

Структурные адаптации устойчивого к десикации папоротника *Ceterach officinarum* Willd. (Aspleniaceae)

Н. М. ДЕРЖАВИНА

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

Статья поступила 02.12.2020

После доработки 19.01.2021

Принята к печати 25.01.2021

АННОТАЦИЯ

Ряд ботаников полагают, что папоротники по способности поддерживать гидратуру клеток занимают промежуточное положение между пойкилогидричными таллофитами и гомойогидричными цветковыми. Вопросам физиологических и биохимических особенностей папоротников, связанных с устойчивостью к высушиванию, посвящено достаточно много публикаций, однако сведений об их структурных приспособлениях, выявляемых на разных уровнях организации, далеко не достаточно. В этой связи целью исследования явилось изучение структурных адаптаций скального папоротника *Ceterach officinarum* Willd., обеспечивающих десикацию и выход из нее, а также осмысление его места среди растений с разной гидратурой клеток. Установлено, что главную роль у этого вида играют адаптации на органном, клеточно-тканевом уровне, способствующие поддержанию гидратуры клеток. Ксерогелиоморфные признаки на органном уровне: нанизм, розеточная форма роста, редукция площади и кожистость вай, густой покров из трихомов и чешуй, экранирующих инсоляцию. На клеточно-тканевом уровне – относительно толстые пластинки вай, их мелкоклеточность и пикноморфность, большое число клеток на единицу площади, высокие значения удельной поверхности плотности вай (УППВ), дорсивентральность мезофилла, сравнительно густая сеть жилок на единицу площади вайи. Мезосциоморфные признаки на клеточно-тканевом уровне – тонкий слой кутикулы на поверхности эпидермы, извилистые швы ее клеток, гипостоматичность, сравнительно небольшое число устьиц на единицу площади вайи, наличие столбчатой и губчатой ткани, минимальные значения отношения поверхности клеток к объему. На биохимическом и функциональном уровне – повышение концентрации осмотически активных веществ, понижение осмотического давления, накопление водоудерживающих химических соединений; способность вай выносить длительное завядание и совершать ксеротропные движения; на фитоценоотическом – факультативная бриофилия. Однако пойкилогидричность спорофитов папоротников реализуется на иной структурной основе, более эволюционно продвинутой по сравнению с таллофитами. В отличие от пойкилогидричных эктогидрических бриофитов, спорофиты этого папоротника, устойчивые к обезвоживанию, выдерживают высыхание (и являются в этой степени пойкилогидрическими), но относятся к эндогидрическим. При этом частое состояние криптобиоза, особенно в условиях чередования влажных и длительных сухих сезонов, ведет к разбалансировке углеродного обмена. По-видимому, пойкилогидричность – не самый совершенный и продуктивный способ борьбы с засухой.

Ключевые слова: водный стресс, криптобиоз, пойкилогидричность, хазмофит, эндогидричность.

Пойкилогидричные организмы, у которых гидратура клеток напрямую зависит от водообеспеченности внешней среды, – бактерии, водоросли, грибы, лишайники и мхи, как известно, толерантны к высыханию (десикации – от лат. *desiccare* – высушивать). Эту способность изучали, выдерживая их в различных десикантах (хлориде кальция, пентоксиде фосфора, парах серной кислоты). При этом степень повреждения клеток проверялась их способностью к “нормальному” плазмолизу. Позднее более надежными индикаторами повреждений стали считать физиологические процессы (дыхание и фотосинтез).

По мнению ряда ботаников [Gams, 1938; Walter, 1955; Oppenheimer; Halevy, 1962; Stuart, 1968, Kessler, Siorak, 2007; и др.], папоротники по способности поддерживать гидратуру клеток занимают промежуточное положение между пойкилогидричными таллофитами и гомойогидричными цветковыми растениями. Ведь примерно 2 % от общего числа папоротников способны колонизировать такие засушливые местообитания, как пустыни или открытые скалы [Walker et al., 2010]. Поэтому их спорофиты демонстрируют большой диапазон приспособлений к условиям переменного увлажнения. В их число входит и скальный папоротник *Ceterach officinarum* Willd.

Одна из ярких особенностей *Ceterach officinarum* – при “пороговом” действии факторов среды выносить длительное завядание, совершать ксеротропные движения, ограничивающие фотосинтетическую поверхность, и впадать в криптобиоз (временную остановку жизненных процессов). При этом пластинка вайи скручивается спороносящей поверхностью наружу. После выпадения дождей вайи восстанавливают тургор клеток, проявляя пойкилогидричность.

Если вопросам физиологических и биохимических особенностей папоротников, связанных с устойчивостью к высушиванию, посвящено достаточно много публикаций [Walter, 1931; Rouschal, 1938; Stuart, 1968; Proctor, Tuba, 2002; Kessler, Siorak, 2007; Proctor, 2009; Nietz, 2010; и др.], то сведений об их структурных приспособлениях сравнительно мало.

Значительный интерес, на наш взгляд, представляет выявление, помимо упомянутых физиологических и биохимических особенностей, других, в том числе анатомо-морфо-

логических приспособлений, способствующих десикации этого папоротника и выходу из нее, а также определение его места среди растений с разной гидратурой клеток по отношению к влагообеспеченности внешней среды. На решение этой задачи и было направлено исследование.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект изучения – равноспоровый папоротник *Ceterach officinarum* Willd. – скребница аптечная (Aspleniaceae) – средиземноморский вид, встречающийся в раселинах скал (хазмофит) в Европе, Средиземноморье и в Гималаях от уровня моря до субальпики.

