

Адаптации эпилитных папоротников на разных уровнях структурной организации

Н. М. ДЕРЖАВИНА

Орловский государственный университет
302026, Орел, ул. Комсомольская, 95
E-mail: d-nm@mail.ru

Статья поступила 05.04.2014

Принята к печати 25.04.2014

АННОТАЦИЯ

На основе исследования эпилитных папоротников, а также с учетом литературных данных выявлены адаптивные стратегии их спорофитов. Проведен комплексный анализ фотосинтетического аппарата растений на разных уровнях его организации: а) вайи, б) клеток мезофилла, в) пластидного аппарата. У спорофитов на разных уровнях организации охарактеризованы адаптации к условиям обитания. По степени специализированности к эпилитному образу жизни выделены два морфофункциональных (МФТ) и два физиологофункциональных типа (ФФТ) папоротников, отражающие особенности приспособления их жизненных форм к условиям обитания в конкретных биомах.

Ключевые слова: платилитофиты, хазмофиты, нанизм, геофитизация, пойкилогидричность.

За последние годы в эволюционной морфологии и экологии растений достигнуты значительные успехи в разработке основных направлений адаптиогенеза растений в пределах разнообразных таксонов. В сфере интересов ученых постоянно находятся адаптации систем разного ранга: от популяций до клеток. Однако это касается в основном семенных (преимущественно цветковых) растений. Высшие же споровые растения в этом аспекте, как правило, либо выпадают из поля зрения ботаников, либо вопросами их адаптиогенеза занимаются сравнительно немногие ученые, главным образом зарубежные [Kornaś, 1977; Lovis, 1977; Paqe, 2002; и др.]. В общих сводках по Pteridophyta [Bower, 1923; Verdoorn, 1938; Ogura, 1972; Mehltreter, 2008; Mehlterter et al., 2010; и др.], монографиях

родов папоротников [Hennipman, 1977; Novensamp, 1986; и др.] можно найти характеристики адаптивных особенностей некоторых видов папоротников. Таким образом, в литературе почти не представлены работы, посвященные исследованию основных модусов адаптиогенеза двух фаз цикла воспроизведения папоротников, т. е. спорофитов и гаметофитов.

Дожившие до наших дней Pteridophyta благодаря адаптивной радиации освоили различные среды обитания, обладающие определенным комплексом экологических условий, и заполнили многие экологические ниши. Некоторые папоротники заселили каменистые субстраты, и, хотя большинство эпилитов приурочено к лесам тропического, субтропического и умеренного климатов, ряд

видов распространен далеко за границу лесов как в высотном направлении, так и в широтном. При этом они демонстрируют большой диапазон структурных, функциональных и других особенностей.

В этой связи представляет несомненный интерес проблема “экологического оппортунизма” папоротников [Rothwell, 1996] и анализ соответствия их адаптаций современным условиям обитания.

Цель работы – на основе собственных данных и литературных сведений выявить адаптивные стратегии и общие тенденции адаптиогенеза спорофитов папоротников-эпилитов на разных уровнях их организации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для решения поставленной цели материал собран в разных ботанико-географических регионах России и за ее пределами маршрутно-экспедиционным и стационарным методами. Использованы также растения фондовых оранжерей и гербариев.

Представители изученных семейств подобраны с таким расчетом, чтобы отразить многообразие групп папоротников, живущих в разных экологических условиях и демонстрирующих различные адаптивные стратегии.

Исследованы следующие виды папоротников: Polypodiaceae – *Polypodium vulgare* L., *P. australe* Fee, *P. sibiricum* Sipl., *P. fauriei* Christ, *Lepisorus ussuriensis* (Regel et Maack) Ching, *L. thunbergianus* Kaulf. (Ching), *Lemnaphyllum microphyllum* C. Presl., *Pyrrosia petiolosa* (Christ et Baroni) Ching, *P. longifolia* (N. L. Burm.) Morton, *Microgramma vacciniifolia* (Lansd & Fisch) Cop., *M. piloselloides* (L.) Copel, *M. lycopodioides* (L.) Copel; Aspleniaceae – *Phyllitis scolopendrium* (L.) Newm., *Asplenium septentrionale* (L.) Hoffm., *A. trichomanes* L., *A. ruta-muraria* L., *A. adiantum-nigrum* L., *Ceterach officinarum* Willd.; Woodsiaceae – *Woodsia glabella* R. Br.; Adiantaceae: *Adiantum capillus-veneris* L.; Dryopteridaceae – *Cyrtomium falcatum* (L. fil.) C. Presl.; Synopteridaceae – *Aleuritopteris argentea* (S. G. Gmel) Fee; Hymenophyllaceae – *Crepidomanes latealatum* (v.d. Bosch) Copel.

Анализ объектов проведен на организменном, органно-тканевом и клеточном уровнях.

