveidīgie – *Lycopodiopsida*

Mūsdienās pasaulē ir ap **1000** staipekņveidīgo sugu. Tās iedala 3 rindās:

1. *Lycopodiales* – staipekņu rinda;
2. *Selaginellales* – selaginellu rinda;
3. *Isoëtales* – ezereņu rinda.

Staipekņveidīgie ir ļoti sens paparžaugu evolūcijas zars – fosīlas sugas ir pazīstamas jau no silūra. Ziedu laikos – karbonā, staipekņveidīgos pārstāvēja gan lakstaugi, gan krūmi, gan arī lieli koki. Mūsdienās staipekņveidīgo klasē ir tikai **lakstaugi**.

Staipekņveidīgo visraksturīgākā iezīme ir **mikrofili**. Tie var būt izvietoti spirāliski, pretēji vai mieturos.

Staipekņu rinda – *Lycopodiales*^{xiv}

Mūsdienās pasaulē ir ap **400** staipekņu rindas sugu. Latvijā aug septiņas sugas.

Daudzas *Lycopodiales* sugas ir **tropu** augi, kas aug uz kokiem kā **epifiti**. Citas staipekņu rindas sugas aug pieplakušas zemei mērenās joslas mežos.

Staipekņu rindā mūsdienās ietilpst mūžzaļi lakstaugi. Tie parasti ir nelieli. No lielākajām sugām ir minama *Lycopodium cernuum*, kuras stāvie stumbri sasniedz 1,5m augstumu. Ložņājošo sugu dzinumi var būt krietni garāki un dažkārt pārsniedz 10 m.



6. attēls. Vāļišu staipekņis (*Lycopodium clavatum*).



7. attēls. Trejvārpu staipekņis (*Diphasiastrum tristachyum*).

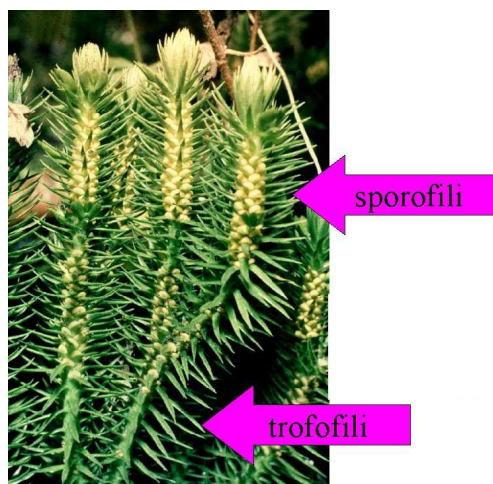
Staipekņu rindas sugu vairumam lapas ir sakārtotas spirāliski (6. att.), bet **plakanstaipekņu** ģints (*Diphasiastrum*) pārstāvjiem lapas ir pretējas, pa pāriem krusteniskas (7. att.).

Staipekņu rindas augiem **sporangiji pa vienam** novietoti lapu padusēs vai uz lapu iekšējās puses (8. att.).

Apdzirām (*Huperzia selago*) sporofili ir zaļi un maz atšķiras no trofofilu (9. att.). Sporofili ir izvietoti starp sterilajām lapām un visbiežāk ir atrodami stumbra vidējā daļā.



8. attēls. Staipekņa sporofils.

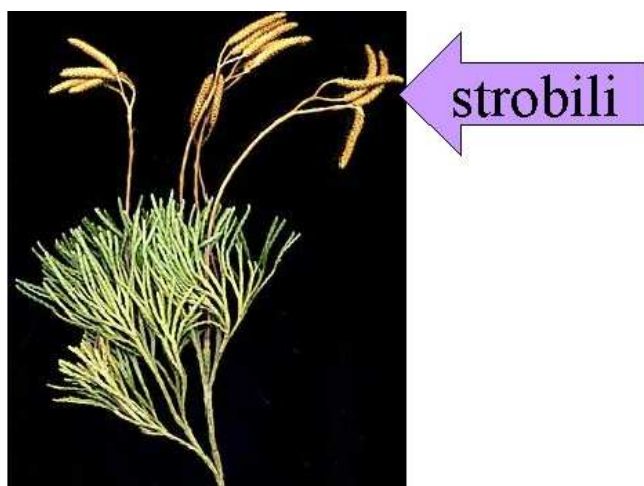


9. attēls. Apdziras (*Huperzia selago*).

Citās ģintīs sporofili ir sakopoti atsevišķi no trofofilu stumbra vai zaru galos īpašos vārpeida sporofilu sastatos – **strobilos**^{xv} (10. att.).

Latvijā visretāk sastopamajai *Lycopodiales* sugai **palu staipeknītīm** (*Lycopodiella inundata*) strobilos sakārtotie sporofili pēc krāsas neatšķiras no trofofilu un sporofilu sastati nav krasi norobežoti no auga sterilās daļas (11. att.).

Citās *Lycopodiales* ģintīs sporofili, atšķirībā no zaļajiem, fotosintezējošajiem trofofilu, ir dzelteni un fotosintēze tajos nenotiek. Sporofilu sastats ir krasi norobežots no auga sterilās daļas.



10. attēls. Strobili.

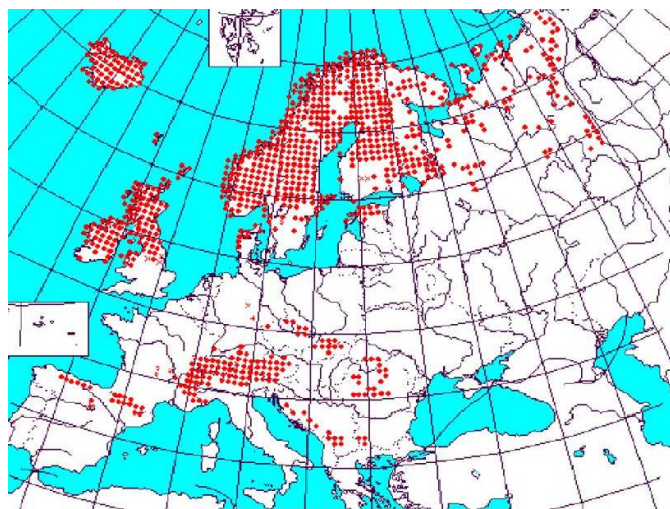


11. attēls. Palu staipeknītis (*Lycopodiella inundata*).

Selaginellu rinda – *Selaginellales*

Selaginellu rindā ir tikai viena – **selaginellu** (*Selaginella*) ģints. Tajā izšķir aptuveni **700 sugas**. Tās galvenokārt var atrast ēnainos tropu mežos un tikai dažas *Selaginella* sugas aug Ziemeļamerikas un Eiropas kalnainos apvidos. Neviena suga nav atrasta Latvijā, kaut gan *Selaginella selaginoides* aug uz ziemeļiem un dienvidiem no Latvijas (12. att.).

Daļa mitro tropisko mežu sugu veido mauriņus, daļa ir kāpelējošas. Tikai nedaudzas sugas ir piemērotas sausām augtēnēm.

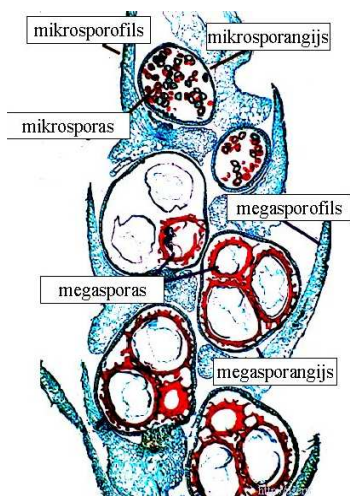


12., 13. attēls. *Selaginella (Selaginella selaginelloides)*.

Selaginellas ārēji ir līdzīgas staipekņiem, bet vēl vairāk atgādina sūnas. K. Linnejs, kurš *Selaginella* ģinti neizdalīja, visas viņam pazīstamās selaginellu sugas uzskatīja par staipekņiem, bet staipekņu ģinti, savukārt, pieskaitīja sūnām.

Selaginellu vairumam (ap 650 sugām) **lapas** ir izvietotas līdzīgi kā plakanstaipekņiem – četrās rindās **dorsoventrāli**: divu (augšējo) rindu lapas ir mazākas, divu (apakšējo) rindu – lielākas (13. att.). Nedaudzām (ap 50) sugām lapas ir spirāliski izkārtotas.

Tāpat kā staipekņiem, selaginellām **sporofili** ir apkopoti **strobilos**. Pati nozīmīgākā atšķirība starp staipekņiem un selaginellām ir tā, ka *Lycopodiales* augi ir homospori, bet *Selaginellales* – **heterospori**. Strobili atrodas sānu zaru galos. Sugu vairumam gan **megasporofili** ar megasporangijiem, gan **mikrosporofili** ar mikrosporangijiem atrodas vienā un tajā pašā strobilā (14. att.).



14. attēls. *Selaginella sp.* strobila garengriezums.

Megasporangiji parasti ir krietni lielāki par mikrosporangijiem. Sugu vairumam megasporangijā izveidojas četras megasporas, bet Dienvidaustrumāzijas *Selaginella monospora* megasporangijā ir tikai viena megaspore. Mikrosporangijā ir daudz mikrosporu.