А. Е. Бобров [1982] относит его к бореально-южноевразийским видам, встречающимся в лесном и субальпийском поясах. А. М. Аскеров [1986] включает скребницу на Кавказе в число 19 альпийских папоротников, живущих в трещинах крупных скал и валунов. Этот папоротник предпочитает известняки. Оптимум pH лежит в нейтральной среде, но он может расти как на слабокислых, так и на слабощелочных субстратах, т. е. является нейтрофилом бази- и окситолерантным [Gams, 1938].

В химический состав скребницы входят тритерпеноиды, флавоноиды, фенольные кислоты и их эфиры, а также дубильные вещества. Вайи обладают лекарственными свойствами, их применяют как отхаркивающее, вяжущее, лактогонное средство. Папоротник используется также при новообразованиях, болезнях репродуктивной системы, почек и мочевыводящих путей, крови и органов кроветворения, кожи и подкожной жировой клетчатки [Дикорастущие полезные растения России, 2001]. *Ceterach officinarum* является декоративным растением, в силу неприхотливости рекомендуемым для украшения альпинариев, каменистых гор, подпорных стенок. Отличается зимостойкостью [Крейча, Якова, 1989; Коновалова, Шевырева, 2004].

Материалом для исследования послужили сборы, проведенные в Западном Закавказье (Адлерский район Большого Сочи, раселины скал по дороге на Красную Поляну); в Абхазии (Гагрский район, кладка Бзыбской крепости, скалы Юпшарских ворот по дороге на о. Рица), а также в Крыму (Севастополь, Ба-

**Средние арифметические значения основных показателей структуры фотосинтетического аппарата
Ceterach officinarum и *Polypodium vulgare***

Показатель	Площадь вайи, м ²	Толщина вайи, м	Удельная поверхностная плотность вайи, кг/м ²	Объем 1 клетки, тыс./м ³		Число клеток на единицу площади, тыс./м ²		Отношение поверхности клеток к объему, F/V, м	
				п	г	п	г	п	г
<i>Ceterach officinarum</i>	$16,66 \times 10^{-4}$	$4,454 \times 10^{-4}$	104,0	$39,3 \times 10^{-18}$	$57,9 \times 10^{-18}$	$115,8 \times 10^{-4}$	$170,2 \times 10^{-4}$	0,19	0,16
<i>Polypodium vulgare</i>	$64,46 \times 10^{-4}$	$2,610 \times 10^{-4}$	41,28	$34,8 \times 10^{-18}$		$65,8 \times 10^{-4}$		0,25	

П р и м е ч а н и е. п – палисадная, г – губчатая ткань.

лаклавский р-н, Байдарская долина, окрестности с. Новобобровка, левый берег р. Бага).

Срезы вай (парадермальные и поперечные), черешков и ризомов сделаны по общепринятой методике [Барыкина и др., 2004] и изучены методом световой микроскопии. Проводящие элементы ксилемы, мезофилл вай и склеренхима рассмотрены на мацерированном материале. Анатомические рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата, морфологические – при использовании бинокуляра.

Применена методика анализа фотосинтетического аппарата растений, предложенная А. Т. Мокроносовым [1978, 1981] и дополненная Л. И. Ивановой и В. И. Пьянковым [2002]. Она позволяет анализировать папоротники на уровне вайи, клеток мезофилла и пластидного аппарата. Из средней части вай спорофитов сделаны высечки и помещены в 70%-й этанол. Получены следующие показатели:

– площадь вайи (м²) в 10–20-кратной повторности;

– толщина вайи (м) на поперечных срезах, выполненных замораживающим микротомом (повторность 10-кратная);

– удельная поверхностная плотность вайи (УППВ) – сухой вес единицы площади вайи (кг/м²) по формуле: $УППВ = M_{сух} \times 100 / 10 \times S_d$, где M – сухой вес 10 дисков, кг; S_d – площадь диска, м²;

– объем 1 клетки (тыс./м³);

– число клеток на единицу площади (тыс./м²) по формуле: $N_{кл} = (A \times V \times 250 \times 1000) / 225S$, где A – число клеток в одном поле камеры Горяева; V – объем мацерата; S – общая площадь дисков; 225 – число квадратов в поле камеры; 1/250 – объем одного квадрата камеры;

– отношение поверхности клеток к объему, F/V , при микроскопировании капли мацерата, км², км³ и др.

В таблице приведены средние арифметические значения. Ошибка средних величин для большинства показателей не превышала 5 %.

Споры исследованы в соответствии с правилами работы на аналитическом растровом электронном микроскопе JEOLJSM-6010 LA в режиме неполного вакуума ($P = 40\text{--}60$ Па) (Москва, ФГБНУ ВСТИСП, лаборатория физиологии и биохимии). Предварительное напыление образцов не проводилось, поскольку режим низкого вакуума обеспечивает возможность легкого наблюдения непроводящих материалов без предварительной обработки. Измерения сделаны не менее чем в десяти полях микроскопа.