Для изучения объектов на организменном уровне, требующем характеристики биоморф папоротников, использована морфо-экологическая методика И. Г. Серебрякова [1962, 1964], Т. И. Серебряковой [1972] и синтетическая, объединяющая разные классификационные принципы, предложенная Н. И. Шориной [1994]. Вслед за А. П. Хохряковым [1979], Н. И. Шориной [1994] различаем папоротники вертикальнорозеточные, восходящерозеточные, косорозеточные. Во всех этих вариантах расположение ваий спиральное. Диффуздорозеточными [Шорина, 1994] называем папоротники, у которых ваии расположены в двух параллельных ортостихах на верхней стороне дорсивентральных ризомов. Диффуздорозеточные биоморфы легко переходят в безрозеточные и наоборот.

Для исследования объектов на органно-тканевом и клеточном уровнях впервые для папоротников применена методика анализа фотосинтетического аппарата растений, предложенная А. Т. Мокроносовым [Мокроносов, Борзенкова, 1978]. Методика включает комплексный анализ фотосинтетического аппарата растений на разных уровнях его организации: а) ваии, б) клеток мезофилла, в) пластидного аппарата. Она позволила провести гистологический обзор ваий и выделить их структурные типы. Изучались следующие параметры ваий: тип мезофилла, число его слоев; тип ваии в связи с распределением устьиц; тип устьичного аппарата и число устьиц на 1 мм² площади ваии; встречаемость волокон склеренхимы; особенности жилкования; тип черешка и др. В результате исследования получены показатели: удельная поверхностная плотность ваии (УППВ), количество клеток на единицу площади ваии, число хлоропластов в одной клетке и др. Кроме этого привлекался анализ наиболее ярких функциональных особенностей изученных папоротников.

Единицы измерения приведены в международной системе СИ. В таблице даны средние арифметические значения.

Срезы ваий, черешков и ризомов сделаны по общепринятой методике, а также с помощью замораживающего микротомы, и изучены методом световой микроскопии. Поверхность ваий рассмотрена на сканирующем микроскопе JEOL JSM 35С (Япония).

Средние арифметические значения основных показателей структуры фотосинтетического аппарата у модельных видов папоротников-эпилитов

Вид	экологические группы*, структурные типы вайй**	Показатель						число клеток в единице площади, тыс./м ²
		площадь вайи, м ²	толщина вайи, м	удельная поверхность вайи, кг/м ² (УПШВ)	объем 1 клетки, тыс./м ³	удельная поверхность вайи, кг/м ² (УПШВ)	объем 1 клетки, тыс./м ³	
<i>Phyllitis scolopendrium</i>	М, тип II	$83,76 \cdot 10^{-4}$	$3,571 \cdot 10^{-4}$	34,66	э***	Г	$59,6 \cdot 10^{-4}$	
<i>Ceterach officinarum</i>	СК, п, тип III	$16,66 \cdot 10^{-4}$	$4,454 \cdot 10^{-4}$	104,00	П	Г	П Г	
<i>Aleuritopteris argentea</i>	СК п, тип III	$3,86 \cdot 10^{-4}$	$2,438 \cdot 10^{-4}$	78,74	—	—	$115,8 \cdot 10^{-4}$	
<i>Adiantum capillus-veneris</i>	Г, тип I	$51,16 \cdot 10^{-4}$	$1,355 \cdot 10^{-4}$	10,66	э	Г	э Г	
<i>Asplenium trichomanes</i>	М, тип II	$10,26 \cdot 10^{-4}$	$2,068 \cdot 10^{-4}$	32,00		$31,6 \cdot 10^{-18}$	$54,46 \cdot 10^{-4}$	
<i>Asplenium adiantum-nigrum</i>	М, тип II	$33,86 \cdot 10^{-4}$	$2,880 \cdot 10^{-4}$	43,75		$22,7 \cdot 10^{-18}$	$112,96 \cdot 10^{-4}$	
<i>Crepidomanes lateolatum</i>	Г, п, тип I	$11,56 \cdot 10^{-4}$	$0,69 \cdot 10^{-4}$	7,41		$24,2 \cdot 10^{-18}$	$16,96 \cdot 10^{-4}$	
<i>Lepisorus thunbergianus</i>	СК, тип III	$4,96 \cdot 10^{-4}$	$5,202 \cdot 10^{-4}$	77,33	П	Г	П Г	
<i>Pyrrosia petiolosa</i>	СК п, тип III	$8,256 \cdot 10^{-4}$	$5,566 \cdot 10^{-4}$	120,00		$45,0 \cdot 10^{-18}$	$44,16 \cdot 10^{-4}$	
<i>Pyrrosia longifolia</i>	СС, тип IV	$9,76 \cdot 10^{-4}$	$16,5 \cdot 10^{-4}$	120,00		$39,0 \cdot 10^{-18}$	$74,56 \cdot 10^{-4}$	
<i>Lemmingsia microphyllum</i>	СС, тип IV	$1,16 \cdot 10^{-4}$	$5,879 \cdot 10^{-4}$	42,66	—	$386,4 \cdot 10^{-18}$	$47,46 \cdot 10^{-4}$	

Примечание. Прочерк — отсутствие достоверных данных. *М — мезофит, СК — субксерофит (п) пойкилогидричный, СС — субскукулент, Г — гидрофит (п) пойкилогидричный. **Г, П, III, IV — структурные типы вайи. ***Ткани: э — эпидерма, п — палисадная, г — губчатая. Подчеркнуты максимальные и минимальные значения показателей у исследованных видов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Адаптации папоротников к условиям обитания на каменистых субстратах складывались под влиянием комплекса абиотических и биотических факторов среды и наследственной природы этих растений. Наиболее ярко адаптационные черты проявляются в экстремальных условиях обитания. Речь идет, прежде всего, о папоротниках высокогорий, а также обитателях сухих открытых скал. У них есть общие адаптивные черты и существенные различия как структурных, так и функциональных и др. характеристик, проявляющиеся на разных уровнях их организации.