Selaginellu praktiskā nozīme nav liela. Dažas tropu sugas (*Selaginella martensii*, *S. kraussiana*, *S. cuspidata* u.c.) audzē augu mājās kā krāšņumaugus skaistā, tumšzaļā lapojuma dēļ.

Ezereņu rinda – *Isoëtales*^{xvi}

Mūsdienās rindu pārstāv divas ģintis – ap **60 ezereņu** (*Isoëtes*) **sugas**. Sastopamas visā pasaulē, bet galvenokārt ziemeļu puslodē, retāk tropiskajās zemēs un **divas** Peru augošas ***Stylites* sugas**, kas atrastas samērā nesen (1957. gadā Andos. *Stylites* ir purvu augi bez atvārsnītēm un CO₂ uzņem ar saknēm!)

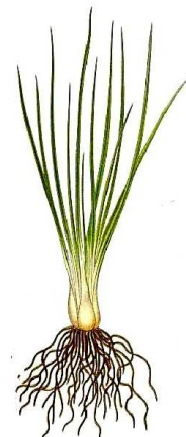
Latvijā oligotrofos ezeros līdz 2 m dziļumam atrodamas divas sugas: **gludsporu ezerene** (*Isoëtes lacustris*) un **dzeloņsporu ezerene** (*Isoëtes echinospora*).

Ezereņu ir gan ūdenī iegrimuši, gan arī mitrās vietās augoši daudzgadīgi lakstaugi, kas var sasniegt lielu vecumu.

Ezereņu rindas augiem ir raksturīga stipri saīsināta centrālā ass. Tās augšdaļa ir lapains stublājs, bet bazālā daļa – **rizofors**^{xvii}, šķērsgriezumā parasti divdaivains vai trīsdaivains (15. att.). Rizofors ir īpatnēji veidots sakneņš, kam ir kambijs, kas sakneņā attīsta sekundāros audus. No rizofora atiet piesaknes. Gan stublāja, gan rizofora daļa uzkrāj barības vielas.

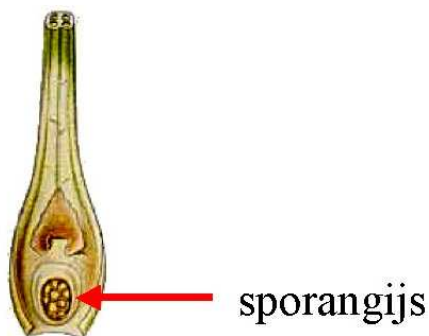


15. attēls. Ezereņu (*Isoëtes duriei*) rizofors.

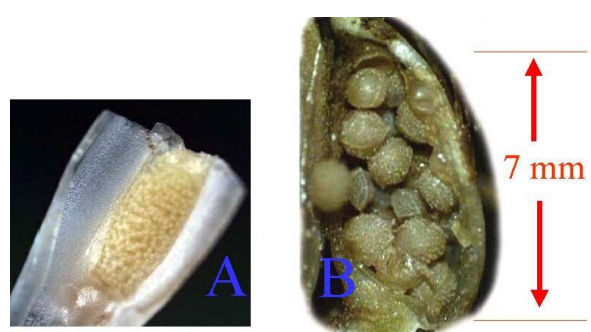


16. attēls. Gludsporu ezerene (*Isoëtes lacustris*).

Ezereņiem ir īlenveida lapas. Parasti tās ir tikai dažus centimetrus garas, bet Japānas ezerenei (*Isoëtes japonica*) sasniedz 1 m garumu. Lapas ir izkārtotas ciešā spirālē un veido rozeti (16. att.). Lapas, izņemot pašas vidējās, veģetācijas perioda beigās atmirst.



17. attēls. Ezereņu sporofila bazālā daļa.



18. attēls. Ezereņu sporangiji.

Katra lapa ir potenciāls sporofils, pie kura pamata var atrasties sporangijs (17. att.). Ezereņu **sporangiji** ir 4-7 mm gari, **vislielākie mūsdienu augu valstī** (18. att.). Uz rozetes ārējām lapām

veidojas megasporangiji, tālāk seko mikrosporofili un tikai pašā rozetes vidū esošās lapas ir sterilas. Atkarībā no sugas, megasporangijos attīstās 50 līdz 2350 megasporas, mikrosporangijos attīstās no vairākiem tūkstošiem līdz miljonam mikrosporu.

Ķīļlapjveidīgie – *Equisetopsida*^{xviii} = *Sphenopsida*^{xix}

Mūsdienās ķīļlapjveidīgo klasi pārstāv tikai viena – kosu (*Equisetum*) ģints. **Pasaulē** ir tikai **32** kosu sugas. **Latvijā** no tām aug **11** sugas.

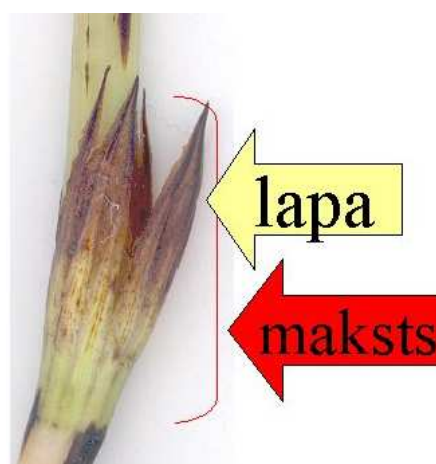
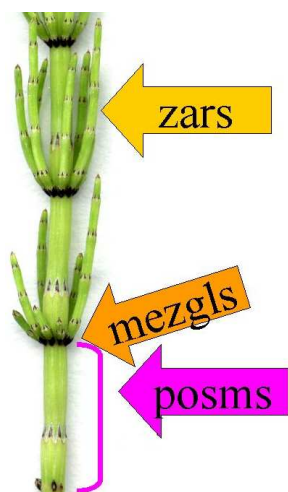
Kosas visbiežāk ir atrodamas **ziemeļu puslodē**, parasti mitrās vietās.

Kosu **praktiskā nozīme** neliela. Tīrumu kosu lieto ārstniecībā. Ziemzaļo kosu izmanto, mazgājot trauku. Dažas sugas (purva, meža, upes, ziemzaļā) ir indīgas un lopbarībā kaitīgas.

Mūsdienās ir izmiruši kokveida ķīļlapjveidīgie. Savulaik tie bija plaši izplatīti. Atsevišķas izmirušās sugas spēja sasniegt pat 15 m garumu un diametrā pārsniedza 0,5m. Tagad klasi pārstāv tikai **lakstaugi**. Sugu vairumam stumbri ir līdz 1 m gari un diametrs 2-5 mm. Lielākā no mūsdienu kosām – *Equisetum giganteum* aug Dienvidamerikā. Tās kāpelējošie stumbri var pārsniegt 10 m garumu, bet stumbru diametrs ir tikai ap 3 cm. Visresnākie stumbri ir Meksikā sastopamajai *Equisetum schaffneri* – tās līdz 2 m augsto stumbru diametrs ir ap 10 cm.

Ķīļlapjveidīgajiem ir raksturīgi dzinumi, ko veido **skaidri izteikti posmi un mezgli** ar **mieturos** izvietotiem zariem (19. att.). Ar šīm pazīmēm recentie ķīļlapjveidīgie un viņu izmirušie radnieki krasi atšķiras no visiem pārējiem embriofītajiem sporaugiem un ārēji drīzāk ir līdzīgi mieturaļģēm, dažiem kailsēkļiem (efedrām) vai pat segsēkļiem (kazuarīnām).

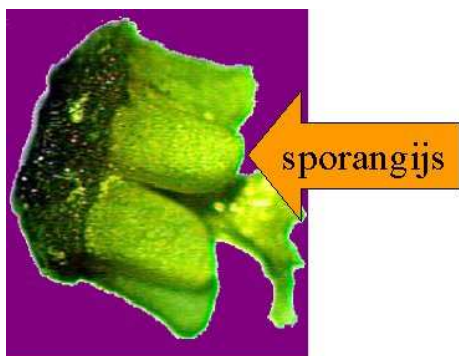
Lapas ir sīkas, zvīņveida, vienkārši veidotas, lielākoties saaugušas stobrveida makstī (20. att.).



19. attēls. Purva kosa (*Equisetum palustre*). 20. attēls. Meža kosa (*Equisetum sylvaticum*).
Kosas ir daudzgadīgi sakneņu augi. Kosām ir divi sakneņu veidi – horizontālie un vertikālie. Horizontālie sakneņi parasti ir resnāki, ar garākiem posmiem; vertikālie – smalkāki un ar īsākiem posmiem. Ar zarojošies horizontālo sakneņu palīdzību (tie atrodas 0,5-2 m dziļumā) kosas iekaro

jaunas teritorijas, bet ar vertikālajiem sakneņiem tās apgūst. Dabā kosas parasti ir atrodamas klonu veidā, kas nereti aizņem dažus desmitus vai pat simtus kvadrātmetru platību.

Kosu sporofili ir sīki, ļoti īpatnēji, vienmēr atšķirīgi no asimilējošām lapām (21. att.). Tie atšķiras arī no visu pārējo augu sporofiliem un tos sauc par **sporangioforiem**. Sporangioforiem ir sešstūrains vairogu veids. Maisveida sporangiji novietoti gar sporangioforu apakšējām malām grupās pa 5-10. Paši sporangiofori vienmēr ir sakārtoti **strobilā** (22. att.).