РЕЗУЛЬТАТЫ

По нашим наблюдениям *Ceterach officinarum* встречается в широком диапазоне местообитаний: от сухих каменистых до достаточно сырых субстратов: скал и камней вблизи водопадов, естественных выходов коренных пород вдоль дорог и на берегах рек, и т. п. Нередко он поселяется в моховых подушках, становясь факультативным бриофилом (рис. 1).

Иногда скребница встречается на полном свету, но при этом не является облигатным гелиофитом, оптимальное световое довольствие которого составляет 100 %. Она лучше растет при некотором затенении, т. е. ее максимальное световое довольствие составляет 100 %, оптимальное, при котором отмечается компенсационная точка, – ниже 100 %



Рис. 1. *Ceterach officinarum* Крым, Севастополь, Балаклавский р-н, Байдарская долина, окрестности с. Новобобровка, левый берег р. Бага, май 2016 г. (фото автора)

[Porter, 1994]. Этот папоротник, по-видимому, является теневыносливым растением.

Морфология. Средневозрастные спорофиты имеют короткие, ортотропные или косо-восходящие эпигеогенные радиально-симмет-

ричные ризомы с несколькими верхушками. Длина ризомов составляет 0,05–0,10 м и более. На верхушках находятся (4)–8–20 и более розеток спирально расположенных вай (в Крыму на левом берегу р. Бага мы насчитывали на одной особи их более сотни) (см. рис. 1).

Мощные корневые системы глубоко проникают в расселины скал. Корни ветвятся до 4–5 порядка.

Вайи мономорфные (трофоспорофиллы), кожистые, черешковые (длина черешка 0,3–0,4 м). Площадь вайи у закавказских экземпляров составляет в среднем $0,17 \times 10^{-2} \text{ м}^2$.

Длина вай до 0,13–0,17 м, ширина до 0,02 м. Пластинки перисто-рассечены на округло-яйцевидные, яйцевидные или продолговатые чередующиеся сегменты с лопастным или крупно-волнистым краем и тупой верхушкой (рис. 2, а). Самые крупные вайи обнаружены нами на скалах северной экспозиции в щели под каменным карнизом, т. е. в условиях за-

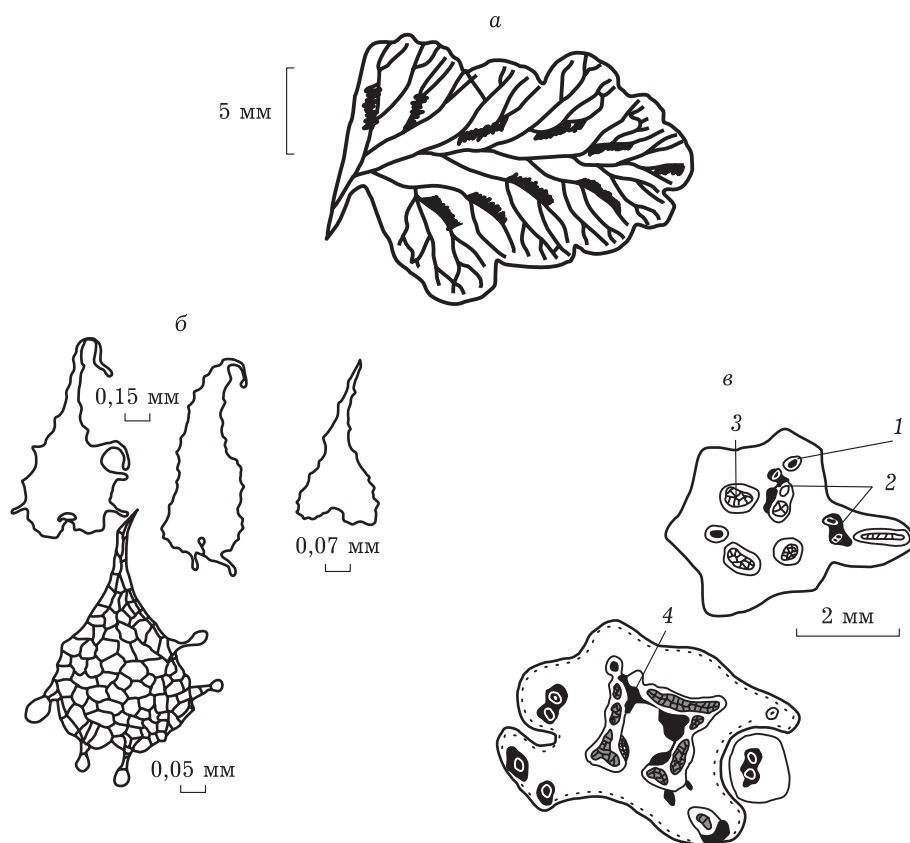


Рис. 2. *Ceterach officinarum*. а – перышко вайи; б – чешуи с черешка и нижней стороны пластинок вай; в – поперечный срез ризома [Bir, 1970]: 1 – корневой след, 2 – листовой след, 3 – меристела, 4 – склеренхима

тенения (Абхазия, Юпшарские ворота, дорога на оз. Рица).

Число пар перьев доходит до 15. На верхней стороне они голые, светло-зеленые. Нижняя спороносящая поверхность вай покрыта плотным слоем бурых черепитчатых яйцевидных с оттянутой верхушкой клатратных чешуй. Их длина от $0,12 \times 10^{-2}$ до $0,14 \times 10^{-2}$ м, ширина – от $0,6 \times 10^{-3}$ до $0,74 \times 10^{-3}$ м (рис. 2, б). Чешуи, расположенные на черешках, имеют в своем основании головчатые клетки и заканчиваются такой же клеткой.