На организменном уровне одна из главных адаптивных черт, объединяющих эти группы, это – нанизм (виды родов *Woodsia*, *Aleuritopteris*, *Ceterach*, *Asplenium* и др.). Убывание размеров касается как проникших в Арктику растений, так и поднимающихся в высокогорья [Мазуренко, 1986]. Так, по нашим наблюдениям, вайи *Polypodium vulgare* – обитателя открытых скал верхнего лесного или субальпийского поясов в Западном Закавказье и Абхазии – имели в 2 раза меньшие размеры, чем у живущих в нижнем и среднем лесных поясах экземпляров.

Как известно, нанизму способствует сильный свет (ультрафиолетовый), препятствующий вытягиванию междоузлий. При этом формируются световые листья с утолщенной пластинкой, которые мало проницаемы для солнечной радиации. Поверхностный рост пластинок у цветковых (рост клеток растяжением) при этом отстает, отсюда микрофиллия как у обитателей сухих освещенных скал [Горышина, 1989]. У папоротников, как известно, поверхностный и интеркалярный рост вайи не обнаружен, и в экстремальных условиях пластинки вайи уменьшают размеры за счет ограничения верхушечного и краевого роста. Минимальная же толщина пластинок вайи адаптивна в сильно затененных местах и позволяет эффективно усваивать свет низкой интенсивности.

Низкорослость высокогорных растений объясняют также помимо специфики состава солнечного света в горах, богатого ультрафиолетом, пониженностью температуры, затрудняющей корневое питание растений,

а также уменьшением энергетических ресурсов в связи с сокращением вегетационного периода, особенно у арктических растений. Преимущества низкорослости этих растений видят в возможности занять более теплую приземную экологическую нишу, в которой легко укрыться под снегом, в моховом покрове, либо щелях и углублениях между камнями, либо “уйти” от избыточного освещения и перегрева [Мазуренко, 1986].

Еще один важный адаптивный механизм – тенденция к разнообразным укрытиям у папоротников высоких широт. Она нашла свое отражение в бриофилии (термин М. Т. Мазуренко и А. П. Хохрякова [1989]). Однако папоротников облигатных бриофилов много и в горных лесах пояса туманов в тропиках и субтропиках (*Hymenophyllaceae*, *Grammitidaceae*, *Polypodiaceae* s. str.). Вполне возможно, что обитание спорофитов папоротников в моховых синузиях обеспечило им синэкологический оптимум, который в какой-то мере снял прессинг со стороны других конкурентов, прежде всего цветковых растений. Эти адаптации могли быть связаны с рядом биологических причин: помимо дополнительной защиты моховой покров способствовал сохранению влаги в условиях ее нехватки, возможно, удерживанию и накоплению гумуса, благоприятствовал прорастанию спор. Словом, большинство высокогорных и арктических папоротников должны быть бриофилами и хазмофитами.

Что же касается гаметофитов папоротников, то при заселении первичных субстратов они являются злостными конкурентами гаметофитов мхов, особенно находящихся на стадии протонемы. Однако отношения спорофитов папоротников и взрослых мхов приближаются к комменсализму и даже мутуализму.

В большинстве случаев у этих видов складывается адаптивный тип онтогенеза, и миниатюризация происходит, как правило, на основе педоморфоза: 1) прогенеза, когда ускоряется наступление репродуктивного периода и спороношение наблюдается у растений имматурного или ювенильного облика (*Asplenium ruta-muraria*), 2) неотении – когда темпы онтогенеза замедляются, соматическое развитие задерживается, сокращается фотосинтетическая поверхность (*Asplenium septentrionale*) [Шорина, Силантьева, 1998].

Редуцирующее действие экстремальной внешней среды в какой-то мере компенсируется у скальных папоротников процессами полимеризации, которые выразились, прежде всего, в формировании дерновинной жизненной формы (виды *Woodsia*, *Asplenium*, *Aleuritopteris*). Термин “дерновина” применительно к папоротникам весьма условен и предложен А. П. Хохряковым [1979] по принципу внешнего сходства плотного расположения вай папоротников с плотным расположением побегов у цветковых. Помимо увеличения числа верхушечных почек, обильного ветвления ризомов и плотного расположения вай, для этих папоротников характерны долго сохраняющиеся черешки отмерших вай. Эти компактные образования защищают почки от иссушающего воздействия холодных ветров, высоких температур, избыточной инсоляции и транспирации. Густая “щетка” черешков удерживает опавшие вайи, частицы мелкозема и др., препятствуя выдуванию их ветром. Накопившийся гумус может служить также дополнительной защитой для почек и способствовать геофитизации – погружению папоротников в субстрат при формировании эпигеогенных ризомов. По мнению М. Т. Мазуренко [1986], “арктические и арктоальпийские папоротникообразные представляют собой геофитизированные дерновинные растения”, прячущиеся либо в расселинах скал, либо под слоем щебня.