21. attēls. Kosas sporofils.



22. attēls. Meža kosas (*Equisetum sylvaticum*) strobils.

Dažādām kosu sugām strobili attīstās uz funkcionāli un morfoloģiski atšķirīgiem dzinumiem. Dažām sugām strobili var izveidoties uz visiem virszemes dzinumiem. Šo sugu dzinumi ir daudzgadīgi, ziemzaļi un ļoti cieti. Latvijā šāda suga, piemēram, ir ziemzaļā kosa (*Equisetum hyemale*) (23. att.). Vasarzaļo kosu sugu dzinumi ir relatīvi mīksti. Dažādām sugām sterilie un fertīlie dzinumi var atšķirties dažādā pakāpē. Krasi atšķirīgi pēc morfoloģijas un krāsas sterilie un fertīlie dzinumi ir, piemēram, tūruma kosai (*Equisetum arvense*) (24. att.). Šai sugai agri pavasarī parādās fertīlie dzinumi. Tie ir bez hlorofila, dzeltenīgi brūngani un pēc sporu izbiršanas fertīlie dzinumi atmirst. Sterīlie, zaļie dzinumi izaug nē daudz vēlāk un fotosintezē līdz veģētācijas perioda beigām. Meža kosai (*Equisetum sylvaticum*) un pļavas kosai (*Equisetum pratense*) fertīlie dzinumi parādās agri pavasarī vienlaikus ar sterīlajiem. Abu veidu dzinumi ir zaļi (fotosintezē). Pēc sporu ražošanas (un strobilu atmiršanas) fertīlie dzinumi funkcionē tāpat kā sterīlie un ir no tiem atšķirami pēc dažām morfoloģiskām pazīmēm. Tādām sugām kā purva kosai (*Equisetum palustre*) un upes kosai (*Equisetum fluviatile*) fertīlos dzinumus var atšķirt no sterīlajiem tikai tajā veģētācijas perioda laikā, kad fertīlie dzinumi ir ar strobiliem.



23. attēls. Ziemzaļā kosa (*Equisetum hyemale*).

24. attēls. Tīruma kosa (*Equisetum arvense*).

Paparžveidīgie – Pteridopsida=Filocopsida

Paparžveidīgie ir lielākā mūsdienu vaskulāro sporaugu klase. Tajā ietilpst vairāk nekā **10000 sugu**; **Latvijā – ap 30.**

Paparžveidīgie ir atrodami visās pasaules daļās un klimata joslās. Tos var atrast visdažādākās augtēs, sākot ar tuksnešiem un beidzot ar purviem, ezeriem, rīsa laukiem un sālsūdeni. Tomēr visplašāk to daudzveidība ir vērojama tropu mežos, kur tie lielā daudzumā aug ne tikai uz augsnes zem kokiem, bet ir arī epifīti uz koku stumbriem un zariem.

Sakarā ar piemērošanos tik dažādiem vides apstākļiem paparžveidīgajiem ir izveidojušās ļoti dažādas dzīvības formas un ir vērojama ļoti liela formas, iekšējās uzbūves, fizioloģisko īpatnību un lieluma dažādība. Pēc lieluma paparžveidīgie variē no tropu kokveida papardēm, kas var sasniegt 25 m garumu un 50 cm diametru, līdz sīkiem audziņiem, kuru garums ir tikai daži milimetri.

Gandrīz visiem paparžveidīgajiem sporofīts ir daudzgadīgs un tikai pavisam nedaudzas specializētas formas ir viengadīgas.

Pēc sporangiju veidošanās atšķirībām paparžveidīgo klasē izšķir **divas apakšklases**:

1. Eisporangiāto paparžaugu apakšklasi – *Eusporangiatae*^{xx} un
2. Leptosporangiāto paparžaugu apakšklasi – *Leptosporangiatae*^{xxi}.

Eisporangiāto paparžaugu apakšklasē ietilpst senatnīgākās paparžaugu formas, kam sporangijs attīstās no veselas šūnu grupas un sporangija sienu veido vairākas šūnu kārtas. Filoģenētiski jaunākajām leptosporangiātajām papardēm sporangijs attīstās no vienas šūnas un sporangija apvalku veido viena šūnu kārtā.

Paparžveidīgo klasē ietilpst:

1. *Eusporangiatae* (= *Eufilices*) – eisporangiāto paparžaugu apakšklase
 - Ophioglossales* – čūskmēlīšu rinda
 - Marattiales* – maratiju rinda
2. *Leptosporangiatae* – leptosporangiāto paparžaugu apakšklase
 - Filicales* – paparžu rinda
 - Marsileales* – marsileju rinda
 - Salviniales* – salvīniju rinda

Čūskmēlīšu rinda – *Ophioglossales*^{xxii}

Čūskmēlīšu rindā ir tikai **trīs ģintis**: ķekarpapardes (*Botrychium*), čūskmēlītes (*Ophioglossum*) un tārpvārpes (*Helminthostachys*).

Ķekarpapardes un čūskmēlītes ir ļoti plaši izplatītas visā pasaulē. Turklāt, ķekarpapardes lielākoties ir atrodamas ziemeļu puslodes mērenajā joslā, bet čūskmēlīšu sugu vairums aug tropos. Vienīgā tārpvārpju (*Helminthostachys*) suga ir atrodama austrumu tropu mežos – no Šrilankas un Indijas līdz Taivānai, Jaunkaledonijai un Ziemeļaustrālijai.

Latvijā ir sešas savvaļas čūskmēlīšu rindas **sugas**.

Pēc daudzām īpatnībām šī ir ļoti primitīva paparžaugu grupa un tā, domājams, ir cēlusies no senākajām paleozoja papardēm.

Pēc ārējā izskata, iekšējās uzbūves un arī pēc dažām nozīmīgām bioloģiskām īpatnībām čūskmēlīšu rindas pārstāvji jūtami atšķiras no pārējiem paparžveidīgajiem un ir samērā izolēta augu grupa.

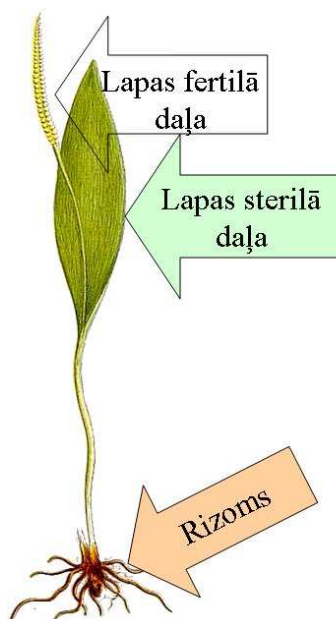
Čūskmēlīšu rindas pārstāvji ir nelieli vai vidēji lieli daudzgadīgi lakstaugi. Dažas tropu sugas ir epifīti. Paši lielākie ir tropu epifīti ir nokarenās čūskmēlītes – *Ophioglossum pendulum*, kā nokarenās lapas dažkārt sasniedz pat 4 m garumu (25. att.). Sīkākie rindas pārstāvji ir tikai dažus centimetrus gari.

Čūskmēlīšu rindas augiem ir raksturīgs daudzgadīgs rizoms (saknenis), kas katru gadu dod tikai vienu lapu. Lapa dalīta divos segmentos – fertilā (dzeltenīgā) un sterilā (zaļā) (26. att.).

Ģintis atšķiras pēc sporangiju novietojuma.

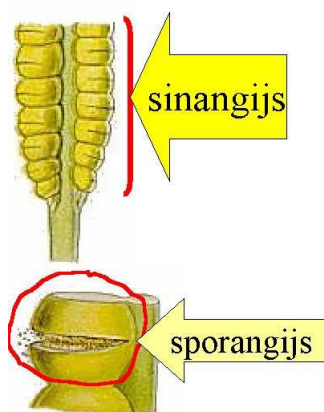


25. attēls. Nokarenā čūskmēlīte (*Ophioglossum pendulum*).



26. attēls. Parastā čūskmēlīte (*Ophioglossum vulgatum*).

Čūskmēlītēm auglīgais segments ir cilindrisks. Sporangiji uz tā ir novietoti divās rindās un veido nelielu vārpveida sastatu. Tie nedaudz iegrimuši vārpiņas asī un ar sāniem saauguši sinangijā (27. att.).



27. attēls. Parastās čūskmēlītes (*Ophioglossum vulgatum*) sporangiju sastats.



28. attēls. Pasmēness ķekarpararde (*Botrychium lunaria*).

Paretam pļavās un krūmājos, sevišķi gar upmalām un mežu tuvumā Latvijā ir atrodama **parastā čūskmēlīte** (*Ophioglossum vulgatum*). Latvijas rietumos tā aug biežāk nekā austrumos.

Ķekarparardēm (*Botrychia*) auglīgais segments ir plūksnaini zarains (28. att.). Sporangiji ar īsiem kātiņiem piestiprināti pie zariņu sāniem un arī galotnē. Ķekarparardes aug sausās smilšainās augsnēs. Latvijā diezgan bieža ir **pasmēness ķekarpararde** (*Botrychium lunaria*), kam ir pusmēnesveida veģetatīvā zara lapiņas. Pārējās četras Latvijas ķekarpararžu sugas ir retas. Visas Latvijas ķekarpararžu sugas bija 2011. gada augs.