Отделительный слой у вай отсутствует, поэтому они отмирают постепенно, сохраняясь в составе чешуйчатого ризома и выполняющая в какой-то мере защитную роль для терминальной почки. Продолжительность жизни вай более года.

Жилкование сегментов вайи в основном открытое, перисто-дихотомическое, жилки ветвятся до восьми порядков (см. рис. 2, а). Иногда жилки 6-го порядка образуют ареолы, что позволяет такое жилкование считать переходным от открытого дихотомического к закрытому, с сетью ареол. Линейные сорусы располагаются обычно на жилках 3-го порядка.

Споры *Ceterach officinarum* отличается крупноскладчато-гребенчатый периспорий, складки извилистые, толстые, со значительными утолщениями в местах соприкосновения, с мелкими шипами по контуру, в ячейках выявляется мелкая зернистость. Размер большого экваториального диаметра $(0,45 - 0,50) \times 10^{-4}$ м, малого экваториального диаметра $(0,30 - 0,40) \times 10^{-4}$ м (рис. 3). Наши (крымские) образцы оказались значительно мельче кавказских, приведенных А. Е. Бобровым и др., [1983]: $(0,54 - 0,58) \times 10^{-4}$ – $(0,61 - 0,70) \times 10^{-4}$ и $0,43 \times 10^{-4}$ м [Державина и др., 2017].

Прорастают споры по Vittaria-типу, развитие проталлиума происходит по Adiantum-типу (по: [Nayar, Kaur, 1971]).

Ветвление. У исследованного папоротника на апексе материнской оси образуются две производные, обычно равноценные, дочерние оси, располагающиеся под равными острыми углами по отношению к производной оси. Каждая из осей нарастает моноподиально-дихотомически. В ходе их дальнейшего ветвления формируется система ризомов, напоминающая “многоярусный дихазий” (рис. 4). Поэтому в плане у одной особи скребницы

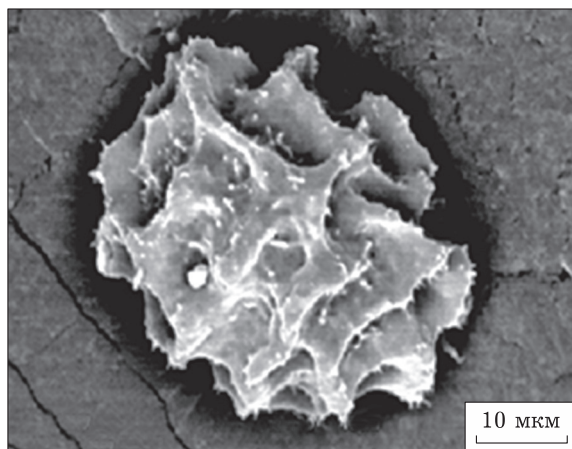


Рис. 3. Электронная микрофотография (СЭМ) споры *Ceterach officinarum*, вид с дистальной стороны

можно видеть несколько верхушек. В конечном счете возникает подобие кочек, напоминающих дерновину (см. рис. 1).

Как видно на схеме строения пера вайи, в области средней жилки пластинка слегка вогнута с адаксиальной стороны (с небольшим адаксиальным желобком над жилкой) и выступает с абаксиальной (рис. 5, а). Толщина пластинки вайи в среднем $4,45 \times 10^{-4}$ м, т. е. она является толстой (по: [Burrows, 2001]) (таблица). Наружные тангентальные и ради-



Рис. 4. *Ceterach officinarum*. Ризомы на продольном разрезе (вайи и корни удалены). Крым, Севастополь, Балаклавский р-н, Байдарская долина, окрестности с. Новобобровка, левый берег р. Бага