Органно-тканевой уровень. Как уже отмечено, миниатюрность многих скальных папоротников связана с небольшими размерами вай (*Woodsia*, *Asplenium*, *Aleuritopteris*, *Ceterach* и др.). Известно, что листья теневыносливых растений на сильном свете становятся мельче, а при умеренном затенении – крупнее. Эта закономерность хорошо подтверждается на исследованных папоротниках. Самыми крупными вайями (из исследованных нами видов) обладает факультативный сциофит *Phyllitis scolopendrium* (длина – 0,30–0,50 (0,70) м, ширина – до 0,075–0,080 м). Самыми мелкими, крайне редуцированными – факультативный гелиофит *Asplenium septentrionale* (длина – 0,05–0,12 м, ширина – 0,002–0,003 м). У часто встречающегося в открытых местообитаниях *Ceterach officinarum* самые крупные вайи нами обнаружены на

скалах северной экспозиции в щели под каменным карнизом, т. е. в условиях затенения (Абхазия, Юпшарские ворота, дорога на оз. Рица).

Еще одна адаптивная стратегия связана со степенью расчленения вай и их ориентацией в пространстве. Папоротники-сциофиты (виды рода *Crepidomanes*, *Adiantum capilliveneris* и др.) имеют сильно расчлененные, дважды- или трижды-перистые вайи. У теневыносливых папоротников и факультативных гелиофитов (как и цветковых гелиофитов) – менее расчлененные и даже цельные вайи (виды родов *Ceterach*, *Pyrrosia*, *Lepisorus*, *Lemmaphyllum* и др.), пластинки которых ориентированы перпендикулярно и получают только скользящие солнечные лучи. Это способствует защите растений от перегрева и снижению транспирации, особенно у обитателей сухих скал (как, например, видов рода *Pyrrosia*). Кроме того, в случае сильного нагревания поверхности скал и камней, в щелях которых растут папоротники, пластинки их вай могут ориентироваться перпендикулярно к этой поверхности.

Существенную защитную роль играют структуры, экранирующие инсоляцию, – трихомы на нижней стороне вай видов из родов *Ceterach*, *Pyrrosia*, железки у видов из родов *Aleuritopteris*, *Cheilanthes* и др.

При “пороговом” действии факторов среды важна способность вай выносить длительное завядание и совершать ксеротропные движения, ограничивающие фотосинтетическую поверхность.

У ряда исследованных мезоморфных видов (*Phyllitis scolopendrium*, *Asplenium trichomanes* и др.) в условиях водного дефицита (особенно в осветленных местообитаниях и местах с малым количеством субстрата), вайи быстро теряют тургор и завядают, обвиснув. Меньшему завяданию подвержены растения тенистых местообитаний, глубоких щелей с большими накоплениями гумуса и моховым покровом. Мы заметили, что на подъеме к водопаду “Пасть Дракона” (Ах-цу, Адлерский район Сочи) вайи у всех экземпляров *Phyllitis scolopendrium* оказались завядшими (в бездождевой период). Только *Polypodium vulgare*, росший в густых моховых подушках на камнях и стволах поваленных деревьев, проявлял стойкость к обезвоживанию, находясь

за счет мхов в лучших условиях водоснабжения.

Наши наблюдения показали, что у *Polypodium fauriei* спирально скручиваются черешки и рахис, поэтому вайи “оседают” (адаптация к перезимовке), прижимаясь к моховому покрову; у видов из родов *Pyrrosia*, *Lepisorus*, *Ceterach*, *Aleuritopteris* вайи в условиях водного дефицита свертываются спороносящей, защищенной у некоторых из них трихомами и чешуями поверхностью наружу.

По нашим данным, анатомические изменения вайи спорофитов папоротников в ходе адаптаций к разным средам обитания связаны, прежде всего, со структурными перестройками мезофилла: увеличением числа его слоев и возрастанием плотности клеток при ксерофитизации, увеличением размеров клеток при суккулентизации и, наконец, уменьшением числа слоев до одного у теневых гигрофитов. Ранее на основе гистологического обзора, с учетом особенностей фотосинтетического аппарата и анализа некоторых функциональных особенностей выделены структурные типы анатомии вайи [Derzhavina, 2008]. На наш взгляд, наибольшую адаптивную ценность имеют следующие характеристики вайи: их площадь и толщина, тип мезофилла, сухой вес единицы площади – удельная поверхностная плотность (УППВ), объем одной клетки, число клеток в единице площади. Поэтому приводим краткий обзор типов вайи на примере только модельных видов.