29. attēls. Tārpvārpe (*Helminthostachys zeylanica*).

Maratiju rinda – Marattiales



30. attēls. *Psaronius* sp.

Maratiju vairums gadu miljonos izmira un līdz mūsdienām ir saglabājušās tikai septiņas šo dzīvo izrakteņu ģintis un kādas **200 sugas**, kas mūsdienās aug tikai tropos. Pašu senāko eksistējošo paparžaugu titulu viņi attaisno ar retu, citiem paparžaugiem neraksturīgu pazīmju kopu.

Šai rindai piederošie *Angiopteris*, kas aug austrumu puslodes tropos, *Macroglossum* ar divām sugām Kalimantanā un Sumatrā un *Marattia* ar 60 sugām abu pusložu tropos ir pieskaitāmi pašiem lielākajiem paparžaugiem. Šo augu lielumu gan nenosaka stumbrs, bet milzīgās; līdz 6 m garās lapas. Stumbri nav lieli, tie garumā reti sasniedz 1 m, tiem ir bumbuļa veids un tie bieži pa pusei ir apslēpti augsnē.

Lapas parasti ir vairākkārt plūksnaini saliktas un tikai vienai *Danaea* ģints sugai lapas plātne ir vesela. Lapām ir resnas, sulīgas pielapes.

Tārpvārpes (*Helminthostachys zeylanica*) auglīgais zars ir vienkāršs, garš (29. att.). Sporangiji sēdoši vai gandrīz sēdoši, novietoti visapkārt sastata asij. Sporangiju sastats atgādina tārpu.

Ophioglossales augiem katrā sporangijā veidojas ļoti liels (vairāki tūkstoši) sporu skaits. Veģetācijas veidošanā *Ophioglossales* sugām ir **maza nozīme**. Praktiskas nozīmes nav.

Pirmatnēja, galvenokārt karbonā un permā izplatīta augu grupa. Paleozoja ēras akmeņogļu un perma periodā maratiju rindas pārstāvji aizņēma lielas platības un vietām bija dominējošs elements. To slaidie kolonveida stumbri, ko vainagoja milzīgas plūksnainas lapas, pacēlās 10-15 m augstumā. Pārakmeņotās šo paparžu stumbru atliekas, kas pazīstamas ar nosaukumu *Psaronius* (30. att.), tika atrastas akmeņogļu nogulumos visos kontinentos.

Mūsdienu maratiju rindas ģintis ir savstarpēji ļoti atšķirīgas gan pēc sporu veidošanas, gan veģetatīvo orgānu uzbūves. Tas ir tādēļ, ka šie augi ir tikai fragmentāras atliekas no kādreiz lielās un daudzveidīgās paparžaugu grupas.

Angiopteris lapas apakšpusē uz sānu dzīslām, tuvāk lapas malai atrodas eliptiski vai iegareni sori, kuros ir līdz 20 brīvi **sporangiji**, kas izvietoti divās rindās. *Marattia* ģintī, tāpat kā *Angiopteris*, sporangiji ir novietoti gar sānu dzīslām tuvāk lapas malai, bet, atšķirībā no *Angiopteris*, tie ir saauguši lineāros sinangijos. Katri divi, abās pusēs dzīslai esošie sinangiji savukārt savstarpēji saaug. Pēc sporu nobriešanas viss saliktais sinangijs kopīgi atveras.

Marattiales augiem, tāpat kā *Ophioglossales*, katrā sporangijā veidojas vairāki sporu tūkstoši.

Paparžu rinda – Filicales

Rindai pieder vairums tagadējo paparžveidīgo klases pārstāvju – vairāk nekā **9500 sugu**. *Filicales* ļoti lielā formu daudzveidībā ir sastopamas visā pasaulē.

Stumbrs lielākoties nav zarots vai vāji zarots. Parasti lakstaugi, bet ir arī dažas lielas kokveida papardes. Tropos var atrast gan pundursugas, kas ir tikai dažus milimetrus lielas, piemēram, *Trichomanes* sugas (31. att.), gan kokveida sugas, kuru stumbrs sasniedz līdz 25 m garumu un 50 cm diametru. Piemēram, *Cyathea* ir vairāk nekā 20 m gara paparde; lapas tai ir garākas par 5m; stumbra diametrs – ap 30cm, bet augam ir tikai primārie audi (32. att.). Tropu mežos ir daudz liānu un epifītu. Mērenā joslā kokveida paparžu nav.



31. attēls. *Trichomanes reniforme*.



32. attēls. *Cyathea cooperi*.

Papardēm ir raksturīgs **rizoms**. Ērgļpapardēm (*Pteridium*) tas var izaugt pat 40m garš un sasniegt 70 gadu vecumu.

Raksturīgas **lielas lapas**. To veids un lielums dažāds. Lapas ir vien- vai vairākkārt plūksnaini saliktas, arī veselas, dihotomi vai dihopodiāli dalītas u.c.



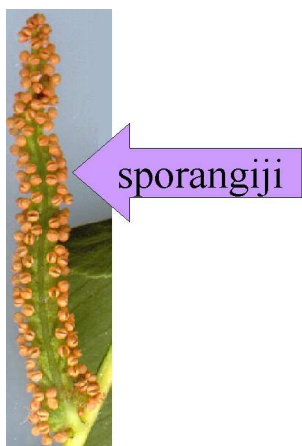
33. attēls. Parastā strauspārde (*Matteuccia struthiopteris*).

Sporofili parasti maz atšķiras no **trofofiliem**. Lapas visbiežāk apvieno gan fotosintēzes, gan reprodukcijas funkcijas. Tomēr dažām sugām ir atšķirīgi sporofili un trofofili, piemēram, tā tas ir parastajai strauspārdei (*Matteuccia struthiopteris*) (33. att.).

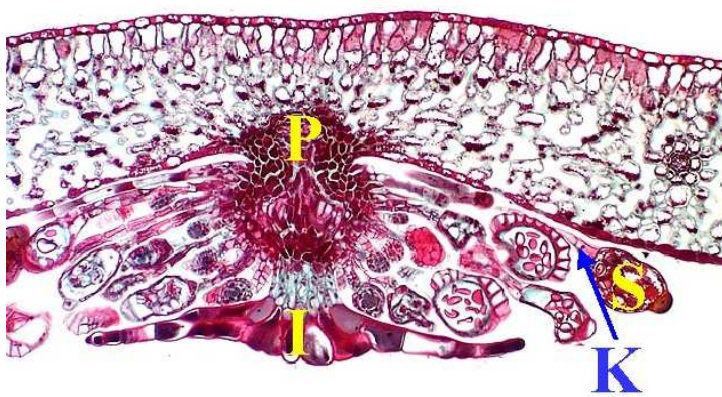
Sporangiji paparžu rindas augiem ir lapu apakšpusē.

Tie veidojas no vienas epidermas šūnas. *Filicales* paparžu vairumam katrā sporangijā visbiežāk veidojas 64 sporas (atgādinājumam: *Ophioglossales* un *Marattiales* katrā sporangijā veidojas vairāki tūkstoši sporu)

Vienas no senākajām recentajām papardēm ir skarupaparžu dzimtā (*Osmundaceae*). Šo paparžu augiem sporangiji lapas apakšpusē ir izvietoti brīvi, pa vienam (34. att.). Kad sporas ir nogatavojušās, tie atveras ar garenisku plaisu.



34. attēls. Karaliskā skarupārde (*Osmunda regalis*).



35. attēls. Sora garen griezumam.

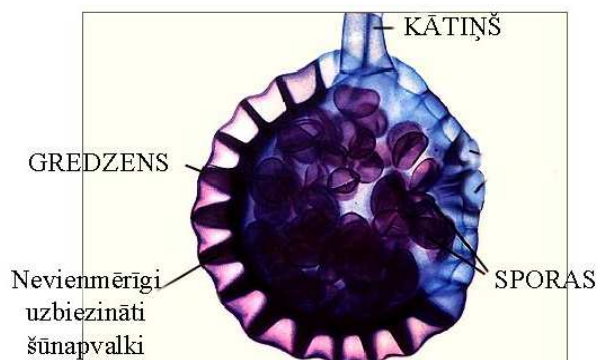
Evolūcijas gaitā papardēm ir izveidojušās īpašas sporangiju kopas – sori. Sors attīstās no speciāla lapas plātnes audu pauguriņa – placentas (P). Katrs sporangijs (S) ir ar kātiņu (K). Daudzām sugām soru pārse dz īpašs plāns lapas plātnes izaugums – plīvurs jeb indūzijs (I).

Tālākās evolūcijas gaitā papardēm ir izveidojušās īpašas sporangiju kopas – **sori**^{xxiii} (35. att.). Sors attīstās no īpaša lapas plātnes audu pauguriņa – placentas^{xxiv}. Katrs sporangijs ir ar kātiņu. Ļoti raksturīgs sporangijam ir gredzens (*annulus*), kas kalpo sporangija atvēršanai un sporu izvaidīšanai (36. att.).