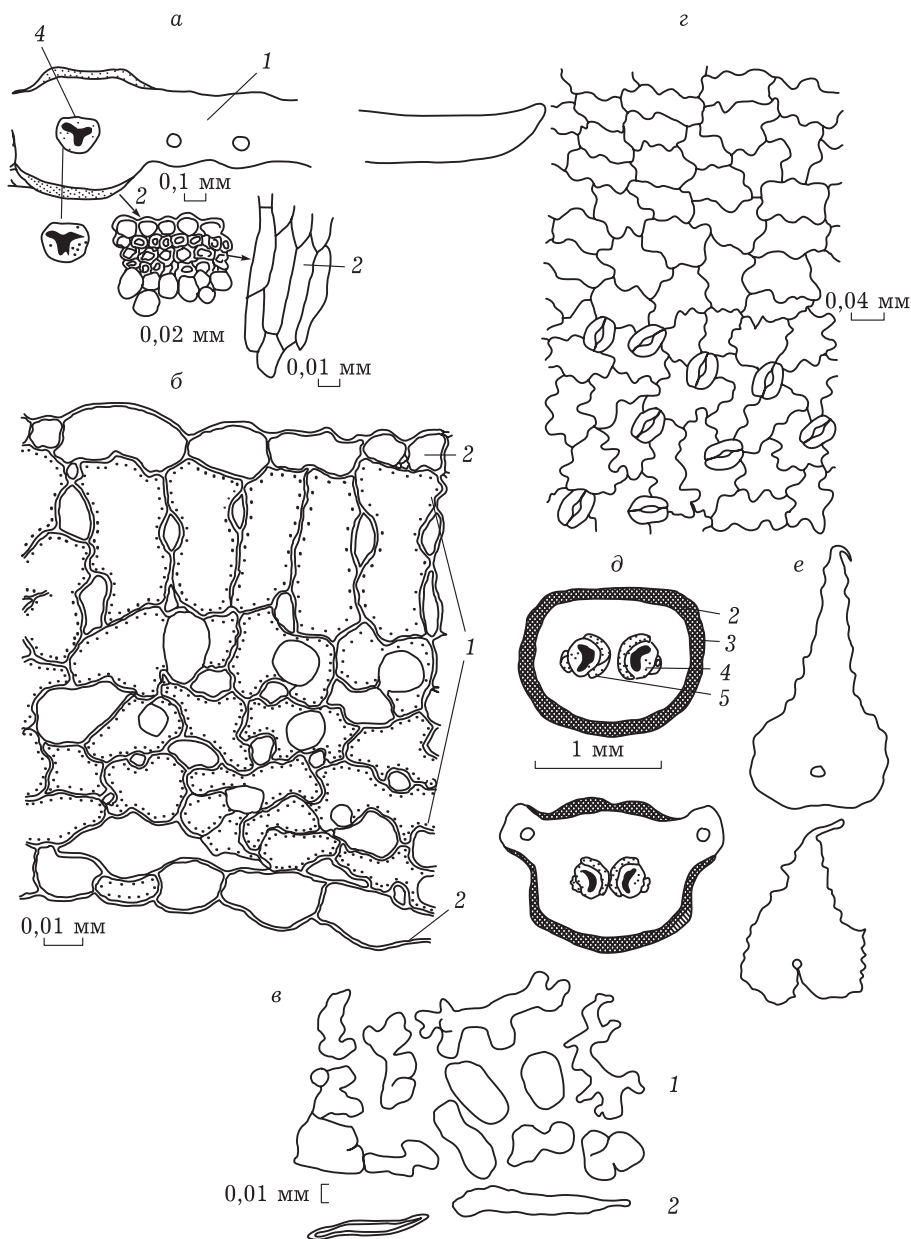


Рис. 5. *Ceterach officinarum*. а – схема поперечного среза пластинки вайи; б – поперечный срез вайи: 2 – эпидерма; в – мацерированный материал; г – верхняя (вверху) и нижняя эпидермы в плане; д – схема поперечного среза черешка: в основании (вверху) и под пластинкой вайи; е – чешуи с пластинок вай. 1 – мезофилл; 2 – склеренхима; 3 – эпидерма; 4 – пучок; 5 – танины

альные стенки клеток эпидермы утолщены. Их высота составляет $(0,24 - 0,27) \times 10^{-4}$ м.

Субэпидермально над и под жилкой располагается склеренхима 3–4–рядными тяжами из волокон длиной до $0,8 \times 10^{-3}$ м. Оболочки их клеток не одревесневают. Средняя жилка имеет трех-четырёхлопастную (Х-образную) ксилему.

На поперечном срезе вайи при большом увеличении выявляется световое строение:

дорсивентральный мезофилл дифференцирован на столбчатую и губчатую хлоренхиму (рис. 5, б). Столбчатая состоит из 1–2 рядов крупных слаболопастных клеток, степень палисадности 2,0–2,2, индекс палисадности 0,7–0,8, губчатая – из паренхимных, сильно разветвленных клеток, слегка вытянутых параллельно поверхности пера вайи, с небольшими межклетниками (рис. 5, б, в).

Сухой вес единицы площади вайи (удельная поверхностная плотность – УППВ) составляет $104,0 \text{ кг/м}^2$ – это высокие значения для папоротников облигатных эпилитов (см. таблицу). Для сравнения в таблице представлены морфометрические показатели вай мезофита *Polypodium vulgare* [Державина, 2015]. Сопоставление показателей структуры фотосинтетического аппарата показало, что УППВ *Ceterach officinarum* более чем в 2 раза превышает этот показатель у *P. vulgare*, соответственно, наибольшими у скребницы отмечены толщина вай и число клеток на единицу их площади. Однако при сравнительно большой толщине пластинок их площадь оказалась более чем в 3 раза меньшей, чем у *P. vulgare*.

Вайи гипостоматические. Устьичный аппарат аномоцитный. Отношение длины замыкающих клеток к ширине: $(0,39 \times 10^{-4}) - (0,43 \times 10^{-4}) : (0,27 \times 10^{-4}) - (0,31 \times 10^{-4}) \text{ м}$, т. е. они относительно небольшого размера. Среднее число устьиц на $1 \text{ м}^2 - 80 \times 10^6$. Устьица слабо ориентированные, расположены вровень с покровными клетками. Клетки нижней эпидермы в плане с сильно волнистыми антиклинальными стенками (глубина извилин $(0,2 \times 10^{-4}) - (0,23 \times 10^{-4}) \text{ м}$) (рис. 5, з).

Черешок на поперечном срезе в своем основании овальный (рис. 5, д). Высота $(0,1 \times 10^{-2}) - (0,11 \times 10^{-2}) \text{ м}$, ширина $(0,12 \times 10^{-2}) - (0,13 \times 10^{-2}) \text{ м}$. Ближе к пластинке у него появляются два ушковидных выроста по бокам. Субэпидермально расположена трех-пяти-слойная склеренхима с неодревесневшими оболочками клеток. Пучков – два, овальных; ксилема серповидной формы, т. е. черешок дистелический, *Asplenium*-типа (по: [Ogura, 1972]). К каждому пучку с боков примыкают клетки с флобафенами темно-коричневого цвета.