I. Гигроморфный. Широко распространенный тип. Модельный вид – *Adiantum capillus-veneris* (см. таблицу). Пластинки вайи тонкие: толщиной $1,355 \cdot 10^{-4}$ м, площадью до $51,16 \cdot 10^{-4}$ м². Мезофилл однородный 2–3-слойный с крупными межклетниками. Вайи гипостоматические, устьица несколько углублены. Значения УППВ невелики – 10,66 кг/м² (см. таблицу). Верхняя и нижняя эпидермы отличаются сравнительно крупными клетками, с хлоропластами. Среднее число хлоропластов у *Adiantum capillus-veneris* – в эпидерме – 78,7, в губчатой ткани – 61,6.

В рамках этого типа в силу уникальности вайи гименофилловых отдельно выделен *Hymenophyllaceae*-тип, проанализированный на примере *Crepidomanes latealatum* (см. таблицу). Вайи этого папоротника трижды перис-

торассеченные, сравнительно небольших размеров, тонкие, пойкилогидричные, с открытым дихотомическим жилкованием. В промежутках между жилками они состоят из одного слоя клеток. Толщина вайи – $0,69 \cdot 10^{-4}$ м и УППВ – 7,41 кг/м² – минимальны по сравнению со всеми другими типами строения вайи. Все клетки – с хлоропластами, которые занимают апострофное и эпистрофное положение, максимально экспонируясь лучам света. Среднее их число в одной клетке – 49,7. Хлоропласты при обезвоживании сохраняются и не изменяют цвет, т. е. эти папоротники являются гомойохлорофитами.

II. Мезоморфный. Наиболее широко представлен среди папоротников. Имеет большой диапазон фенотипической изменчивости. Модельные виды – *Phyllitis scolopendrium*, *Asplenium trichomanes*, *A. adiantum-nigrum* (см. таблицу). Толщина пластинок более $2,0 \cdot 10^{-4}$ м. УППВ и число клеток в единице площади вайи имеют средние значения по сравнению с I и III типами. Типы мезофилла – от однородного до дорсивентрального со сравнительно мелкими клетками (*A. adiantum-nigrum*). Число слоев слабо выраженной палисадной ткани – от двух до трех (*A. adiantum-nigrum*). Число слоев губчатой паренхимы – 3–7 (10–12 – у *Phyllitis scolopendrium*). У *Asplenium trichomanes* крупные клетки верхней эпидермы своеобразны, похожи на дланевидные. У сциофита *Phyllitis scolopendrium* эпидерма с хлоропластами, четко выявляемыми под световым микроскопом. Среднее их число в клетках от 35 до 60 и более.

III. Субксероморфный. Довольно редкий тип. Модельные виды – *Ceterach officinarum*, *Lepisorus thunbergianus*, *Pyrrosia petiolosa* (см. таблицу). Пластинки вайи толстые по сравнению с выше названными типами: от $4,454 \cdot 10^{-4}$ м (*Ceterach officinarum*) и более (*Lepisorus thunbergianus* – $5,202 \cdot 10^{-4}$, *Pyrrosia petiolosa* – $5,566 \cdot 10^{-4}$). УППВ и число клеток палисадной ткани в единице площади вайи максимальны среди всех выделенных типов и приближаются к таким же показателям у цветковых ксерофитов.

Мезофилл дорсивентральный, столбчатая паренхима 2–3-рядная; губчатая – 4–5-рядная из округлых или овальных клеток с большим числом отростков. Гиподерма из 1–2 слоев живых волокон (виды рода *Pyrrosia*).

В нижней эпидерме встречаются густые звездчатые трихомы (*Pyrrosia*), у *Ceterach officinarum* – клатратные чешуи. У видов рода *Lepisorus* по краю вайи субэпидермально расположены неодревесневшие волокна склеренхимы, ориентированные параллельно жилкам и, вероятно, обеспечивающие скручивание вайи при обезвоживании.

IV. Субсуккулентный. Модельные виды – *Lemmaphyllum microphyllum* и *Pyrrosia longifolia* (см. таблицу). Довольно редкий тип. Пластинки вайи плоские и самые толстые среди выделенных типов, их толщина варьирует от $5,879 \cdot 10^{-4}$ м (*L. microphyllum*) до $16,5 \cdot 10^{-4}$ ($20 \cdot 10^{-4}$) м (*P. longifolia*). УППВ выше, чем у мезофитов, но ниже, чем у субксерофитов, и составляет $42,6 \text{ кг/м}^2$ (*L. microphyllum*). Исключение составляет, пожалуй, только *P. longifolia* (120 кг/м^2). Число клеток в единице площади вайи этого вида в несколько раз меньше, чем у сравниваемых групп. Межклетники и подустыичные полости небольшие. Отношение поверхности клеток к объему минимально и коррелирует с размерами клеток, самыми крупными из всех выделенных типов. Мезофилл дорсивентрального строения из 6–13 слоев клеток.

Если попытаться обобщить наиболее значимые для экологической диагностики структурных типов вайи анатомические признаки, то для субксерофитов это будет, прежде всего, явная дорсивентральность мезофилла – его дифференцировка на палисадную (четко идентифицируемую) и губчатую ткани, иногда еще и гиподерму, а затем – высокие значения сухого веса единицы площади вайи (УППВ), пикноз; для субсуккулентов – крупноклеточность дорсивентрального или гомогенного мезофилла при относительно большой толщине пластинок (отличие папоротников от суккулентных цветковых, у которых на первый план выходят высокая плотность сложения мезофилла и его дифференцировка на несколько специализированных тканей); для гигрофитов – низкие значения УППВ при минимальной толщине пластинок с гомогенным мезофиллом.