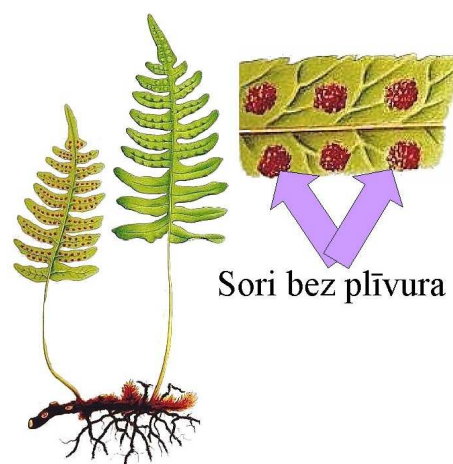
Sori var būt kaili var pārsegti ar plīvuru (indūziju) – speciālu plānu lapas plātnes izaugumu.

Kaili sori ir raksturīgi saldsaknīšu dzimtas (*Polypodiaceae*) pārstāvjiem (37. att.). Latvijā šo dzimtu pārstāv tikai viena suga – parastā saldsaknīte (*Polypodium vulgare*). Tā ir retumis

atrodama visā Latvijas teritorijā uz smilšakmens un dolomīta atsegumiem, skujkoku mežos, upju ielejās, uz laukakmeņiem un akmens žogiem.



36. attēls. Pārpardes sporangijs.



37. attēls. Parastā saldsaknīte (*Polypodium vulgare*).

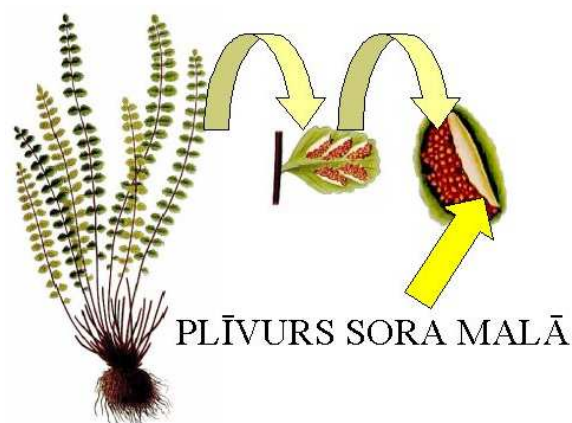
Kaili sori ir arī citu dzimtu pārstāvjiem, piemēram, plūksnainajai plūksnpārpardei (*Phegopteris connectilis*). Šī suga aug visā Latvijas teritorijā, bet ne visai bieži.

Pārpāržu rindas sistēmātikā tiek respektēts sporangiju un plīvuru raksturs un novietojums. Piemēram, ozolpārpāržu ģintī (*Dryopteris*) soru klāj **nierveida plīvurs**. Šī ģints Latvijā ir pārstāvēta ar 7 sugām. No tām izplatītākā ir dzeloņainā ozolpārpārde (*Dryopteris carthusiana*) (38. att.).

Sīkpārpārdēm (*Asplenium*) ir **lineāri vai iegareni sori ar plīvuru**, kas ar vienu malu piestiprināti sāndzīslai, bet otra – brīva (39. att.). Piemēram, mūru sīkpārpārde (*Asplenium ruta-muraria*) aug uz dolomīta atsegumiem upju krastos un uz laukakmens žogiem. Latvijā šī suga ir reta.



38. attēls. Dzeloņainā ozolpārpārde (*Dryopteris carthusiana*).



39. attēls. Plūksnu sīkpārpārde (*Asplenium trichomanes*).

Līdzīgi kā sīkpārpārdēm sori un plīvurs ir izveidoti vārpu ēnpārpardei (*Blechnum spicant*), bet šai pārpārdei sori ir novietoti **paralēli vidusdzīslai** (40. att.).

Visparastākā Latvijas floras pārpārde ir parastā ērgļpārpārde (*Pteridium aquilinum*). Šai sugai **sori ir izvietoti gar lapas malu nepārtrauktā līnijā**, bet plīvurs ir divkāršs (41. att.). Parastā

Ērgļpaparde aug visur, it sevišķi priežu un egļu mežos, bet dažreiz arī ārpus meža, pat ļoti sausā augsnē.



40. attēls. Vārpu ēnpaparde (*Blechnum spicant*).



41. attēls. Ērgļpaparde (*Pteridium aquilinum*).

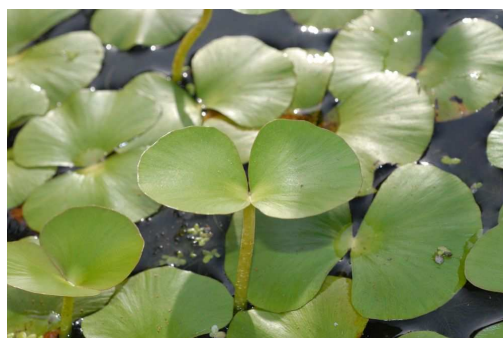
Marsileju rinda – Marsileales

Rindā ir tikai **trīs ģintis** – *Marsilea*, *Pilularia* un *Regnellidium*. Tie ir heterospori purvu un ūdensaugi.

Marsilea ir viena no parastākajām ūdens paparžu ģintīm, kas diezgan plaši ir izplatīta visas pasaules siltajos rajonos, it īpaši Austrālijā un Dienvidāfrikā. Mērenajā joslā sugu nav daudz. Marsilejas ir nelieli lakstaugi. Tām ir tievs, zarojošies sakneņš, kas vai nu ložņā pa augsnes virskārtu, vai nedaudz tajā ir iegremdēts. No sakneņa mezgliem atiet saknes. Lapas ir ar gariem kātiem, kam galā četras lapiņas (42. att.). Lapa ļoti atgādina āboliņa lapas, kādēļ izplatīts nosaukums “ūdens āboliņš”. Marsileju lapām piemīt īpašība, kas nav reta augu valstī, bet ir unikāla papardēm – dienā lapiņas ir atliekušās, bet uz nakti sakļaujas.



42. attēls. Marsileja – *Marsilea* sp.



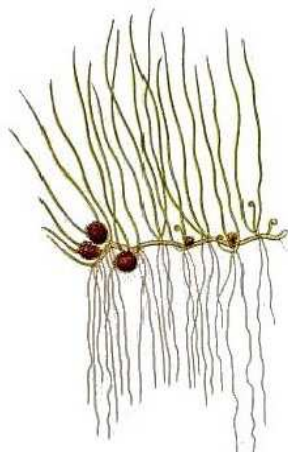
43. attēls. Divlapu regnelīdija (*Regnellidium diphyllum*).

Regnelīdiju – *Regnellidium* ģintī ir tikai viena suga – divlapu regnelīdija – *Regnellidium diphyllum* (43. att.). Galvenā atšķirība no marsilejām – lapām ir tikai divas lapiņas. Šis ir vienīgais “ne-ziedaugs”, kas producē lateksu. Citādi šī paparde atgādina marsilejas. Brazīlijas dienvidu daļa ir vienīgā vieta, kur *Regnellidium* ir saglabājies.

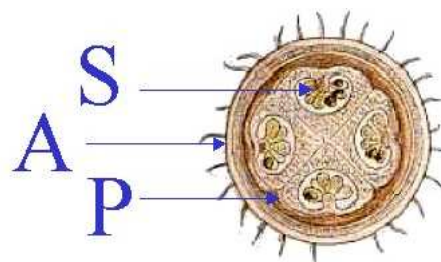
Daudz plašāk ir pārstāvēta trešā – **pilulāriju** – *Pilularia* ģints. Nosaukums no latīņu ”*pilula*”, jo to sīkie sporokarpji atgādina pilulas. Ģintī ir sešas sugas. Atšķirībā no abām pārējām ģintīm, šai

lapas ir lineāras, gandrīz īlenveida, jauno lapu gali ir gliemežveidīgi ieritināti. Pie lapas pamatnes izveidojas niecīgs sporokarpis, katrai lapai – viens. Pilulārijas sastop Eiropā un Ziemeļāfrikā. Latvijā ir augusi lodaugļu pilulārija^{xxv} (*Pilularia globulifera*) (44. att.). Te tā sasniedza areāla austrumu robežu.

Marsileju rindas raksturīgākās īpašības ir **heterosporija** un tas, ka šiem augiem ir īpaši sporas veidojoši orgāni – **sporokarpji**^{xxvi} (45. att.).



44. attēls. Lodaugļu pilulārija (*Pilularia globulifera*).



45. attēls. Pilulārijas sporokarpis. Sporokarpiju ietver apvalks (A). Mikro- un megasporangiji ir apkopoti soros (S). Katru soru aptver plīvurs (P).

Sporokarpji parādās pēc ilgstoša veģetatīvās augšanas perioda. Sporas attīstās mikro- un megasporangijos, kas ir apkopoti soros. Katru soru aptver plīvurs. Sori ir ieslēgti slēgtā tvertnē – sporokarpijā.

Sporokarpjam ir vairāk vai mazāk garš kātiņš, kas atiet no lapas kāta. Jaunie sporokarpji ir mīksti un zaļi, bet nobriestot sporokarpija sieniņa brūnē, kļūst bieza un ļoti cieta un nogatavojušies sporokarpji atgādina mazus riekstiņus.