Проводящая система ризома представлена перфорированной радиальной диктиостелой со спирально расположенными листовыми прорывами [Bir, 1970; Mitsuta et al., 1980] (см. рис. 2, в).

Корни типичного для сем. *Aspleniaceae* строения. Кора *Asplenium*-типа: наружная – паренхиматизирована, внутренняя – со склереидами, с толстой внутренней и тонкой внешней стенками [Schneider, 1996]. Стела дихарная [Bir, 1970].

Судя по продолжительности жизни вай, *Ceterach officinarum* является вечнозеленым растением.

При определении типа ветвления ризома исследованного папоротника мы придерживаемся взглядов биоморфолога-классика К. Goebel [1928], который считал, что границу между верхушечным и боковым ветвлением провести сложно и между ними имеются все переходы. Он различал, как известно, следующие типы ветвления: изотомию (равную дихотомию), анизотомию (неравную дихотомию), аксиллярное (пазушное) и филлогенное. Первые три типа К. Goebel объединял под названием “акрогенное ветвление”. Под дихотомией он понимал такое ветвление, при котором образуются две равноценные либо неравноценные дочерние оси, т. е. воспринимал дихотомию в широком смысле слова.

В этом случае ветвление *C. officinarum* следует назвать акрогенным (равно- или неравно дихотомическим) (см. рис. 4). Эта точка зрения согласуется с представлениями современных ботаников. Если следовать классификации архитектурных моделей спорофитов папоротников И. И. Гуреевой [2001], то исследованный вид принадлежит к архитектурной модели *Gymnocarpium – Athyrium*, особенностью которой является дихотомическое ветвление при моноподиально-дихотомическом нарастании осей.

Таким образом, жизненная форма *Ceterach officinarum* – короткокорневищный, радиально-симметричный, вертикально- или косорозеточный, неявнополицентрический, многолетний, вечнозеленый гемикриптофит, вегетативно слабо разрастающийся, неэффективно вегетативно размножающийся.

Миниатюрность и розеточная форма роста этого скального вида создали возможность погрузиться в щели и “уйти” от избыточного освещения и перегрева, а моховой покров способствовал сохранению влаги в условиях ее нехватки и, возможно, удерживанию и накоплению гумуса.

Сильный свет, как показано в ряде экспериментов на листовых древесных растениях [Горышина, 1989], стимулирует рост клеток в высоту, следствием чего является формирование светового листа с развитой палисадной тканью, плотным сложением ме-

зофилла и утолщенной пластинкой. Но при этом отстает поверхностный рост листа, поэтому образуются маленькие листья, т. е. мощное развитие палисадной ткани компенсирует у гелиоморфных ксерофитов уменьшение листовой пластинки [Василевская, 1954]. В какой-то степени эти закономерности прослеживаются и у *Ceterach officinarum*: толстые пластинки вай с палисадным мезофиллом обеспечивают эффективное использование света высокой интенсивности.

Структура вай этого папоротника мало отличается от мезоморфной: дорсивентральный мезофилл из палисадной и губчатой тканей; в нижней эпидерме – многочисленные устьица. Все клетки содержат вакуоли. Однако ряд показателей структуры (толщина пластинки вайи, УППВ, число клеток палисадной паренхимы, клатратные чешуи на нижней эпидерме) сближают этот вид с цветковыми ксерофитами и позволяют называть субксерофитом [Derzhavina, 2008].

Хотя информации о структурных адаптациях скребницы к десикации немного, все же есть публикации, содержащие некоторые сведения об особенностях этого папоротника на клеточном и функциональном уровне.

Австрийский эколог E. Rouschal [1938] показал, что опасные изменения в объеме клеток палисадной паренхимы у *Ceterach officinarum* предотвращаются благодаря двум механизмам: продольным колленхимоподобным утолщениям части клеточных стенок и гелефикации обезвоженных вакуолей, богатых катехин-подобными танинами. Он отметил факты чрезвычайного сопротивления потере воды у этого папоротника. В экспериментах вайи без очевидных повреждений теряли более 98 % воды от полного насыщения.

H. Oppenheimer и A. Halevy [1962] изучали водный режим и некоторые экофизиологические особенности *Ceterach officinarum*. Их исследование расширило понимание процесса криптобиоза у папоротников на клеточном уровне и подтвердило результаты E. Rouschal [1938]. В клетках палисадной паренхимы обнаружены продольные утолщения стенок: тонкие места чередовались с утолщенными. Такая же структура выявлена и на антиклинальных стенках клеток верхней эпидермы. По мнению авторов, тонкие места в оболочках играли роль стержней, облегчающих сокращение

стенок при ксеротропных движениях. Подобное строение имели стенки клеток мха *Mnium* sp., изученные C. Steinbrinck [1903].

По мнению авторов, пойкилогидричность этих организмов, вероятно, скоррелирована с их относительно низким уровнем организации и связана с такими факторами, как плотность цитоплазмы, отсутствие больших вакуолей и др., а также рядом функциональных особенностей, защищающих клетки от механического стресса при обезвоживании.