Для выявления адаптивных стратегий папоротников нами проведен также анализ основных модусов ритмологической эволюции папоротников [Derzhavina, Shorina, 2011]. Он показал, что в ходе экологической эволюции

у папоротников сменялись следующие феноритмотипы: вечнозеленый – вайи живут от 1,5 до 5 лет (рост одноклетный, двухклетный и многоклетный; ритм спороношения нечеткий или выражен четко; отмирание вайи – от одновременного до “порционного листопада”); летнезимнезеленый – вайи живут 8–10 мес (за год образуются две перекрывающиеся генерации вайи; ритм спороношения выражен (лето, осень); зимнезеленый – вайи живут 8–10 мес (генерация вайи одна, летний покой; ритм спороношения выражен); летнезеленый – вайи живут 3–5 мес (генерация одна или две; ритм спороношения выражен (лето, осень) – адаптирован или не адаптирован к умеренному климату).

Проведенное исследование дало основание для разработки экологической классификации эпилитов, в основе которой лежит многообразие и разноплановость способов и путей адаптации папоротников к эпилитному образу жизни. Создание классификации связано с необходимостью обозначения крупных блоков папоротников, отличающихся сходством образа жизни, физиологии, поведенческих реакций, популяционных особенностей и др. приспособлений жизненных форм к условиям обитания в конкретных биомах. При этом мы воспользовались биоморфологической категорией – морфофункциональный тип (МФТ), предложенной И. В. Волковым [2002]. Это понятие объединяет разные биоморфы и часто – разные экологические группы. Выделены две группы МФТ папоротников в зависимости от их специализированности к скальному образу жизни: 1. МФТ эпилитов, преадаптированных к обитанию на каменистых субстратах. 2. МФТ эпилитов, адаптированных к эпилитному образу жизни. В пределах групп обозначены варианты, в основу которых положены разнообразные критерии и, прежде всего, биоморфологические, а также принадлежность папоротников к разным экологическим группам в зависимости от специфики их местообитания. Используются традиционные термины: хазмофиты, схистофиты. Для обитателей плоских поверхностей скал, крупных обломков горных пород на осыпях и т. п. мы предлагаем термин платилитофиты – *platys* (гр.) – плоский.

Поскольку адаптивные синдромы представлены не только структурной, но и функ-

циональной составляющей, мы различаем также специализированные к эпилитному образу жизни физиологофункциональные типы (ФФТ). В пределах типов, в зависимости от типа углеродного метаболизма папоротников и их способности поддерживать постоянную гидратацию тканей, обособлены две группы: 1. Эпилиты с разными типами фотосинтеза и 2. Эпилиты с разными видами водного баланса.

В целом разработанная нами классификация выглядит следующим образом.

Морфофункциональные типы эпилитов включают 2 группы.

Группа 1. МФТ эпилитов, преадаптированных к обитанию на каменистых субстратах. Широко распространены. Это факультативные эпилиты, ведущие кроме эпилитного наземный и эпифитный образ жизни. Слабо специализированы (*Polypodium vulgare*, *Lemmaphyllum microphyllum*, *Pyrrosia petiolosa*, *Crepidomanes latealatum* и др.). По отношению к температурному фактору среды – преимущественно мезотермы и мегатермы, реже – микротермы. По отношению к свету – сциофиты (факультативные и облигатные) и теневыносливые растения. В зависимости от потребности в гумусе – гумифилы и гумифобы. В зависимости от химизма субстрата: субнейтрофилы и суббазифилы (кальцифилы), индифферентные к его pH, субоксифилы. В зависимости от конкретного местообитания на каменистом субстрате подразделены на варианты:

Вариант 1. Платилитофиты. Благодаря преимущественно длинным и коротким, в основном дорсивентральным плагиотропным ризомам, способны заселять плоские поверхности скал, крупных обломков горных пород на осыпях и т. п., многие из них являются факультативными эпифитами: виды родов *Polypodium*, *Lepisorus*, *Pyrrosia* (Polypodiaceae); многие Hymenophyllaceae, Grammitidaceae. Реже этот вариант представлен косо-, восходяще-, ползуче- и вертикальнорозеточными биоморфами (*Camptosorus sibiricus* Rupr., виды рода *Asplenium* и др.).

Вариант 2. Хазмофиты. Для них характерны розеточные короткорневищные биоморфы, позволяющие удерживаться в щелях скал, искусственных каменных заборов

и стенок, крупных обломков горных пород, нишах под камнями и на осыпях и т. п. В этой группе могут быть длиннокорневищные биоморфы (виды рода *Cryptogramma* (Cryptogrammaceae); Polypodiaceae, Hymenophyllaceae, Grammitidaceae и др.). Включает: а) нанохазмофиты – имеют вайи небольших размеров (вертикально-, косо-, восходяще-, ползучерозеточные, реже – диффуздорозеточные и безрозеточные растения) (Aspleniaceae, Adiantaceae, мелкие Polypodiaceae, Hymenophyllaceae, Grammitidaceae и др.); б) мезохазмофиты – преимущественно крупнорозеточные (вертикально-, восходяще-, косорозеточные) папоротники (Aspleniaceae, Dryopteridaceae, Athyriaceae и др.).