Megasporangiju un mikrosporangiju skaits un attiecība ir dažāda dažādām sugām. Mikrosporangijā parasti attīstās 64 mikrosporas, bet megasporangijā – viena liela megaspore. Megasporangijā aizmetas daudz megasporu, bet nogatavojas parasti tikai viena.

Sporokarpis ļoti labi pasargā no mehāniskiem bojājumiem un izžūšanas. Tā aizsardzībā sporas izdzīvo pat pēc ilgiem auga herbarizēšanas gadiem. Zināmi gadījumi, kad sporas dīga pat pēc 50 herbārijā pavadītiem gadiem.

Līdzīgi veidoti sporokarpji ir arī abu pārējo ģinšu sugām. Tie ir mazāki nekā marsilejām.

Salvīņuju rinda – *Salviniales*

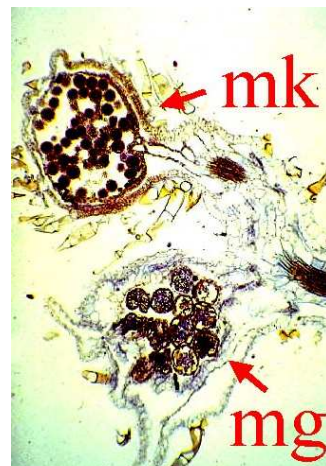
Salvīņuju rindā ietilpst salvīņuju ģints (*Salvinia*) ar 8 sugām. Salvīņijas aug tropos un abu pusložu mērenajā joslā.

Salvīnijas ir brīvi uz ūdens peldošas papardes bez saknēm, ar 10-15cm garu, guļošu stumbru. Lapas pa trīs un veido mieturi – divas peldošas un viena zemūdens. Pēdējās izskatās ļoti līdzīgas saknēm un izpilda to funkcijas (46. att.).

Salvīnijas ir heterosporas. Sori tām ir pušķos vai virknēs uz zemūdens lapu iekšējiem segmentiem. Sorus ieskauj divkārtšs plīvurs. Mikrosporangiji un megasporangiji salvīnijām ir atsevišķos soros (47. att.).

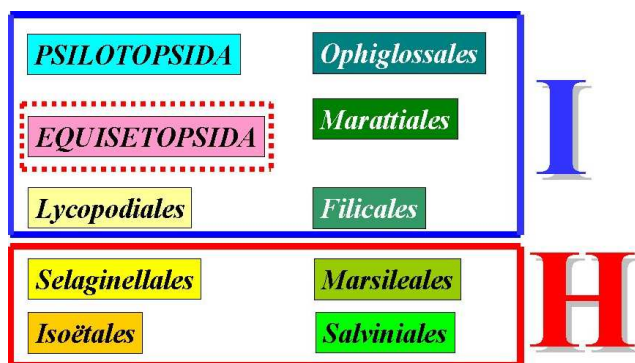


46. attēls. Salvīnija – *Salvinia molesta*. Salvīnijas ir brīvi uz ūdens peldošas papardes bez saknēm, ar 10–15 cm garu, guļošu stublāju. Lapas pa 3 mieturos – divas peldošas (P) un viena – zemūdens (Z). Pēdējās atgādina saknes un izpilda to funkcijas.



47. attēls. Salvīnijas sporangiji.

SPORAS



48. attēls. Paparžaugu (*Pteridophyta*) taksonu sporas.

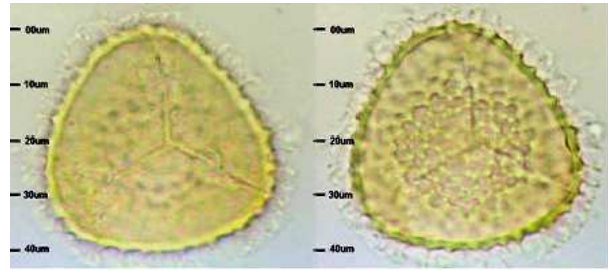
Tāpat kā sūnaugiem, paparžaugu sporodermu veido vairāki labi izšķirami slāņi. To izcelsme un uzbūve ir dažāda. Pats ārējais slānis – perispors, ir raksturīgs daudzu kosu un paparžveidīgo sporām. Tas formējas no struktūrām, kas veidojas sporangija sienīņās vai putekšņu ligzdas šūnās

Nākošos sporodermas slāņus – eksosporu un endosporu veido pašas sporas protoplasts. No sporangija šie slāņi saņem tikai būvmateriālus. Eksospori, tāpat kā perispors, galvenokārt sastāv no sporopolenīna – augstmolekulāras vielas, kas ir viena no izturīgākajām organiskās pasaules vielām. Kosām perispors ir elatēru veidā. Tās veicina sporu izpaltīšanos grupās.

Paparžaugu nodalījumā ir gan izospori, gan heterospori augi (48. att.).



49. attēls. Kailā psilota (*Psilotum nudum*) spora.

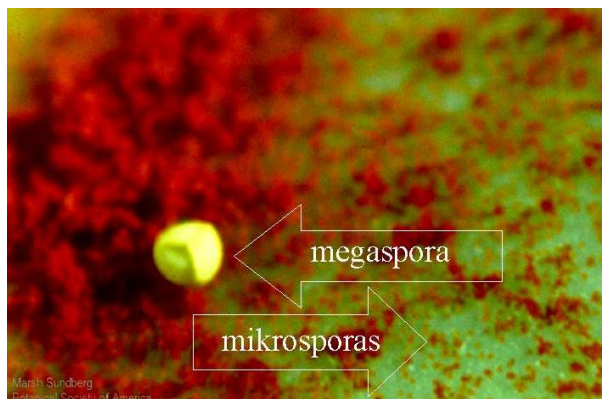


50. attēls. Staipekņa (*Lycopodium fastigiatum*) sporas.

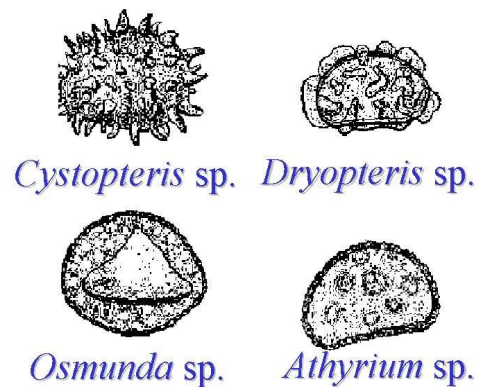
Izospori ir psilotveidīgie (*Psilotopsida*), kosveidīgie (*Equisetopsida*), staipekņu rindas (*Lycopodiales*), eisporangiāto paparžu apakšklases (*Eusporangiatae*) un paparžu rindas (*Filicales*) rindas augi. **Heterospori** ir selaginellu rindas (*Selaginellales*), ezereņu rindas (*Isoëtales*) marsileju rindas (*Marsileales*) un salvīniju rindas (*Salviniales*) augi.

Psilotveidīgo sporas parasti ir nierveida, ar caurspīdīgu apvalku un tām ir tīklveida virsa (49. att.). Staipekņveidīgo sporas ir ļoti sīkas – to diametrs ap 30 μm. Tās ir tetraedālas un to virsa dažādām sugām ir dažādi skulpturēta (50. att.). Arī paparžu rindas sporu skulpturējums var kalpot sugu noteikšanai. Paparžu rindas sporas ir ovālas vai ieapaļas (51. att.).

Heterosporo paparžaugu mikrosporas ir daudzkārt mazākas par megasporām. *Selaginellales* mikrosporu diametrs atkarībā no sugas variē no 20 līdz 100 μm, megasporu – no 100 μm līdz 1,5 mm (52. att.). Sporu virsas skulpturējums ir ļoti dažāds un ir laba diagnostiska pazīme. *Isoëtales* megasporas ir 90 līdz 900 μm diametrā, bet mikrosporas – no 20 līdz 40 μm.



52. attēls. Selaginellas (*Selaginella sp.*) sporas.

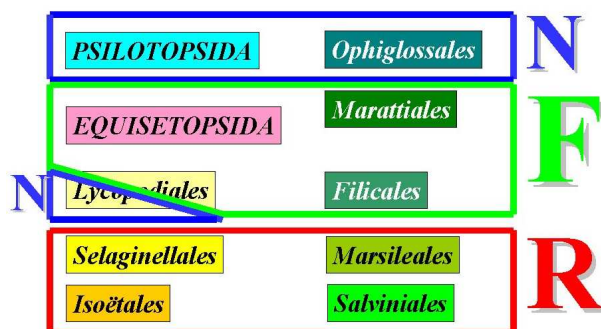


51. attēls. Paparžu rindas (*Filicales*) augu sporas.

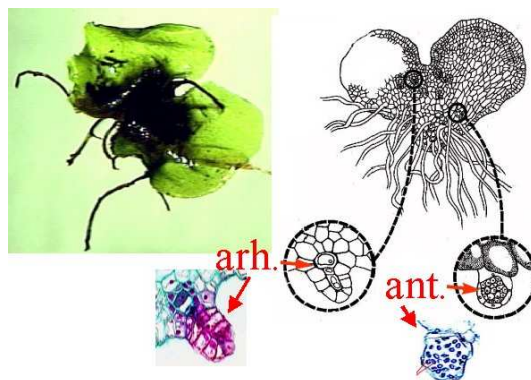
Heterosporajiem paparžaugiem no megasporām attīstās sievišķie protaliji, no mikrosporām – vīrišķie. Izosporajiem paparžaugiem ir vienmājas protaliji. Izņēmums ir kosas. Kosu sporas tikai morfoloģiski ir vienādas. Daudzām kosu sugām sporas atšķiras fizioloģiski vai pat genotipiski. Tādēļ kosas veido gan divmāju, gan vienmājas protalijus. Bieži dzimums ir atkarīgs no vides apstākļiem. Nelabvēlīgos apstākļos vairāk attīstās vīrišķie, labvēlīgos – sievišķie vai divdzimumu protaliji. Dažām sugām dzimums ir genotipiski noteikts, un, neatkarīgi no apstākļiem, veidojas viendzimuma protaliji.