Однако у папоротников пойкилогидричность осуществляется на иной структурной и, возможно, физико-химической и биохимической основе, чем у водорослей, лишайников, мхов и др. За короткие временные промежутки эти растения могут из состояния криптобиоза вернуться к полной жизнедеятельности.

В свете сказанного трудно согласиться с тем, что многие папоротники просто потеряли способность переносить обезвоживание, а у некоторых эта особенность сохранилась [Walter, 1955; Biebl, 1962; Oppenheimer, Halevy, 1962]. Скорее верна точка зрения о вновь приобретенной, так называемой вторичной пойкилогидричности у этих групп растений [Вальтер, 1982].

Относительную ясность в понимание этого сложного феномена – способности противостоять экстремальному и длительному обезвоживанию (дегидратации) и жизнь при недостатке воды – ангидробриоз, внесли M. C. F. Proctor, Z. Tuba [2002] и M. C. F. Proctor [2009].

Помимо контраста между гомойогидрией и пойкилогидрией авторы предлагают видеть разницу между эндогидрией и эктогидрией. Сосудистые растения являются эндогидрическими, поскольку свободная, физиологически важная вода у них находится в ксилеме, а вегетативное тело, благодаря водонепроницаемой и отталкивающей воду эпидерме, хорошо изолировано от внешней среды.

Большинство бриофитов являются эктогидрическими, их физиологически важная вода находится в капиллярных пространствах на внешней поверхности их каулидиев. У них отсутствуют устьица и эффективная кутикула, что приводит к свободному обмену расторами через клеточные стенки.

Устойчивые к обезвоживанию спорофиты папоротника, подобные рассмотренному в этой

статье, выдерживают высыхание (и являются в этой степени пойкилогидрическими), но относятся к эндогидрическим. Гаметофиты же, находящиеся на талломном уровне организации, однозначно пойкилогидричны [Watkins et al., 2007] и эктогидричны. Неудивительно, что для многих папоротников с ксероморфным синдромом характерна бриофилия – обитание в моховых синузиях, хорошо удерживающих воду.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

К меняющимся условиям среды *Ceterach officinarum* приспосабливается благодаря комплексу анатомо-морфологических и функциональных особенностей, прежде всего, разнообразию адаптаций, способствующих поддержанию гидратуры клеток.

Главную роль у этого вида играют структурные адаптации на органном и клеточно-тканевом уровне. Ксерогелиоморфные признаки (объединены, так как обычно перекрываются) на органном уровне – нанизм, розеточная форма роста, редукция площади и кожистость вай; густой покров из трихомов и чешуй, экранирующих инсоляцию. На клеточно-тканевом уровне вода удерживается благодаря относительно толстым пластинкам вай, их мелкоклеточности и пикноморфности, большому числу клеток на единицу площади, высоким значениям удельной поверхности плотности вай (УППВ), дорсивентральности мезофилла, сравнительно густой сети жилок на единицу площади вайи. Мезосциоморфные признаки на клеточно-тканевом уровне – это тонкий слой кутикулы на поверхности эпидермы, извилистые швы ее клеток, гипостоматичность, сравнительно небольшое число устьиц на единицу площади вайи, дифференциация мезофилла на столбчатую и губчатую ткань, минимальные значения отношения поверхности клеток к объему. На биохимическом и функциональном уровне – повышение концентрации осмотически активных веществ, понижение осмотического давления, накопление водоудерживающих химических соединений (катехинов и танинов); способность вай выносить длительное завядание и совершать ксеротропные движения, ограничивающие фотосинтетическую поверхность; на фитоценоотическом – факультативная бриофилия.

Однако у *Ceterach officinarum* есть еще одна адаптивная стратегия, определяющая ритмику его развития в исследованных местообитаниях. В сухое время года в условиях водного стресса и высоких температур он впадает в криптобиоз. Это тот компенсационный механизм, который позволяет ему переносить экстремальные условия жизни на открытых скалах.

Гомойогидричные растения, как известно, тратят много энергии на поддержание постоянного водного режима. Казалось бы, что инактивации жизненных процессов у папоротников (вторичная пойкилогидричность), связанная со способностью переносить ангидробиоз на основе высокого сублетального водного дефицита и восстанавливать гидратуру клеток при наступлении благоприятных условий, – тот механизм, который позволяет им стать в один ряд с цветковыми ксерофитами и делить среду обитания с пойкилогидричными и эктогидричными мхами, а также с суккулентами.

Однако пойкилогидричность у спорофитов папоротников реализуется на иной структурной основе, более эволюционно продвинутой по сравнению со слоевищными растениями. В этом случае у папоротников срабатывает фактор минимизации функций. Он чреват отрицательными последствиями, так как частое состояние криптобиоза, особенно в условиях чередования влажных и длительных сухих сезонов, ведет к разбалансировке углеродного обмена. По-видимому, пойкилогидричность – не самый совершенный и продуктивный способ борьбы с засухой. Словом, ни одна из адаптивных стратегий этого папоротника не является оптимальной.

Выражаю искреннюю благодарность аспирантке С. В. Ковыневой за участие в сборе материала в Крыму, Л. И. Ивановой за помощь в анализе фотосинтетического аппарата папоротников.