Вариант 3. Схистофиты – селятся на осыпях вследствие заноса туда спор и не имеют особых приспособлений для жизни на подвижных субстратах (виды родов *Asplenium*, *Polypodium*, *Cryptogramma*, *Cystopteris*, *Gymnocarpium* и др.).

Группа 2. МФТ эпилитов, адаптированных к эпилитному образу жизни. Достаточно распространены. Специализированы к обитанию на каменистых субстратах – облигатные эпилиты. По отношению к температурному фактору – мезотермы, микротермы, ксеротермы и, возможно, гексикотермы. По отношению к свету – факультативные гелиофиты и теневыносливые растения. В зависимости от потребности в гумусе – гумифилы и гумифобы. По отношению к химизму субстрата – базифилы, нейтрофилы, субоксифилы.

Включает *1 вариант*: Хазмофиты (нанохазмофиты). Это миниатюрные дерновиннообразующие папоротники (рыхло- и плотнорозеточные) из родов *Woodsia*, *Asplenium*, *Aleuritopteris*, *Cryptogramma raddeana* Fomin и др.

Физиологофункциональные типы.

Группа I. Эпилиты с разными типами фотосинтеза.

Вариант 1. Эпилиты с САМ-путем фотосинтеза. Мы располагаем данными об открытии САМ кислотного метаболизма (кроме ряда эпифитных папоротников) только у литофита *Platyserium veitchii* (Und.) C. Chr. [Holtum, Winter, 1999].

Вариант 2. Эпилиты с C₃-путем фотосинтеза.

По-видимому, большинство эпилитных папоротников.

Группа 2. Эпилиты с разными видами водного баланса.

Вариант 1. Гомойогидричные эпилиты. Большинство видов.

Вариант 2. Пойкилогидричные эпилиты (*Ceterach officinarum*, *C. cordatum* (Thunb.) Desv., *Notholaena ecklonis* Kunze, *N. inaequalis* Kunze, *Asplenium formosum* Willd., *Cheilanthes* sp., *Aleuritopteris argentea*, *Pyrrosia lingua* (Thunb.) Farw., *P. petiolosa* и др.). Совершают ксеротропные движения, ограничивающие транспирирующую поверхность. Благодаря криптобиозу способны переносить глубокое обезвоживание тканей (ангидриобиоз) на основе высокого сублетального водного дефицита и восстанавливать нормальную гидратацию клеток при наступлении благоприятных условий. Пойкилогидричность – это реакция папоротников на сезонный климат с длительными сухими сезонами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование основных модусов адаптогенеза у скальных папоротников привело нас к заключению, что наиболее важной адаптационной структурой в морфофункциональных системах их организмов являются, прежде всего, вайи, в отношении которых естественный отбор был наиболее активен. Отдельные структурные компоненты (мезофилл, клетки, пластиды и др.) этого гетерогенного адаптивного комплекса связаны сложными корреляционными связями между собой и с другими элементами различных систем организма (ризомами, корнями).

Проведенный анализ структуры фотосинтетического аппарата спорофитов папоротников позволил выявить у них общие тенденции и различия адаптогенеза: а) на органном уровне (уровне вайи) – по меньшей мере, два направления структурной изменчивости: с одной стороны – уменьшение размеров вайи в экстремальных условиях обитания у многих облигатных эпилитов, с другой – увеличение транспирирующей поверхности у некоторых эпилитов-сциофитов; б) на тканевом уровне (клеток мезофилла) – структурные перестройки мезофилла от увеличе-

ния плотности (облигатные эпилиты) и числа его слоев до олигомеризации, утраты пластичности и, в конечном счете, узкой специализации (факультативные эпилиты); в) на субклеточном (уровне пластидного аппарата): возрастание числа хлоропластов и уменьшение их размеров при гелиофикации; пойкилохлорофитизм при обезвоживании.

Функциональная изменчивость папоротников выразилась, прежде всего, в: а) феномене вторичной пойкилогидричности; б) в суккулентизации (факультативные эпилиты) как реакции на условия влажного тропического климата, в котором кратковременная сухость чередуется с обильными ливнями.

“Экологический оппортунизм” папоротников, видимо, следует связать с их компромиссной тактикой избегания неблагоприятных факторов среды. К ним вполне применимо определение, данное А. Schimper [1935] для однолетников, которых он назвал “беглецами с поля битвы”. Так, например, способность папоротников противостоять засухе складывается: 1) из ухода от нее, так как они занимают достаточно сырые, даже в сезонном климате, азональные местообитания (речные берега, скалы и камни вблизи водопадов и т. п.), специфические микронизи (глубокие щели между камнями и т. п.), высокогорный пояс облаков и туманов; 2) из изменения ритмики развития, которая становится адекватной климату; 3) полного или частичного (“порционного листопада”) сбрасывания вайи – у ограниченного числа видов; 4) способности впадать в криптобиоз (пойкилогидричности) – у ограниченного числа видов (будучи свойственной и теневым гигрофитам, эта особенность вряд ли может быть отнесена к ксероморфным признакам).