PROTALIJI

Paparžaugu taksoni atšķiras pēc gametofīta – protalija morfoloģijas, fizioloģijas un attīstības (53. att.).

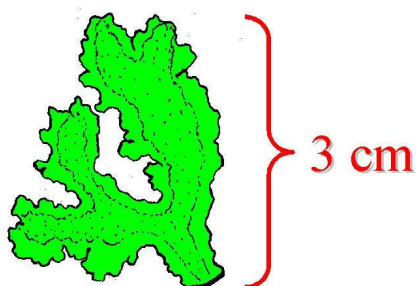


53. attēls. Paparžaugu protaliji.
N – nefotosintezējoši protaliji; **F** – fotosintezējoši protaliji; **R** – reducēti, sporās dīgstοši protaliji.

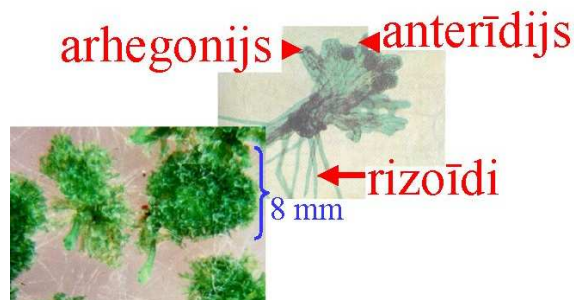


54. attēls. Paparžu rindas (*Filicales*) protalijs.
 Paparžu rindas augiem protalijs ir dorsoventrāla sirdsveida plātnīte. Tā, izņemot centrālo daļu, ir vienu šūnu slāni bieza. Protalija centrālajā daļā izveidojas gan anterīdiji (**ant.**), gan arhegoniji (**arh.**). Gametangiji ir izvīrīti uz āru.

Tikai *Filicales* rindas paparžaugiem sporai dīgstot (kā sūnaugiem) vispirms izveidojas pavedienveida protonēma. Tikai ļoti nedaudzās ģintīs tā ir spēcīgi izveidota^{xxvii}. Parasti protonēma pastāv pavisam īsu laiku un protonēmas pavediena galā sāk dalīties galotnes šūna, kas izveido protaliju – dorsoventrālu sirdsveida plātnīti. Tā, izņemot centrālo daļu, ir vienu šūnu slāni bieza. Protalija centrālajā daļā izveidojas gan anterīdiji, gan arhegoniji. Gametangiji ir izvīrīti uz āru (54. att.).



55. attēls. Maratijas (*Marattia sambricina*) protalijs.

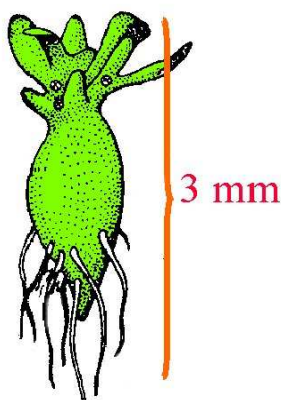


56. attēls. Kosas (*Equisetum sp.*) protalijs.

Maratiju rindā protaliji ir masīvi, sasniedz pat vairāku centimetru garumu, attīstās uz augsnes, satur hlorofilu un atgādina aknu sūnas (55. att.). Šie daudzgadīgie protaliji parasti ir simbiozē ar mikorīzas sēni. Gametangiji maratijām (atšķirībā no *Filicales*) ir iegremdēti laponī.

Neatkarīgi dzīvojoši, fotosintezējoši protaliji ir arī **kosām**. Bet tie nav tik masīvi veidojumi kā maratijām. Kosu protaliji ir zaļas daivainas plātnītes līdz 8 mm diametrā (56. att.).

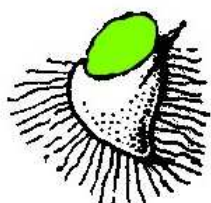
Vislielākā protaliju dažādība ir atrodama **staipekņu rindā**.



57. attēls. Palu staipeknīša (*Lycopodiella inundata*) protalijs.

Primitīvākie ir virszemes protalijs, kas ir raksturīgi galvenokārt tropu epifītiskajām sugām. Tām ir zaļi pavediņveida protalijs, kas stiepjas pa koku mizu. Fotosintezējoši protalijs ir sastopami arī atsevišķām mērenās joslas staipekņu sugām. Piemēram, palu staipeknītim (*Lycopodiella inundata*) ir zaļi, cilindriski vai olveida protalijs ar lapveida daivām galotnē. Tie 2–3 mm gari un tikai ar pašu apakšējo galu ir iegrimuši augsnē (57. att.).

Daudzu *Lycopodiales* sugu gametofīti pilnīgi vai daļai attīstās zemē. Pazemes protalijs, kuru galotne kļūst zaļa, ja nonāk augsnes virspusē ir apdzirām (*Huperzia selago*) (58. att.). Īsti pazemes protalijs bez hlorofila ir raksturīgi pārējām ložņājošajām mērenās joslas staipekņu sugām, piemēram, vāļīšu staipekņim (*Lycopodium clavatum*) (59. att.). Pazemes protalijs ir bumbuļa, burkāna vai cilindra forma, to garums sasniedz 1–2 cm. Šo augu sporas dīgst ļoti ilgi, pat 6–7 gadus. Protalijs aug lēni un nobriest tikai pēc 6–15 gadiem. Kopējais protalijs dzīves ilgums varētu būt ap 20 gadi. Staipekņu protalijs agrā attīstības stadijā, kad tie sastāv tikai no 4 vai 5 šūnām, bazālajā šūnā ieviešas simbiotiska sēne, radot mikorizu. Protalijs barošanā mikorizas sēne ir liela nozīme – ja sēne neieviešas, protalijs darbība izbeidzas.



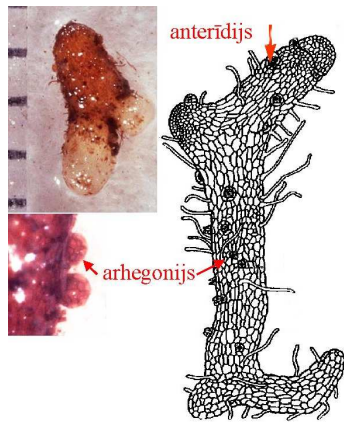
58. attēls. Apdziras (*Huperzia selago*) protalijs.



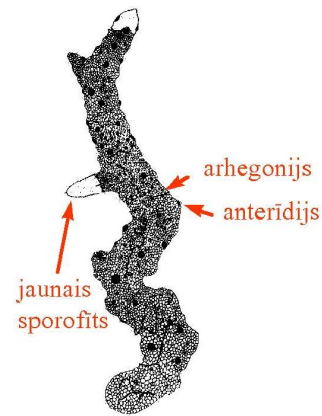
59. attēls. Vāļīšu staipekņa (*Lycopodium clavatum*) protalijs.

Arī **psilotveidīgo** protalijs attīstās augsnē. Tiem nav hlorofila, un tie barojas saprofītiski ar simbiotisku sēņu (fikomicētu) palīdzību. Protalijs ir cilindriski vai tārpeveida, vienreiz vai divreiz dihotomi zaraini lapaņi. Tie ir līdz 1,8 cm gari, bet reti virs 2 mm diametrā (60. att.). Augsnē šie protalijs nostiprinās ar vienschūnas rizoīdiem. Iekšējā protalijs diferenciācija ir vāja.

Lielāki pazemes protalijs ir **čūskmēlišu rindas** paparžaugiem. Tie ir daudzgadīgi, barojas saprofītiski ar simbiotisku sēņu palīdzību. Šiem protalijs ir cilindriskā forma, dažkārt tie zarojas. Šie veidojumi sasniedz līdz 5 cm garumu un to diametrs ir līdz 6 mm (61. att.). Protalijs daļās, kas nonāk virs zemes, var attīstīties arī neliels hlorofila daudzums un tad protalijs var baroties autotrofi. Pēdējais liecina, ka *Ophioglossales* pazemes gametofīti evolūcijas procesā varētu būt attīstījušies no zaļiem virszemes gametofītiem.

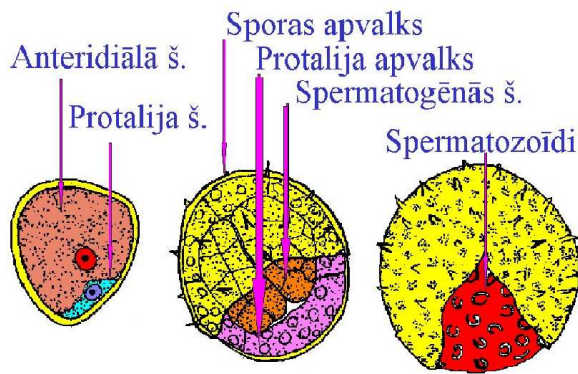


60. attēls. Psilota (*Psilotum triquetrum*) protalijs.



61. attēls. Parastās čuskmēlītes (*Ophioglossum vulgatum*) protalijs.

Visiem heterosporajiem paparžaugiem (*Isoëtales*, *Selaginellales*, *Marsileales*, *Salviniales*) protaliji **nav fotosintezējoši**. Visiem heterosporajiem paparžaugiem ir notikusi **gametofītu redukcija**. Gan vīrišķie gametofīti – mikroprotaliji, gan sievišķie gametofīti – megaprotaliji attīstības laikā nezaudē sporas apvalku.



62. attēls. Selaginellas (*Selaginella palescens*) mikroprotalijs.

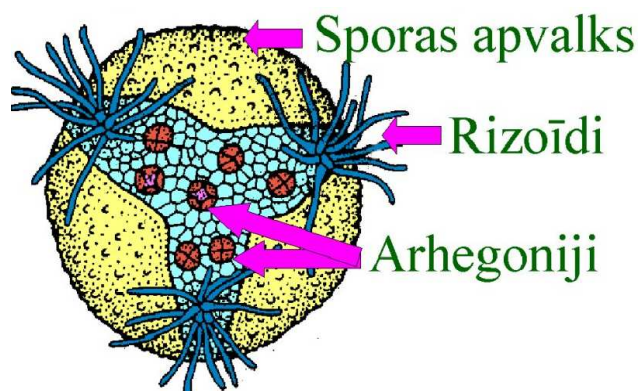
Mikroprotaliji ir īpaši spēcīgi reducēti. Par šo redukciju var pārliecināties, izsekojot selaginellu mikrogametofītu attīstībai (62. att.). Selaginellu sporas šūna vispirms sadalās mazā lēcveida periferālā protalija šūnā un lielā anteridiālā šūnā. Protalija šūna ir vienīgais, kas palicis pāri no protalija veģetatīvā ķermeņa. Anteridiālā šūna daloties veido apvalku un 2-

4 primārās spermatogēnās šūnas. No tām izveidojas 128-256 spermatozoīdi. Tad, kad spermatozoīdi ir pilnīgi izveidojušies, pārplīst mikrosporas apvalki un spermatozoīdi tiek atbrīvoti. Brīdis, kad mikrosporas izsējas ir dažāds dažādām sugām.

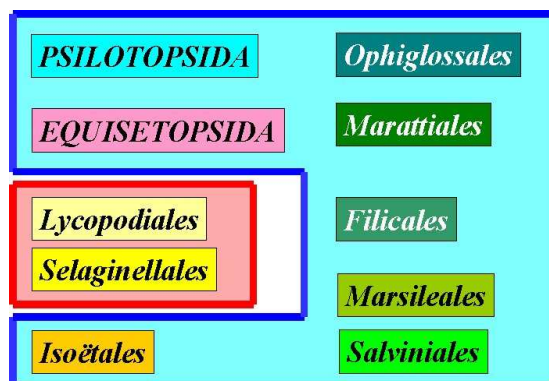
Citiem heterosporajiem paparžaugiem mikrogametofīti attīstās līdzīgi, atšķiroties atsevišķās niansēs.

Sievišķie gametofīti ir mazāk reducēti par vīrišķajiem. Tomēr arī tie attīstās megasporas apvalka ietvaros. Kā piemērs atkal var kalpot selaginellu megagametofītu attīstība (63. att.). Sākotnēji selaginellas megasporai ir liela vakuola, ko ietver plāns citoplazmas slānis. Vienīgais kodols dalās bez citokinēzes, palielinās citoplazmas daudzums. Tas atkārtojas un izveidojas daudzkodolu šūna. Seko pakāpeniska citokinēze. Gametofīta apikālās šūnas no pārējām nepilnīgi nodala diafragma. Beidzot, gametofīta spiediena rezultātā apvalka trīsstarainās vadziņas rajonā megasporas apvalks pārplīst. Plīsuma vietā attīstās vairāki **arhegoniji**. Ja gametofīts nonāk uz

zemes, tas attīsta rizoīdus (izveido trīs rizoīdu pušķus, kas noder ūdens noturēšanai ap megasporu). Ja megaprotalijs nonāk gaismā, tas var izveidot arī hloroplastus.



63. attēls. Selaginellas (*Selaginella martensii*) megaprotalijs.



64. attēls. Paparžaugu spermatozoīdi.

Pārējo heterosporo paparžaugu megaprotaliju attīstība ir līdzīga, atšķiras, protams, atsevišķās niansēs. Piemēram, salvīnijas megaprotalijā attīstās divi arhegoniji, bet marsilejas – tikai viens.

Isoëtales sporas sāk attīstīties par gametofītiem pēc izbiršanas no sporangija. Bet *Selaginellales* savā evolūcijā ir gājusi tālāk. Daudzām sugām mikro- un megasporas sāk tālāko attīstību jau **sporangijā**.

Dažām sugām (*Selaginella apus*, *S. rupestris*) megasporas pirms apaugļošanās no megasporangijiem **neizbirst** (tiesa, strobils šajā laikā jau var būt no mātes auga nokritis un gulēt uz zemes). Vējš mikrosporas pārnes uz megasporangiju (**appute**) un apaugļošanās notiek uz mātesauga.

Megaspora no mātesauga nokrīt ar attīstījušos embriju. Šī parādība ir **ļoti līdzīga sēklaugu sēklu attīstībai**, kur apaugļošanās notiek sēklaizmetnī (megasporangijā) un no mātesauga izplatās sēklas ar dīgli (jaunu sporofītu).

SPERMATOZOĪDI

Tikai staipekņu (*Lycopodiales*) un selaginellu rindas augiem (gluži kā sūnaugiem) ir divvicu spermatozoīdi. Pārējiem paparžaugiem ir daudzvicu spermatozoīdi (64. att.).

ⁱ No *σπορά* [*sporá*] – sēkla un *φύλλον*[*phýllon*] – lapa.

ⁱⁱ No *τροφή* [*trophē*] – barošanās un *φύλλον*[*phýllon*] – lapa.

ⁱⁱⁱ No *περί* [*perí*] – ap un *σπορά* [*sporá*] – sēkla.

^{iv} No *ἰσοῦσος* – vienāds un *σπορά* [*sporá*] – sēkla.

^v No *ομός*[*homós*] – tas pats.

^{vi} No *ἕτερος*[*héteros*] – cits.

^{vii} No *μέγας* [*mégas*] – liels.

-
- ^{viii} No μακρός[*makrós*] – liels.
- ^{ix} No μικρός[*mikrós*] – mazs.
- ^x No προ[*pro*] – pirms un θαλλός [*thallós*] – dzinums.
- ^{xi} No tā, ka šiem augiem nav īstu lapu un tie izskatās “kaili”, cēlies ģints latīņu nosaukums: ψιλός [*psilós*] – kails.
- ^{xii} No τμήσις[*tmēsis*] – griešana un πτερόν [*pterón*] spalva.
- ^{xiii} No συν[*syn*] – kopā, kop- un αγγέιον[*angéion*] – trauks.
- ^{xiv} No λύκος[*lýkos*] – vilks un πούς→ποδός [*poýs →podós*] – kāja →kājas.
- ^{xv} No στρόβιλος[*stróbilos*] – vārpsta.
- ^{xvi} No ίσος[*ísos*] – vienāds un έ έ έ έ [έτος] – gads. Nosaukums norāda, ka augs visu gadu izskatās vienādi.
- ^{xvii} No ρίζα[*rhíza*] – sakne un φορέω[*phoréō*] – nest.
- ^{xviii} No latīņu *equus* – zirgs un *seta* – sars. Kosas ar vārdu “*Equisetum*” apzīmēja Plīnijs Vecākais, jo viņam šie augi atgādināja zirga asti.
- ^{xix} No σφην [*sphēn*] – ķīlis. Klases nosaukums cēlies no izmirušās ķīļlapju jeb sfenofīļu rindas, kuras pārstāvjiem bija izteikti ķīļveidīgas lapas.
- ^{xx} No ηυ[*eu*] – īsts, labs, pareizs.
- ^{xxi} No λεπτός[*leptós*] – plāns, smalks.
- ^{xxii} No όφης[*óphis*] – čūska un γλώσσα[*glōssa*] – mēle.
- ^{xxiii} No σωρός[*sōrós*] – kaudze.
- ^{xxiv} No latīņu *placenta* – rausis, plācenis.
- ^{xxv} Latvijā pirmoreiz konstatēta 18. gs. Aiviekstes palienē (Fischer, 1784). Otrreiz konstatēta 1901. gadā Rīgā, Daugavas krastā augšpus dzelzceļa tilta. Kopš 20. gs. sākuma suga Latvijā vairs nav atrasta.
- ^{xxvi} No καρρός[*karpós*] – auglis.
- ^{xxvii} Spēcīgi izveidota protonēma ir, piemēram, *Trichomanes* un *Schizea* ģintīs. Uz protonēmas zariem šeit attīstas gametangiji.