ЛИТЕРАТУРА

- Волков И. В. Введение в экологию высокогорных растений. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2002. 171 с.
- Горышина Т. К. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1989. 204 с.
- Мазуренко М. Т. Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера. М.: Наука, 1986. 209 с.
- Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Бриофилы – своеобразная экологическая группа растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 9, вып. 4. С. 64–73.
- Мокронос А. Т., Борзенкова Р. А. Методика количественной оценки структуры и функциональной ак-

- тивности фотосинтезирующих тканей и органов // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции ВНИИ растениеводства. Л., 1978. Т. 61. С. 119–133.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.
- Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. 1964. Т. 3. С. 146–205.
- Серебрякова Т. И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники. М.: ВИНТИ. Сер. Ботаника. 1972. Т. 1. С. 84–169.
- Хохряков А. П. Жизненные формы папоротникообразных, их происхождение и эволюция // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1979. № 2. С. 251–264.
- Шорина Н. И. Экологическая морфология и популяционная биология представителей подкласса Polypodiidae: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1994. 34 с.
- Шорина Н. И., Силантьева Л. А. Особенности онтогенеза некоторых представителей рода *Asplenium* (Aspleniaceae) в связи с их ксерофилизацией // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков: Тез. докл. на II (X) съезде Рус. бот. об-ва. СПб., 1998. Т. 1. С. 93.
- Bower F. O. The Ferns. Vol. 1. Analytical examination of the criteria of comparison. – L.: Macmillan, 1923. VI. 359 p.
- Derzhavina N. M. Types of mesophyll in fern fronds and variants of their structural variability // Perspectives in Pteridophytes / ed. S. C. Verma, S. P. Khullar, H. K. Cheenia. Dehradun: Bishen Singh Mahendra Pal Singh, 2008. P. 227–241.
- Derzhavina N., Shorina N. On mode of rhythmological evolution of ferns // Indian Fern Journ. 2011. N 28. P. 7–24.
- Gams S. H. Ökologie der extratropischen Pteridophyten // Manual of Pteridology / ed. F. Verdoorn. M. Nijhoff: The Hague, 1938. P. 382–419.
- Hennipman E. A monograph of the fern genus *Bolbitis* (Lomariopsidaceae) Leiden: Brill. Leiden Univ. Press, 1977. N 2. 331 p.
- Holtum J. A. M., Winter K. Degrees of crassulacean acid metabolism in tropical epiphytic and lithophytic ferns // Australian Journ. of Plant Physiol. 1999. Vol. 26, N 8. P. 749.
- Hovenkamp P. A monograph of the genus *Pyrrrosia* (Polypodiaceae). Leiden: Brill. Leiden Univ. Press, 1986. 128 p.
- Kornas J. Life-forms and seasonal patterns in the pteridophytes in Zambia // Acta Soc. Bot. Pol. 1977. Vol. XLVI, N 4. P. 669–690.
- Lovis J. D. Evolutionary patterns and processes in ferns // Advances in botanical research / eds R. D. Preston, H. W. Woolhouse/ London: Acad. Press, 1977. Vol. 4. P. 229–415.
- Mehlreter K., Walker L. R., Sharpe J. M. Fern Ecology. Cambridge Univ. Press, 2010. 444 p.
- Mehlreter K. Phenology and habitat specificity of tropical ferns // Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes. Cambridge Univ. Press, 2008. P. 201–221.
- Ogura Y. Comparative anatomy of vegetative organs of the Pteridophytes. Berlin; Stuttgart: Borntraeger, 1972. 502 p.
- Page C. N. Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview // Rev. Palaeobot. & Palynol. 2002. Vol. 119, N 1. P. 1–33.
- Rothwell G. W. Phylogenetic relationship of ferns: a paleobotanical perspective // Pteridology in Perspective. Kew: Royal Botanic Gardens, 1996. P. 395–404.
- Schimper A. F. W. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena: Gustav Fischer, 1935. 588 s.
- Verdoorn F. Manual of Pteridology. The Hague. M. Nijhoff, 1938. 640 p.

Adaptation of Epilithic Ferns on Different Levels of Structural Organization

N. M. DERZHAVINA

Oryol State University
302026, Oryol, Komsomolskaya str., 95
E-mail: d-nm@mail.ru

Adaptive strategies of sporophytes of epilithic ferns were identified on the basis of research studies and literature data. Complex analysis of photosynthetic apparatus of the plants was carried out on different levels of its organization: frond, mesophyll cells and plastids. The sporophytes' adaptation to the environment was also characterized on different levels of organization. Two morphofunctional (MFT) and two physiological-functional types (PFT) of ferns were isolated based on their adaptability to epilithic way of living. This division reflects the adaptive peculiarities of ferns in certain biomes.

Key words: platylithophytes, chasmophytes, dwarfness, geophytization, poikilohydry.