ЛИТЕРАТУРА

- Аскеров А. М. Высокогорные папоротники Кавказа // Растительный покров высокогорий. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1986. С. 6–9.
- Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятов А. Г., Джалилова Х. Х., Ильина Г. М., Чубатова Н. В. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2004. 312 с.
- Бобров А. Е. Папоротникообразные высокогорных экосистем СССР // Пространственная структура экосистем. Л.: Геогр. о-во СССР, 1982. С. 102–109.

- Бобров А. Е., Куприянова Л. А., Литвинцева М. В., Тарасевич В. Ф. Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1983. С. 21–22.
- Вальтер Г. Общая геоботаника. М.: Мир, 1982. 264 с.
- Василевская В. К. Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1954. 184 с.
- Горышина Т. К. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1989. 204 с.
- Гуреева И. И. Равноспоровые папоротники Южной Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2001. 156 с.
- Державина Н. М. Адаптации эпилитных папоротников на разных уровнях организации // Сиб. экол. журн. 2015. Т. 22, № 2. С. 175–185 [Derzhavina N. M. Adaptation of epilitic ferns on different levels of structural organization // Contemporary Problems of Ecology. 2015. Vol. 8, N 2. P. 141–147].
- Державина Н. М., Мотылева С. М., Рягузова Т. В. Морфология спор скальных папоротников семейства Aspleniaceae // Актуальные проблемы современной палинологии: материалы XIV Всерос. палинол. конф. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2017. С. 87–89.
- Дикорастущие полезные растения России. Под ред. А. Л. Буданцева и Е. Е. Лесиовской. СПб.: Изд-во СП ХВА, 2001. 663 с.
- Иванова Л. И., Пьянков В. И. Структурная адаптация мезофилла листа к затенению // Физиология растений. 2002. Т. 49. С. 467–480.
- Коновалова Т. Ю., Шевырева Н. А. Папоротники для сада. М.: Кладезь-Букс, 2004. 96 с.
- Крейча И., Якабова А. Альпинарий в вашем саду. Братислава: PRIRODA, 1989. 311 с.
- Мокроносов А. Т. Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата // под ред. А. Т. Мокроносова. Свердловск: Уральский ун-т, 1978. С. 5–15.
- Мокроносов А. Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Наука, 1981. 196 с.
- Biebl R. Protoplasmatische ökologie der Pflanzen. I. Wasser und Temperatur // Protoplasmalogia. 1962. Bd. 12. S. 1–344.
- Bir S. S. Anatomical observations on some Indian members of Asplenoid Ferns // Proc. Indian. Nat. Sci. Acad. Pt B. 1970. Vol. 36, N 4. P. 275–287.
- Burrows G. E. Comparative anatomie of the photosynthetic organs of 39 xeromorphic species from subhumid new South Wales, Australia // Int. J. Plant Sci. 2001. Vol. 162, N 2. P. 411–430.
- Derzhavina N. M. Types of mesophyll in fern fronds and variants of their structural variability // Perspectives in Pteridophytes / Eds S. C. Verma, S. P. Khullar, H. K. Cheema. Bishen Singh Mahendra Pal Singh, Dehradun, India, 2008. P. 227–241.
- Gams S. H. Ökologie der extratropischen Pteridophyten // Manual of Pteridology / Ed. F. Verdoorn. M. Nijhoff, The Hague, 1938. P. 382–419.
- Goebel K. Verzweigung der Farne // Organographie der Pflanzen insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Jena: Fischer, 1928. Bd. 1. S. 25–100.
- Hietz P. Fern adaptations to xeric environments // Fern Ecology. Cambridge: Cambridge University Press, 2010. P. 140–176.
- Kessler M., Siorak Y. Desiccation and rehydration experiments on the leaves of 43 pteridophyte species // Am. Fern J. 2007. Vol. 97, N 4. P. 175–185. doi: [https://doi.org/10.1640/0002-8444\(2007\)97\[175: dareol\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1640/0002-8444(2007)97[175: dareol]2.0.co;2)
- Mitsuta S., Kato M., Iwatsuki K. Stelar structure of Aspleniaceae // Bot. Mag. Tokyo. 1980. Vol. 93, N 1032. P. 275–289.
- Nayar B. K., Kaur S. Gametophytes of homosporous ferns // Bot. Rev. 1971. Vol. 37, N 3. P. 295–396.
- Ogura Y. Comparative anatomy of vegetative organs of the Pteridophytes. Borntraeger, Berlin; Stuttgart, 1972. 502 p.
- Oppenheimer H. R., Halevy A. Anabiosis of Ceterach officinarum Lam. et DC. // Bull. Research Council of Israel. 1962. Vol. 3. P. 127–147.
- Porter J. L. A study of the ecology of *Aspleniums* in Limestone Grikes // Fern. Gaz. 1994. Vol. 14, N 7. P. 245–254.
- Proctor M. C. F. Desiccation tolerance in some British Ferns // Fern Gaz. 2009. Vol. 18. Part 5. P. 264–282.
- Proctor M. C. F., Tuba Z. Poikilohydry and homoiohydric: antithesis or spectrum of possibilities? // New Phytologist. 2002. Vol. 156. P. 327–349.
- Rouschal E. Eine Physiologische Studie an Ceterach officinarum // Flora. 1938. N 132. P. 305–318.
- Schneider H. The Root Anatomie of Ferns: a comparative Study // Pteridology in Perspective. Kew: Royal Botanic Gardens, 1996. P. 271–283.
- Steinbrinck C. Kohäsions-oder hygroskopischer Mechanismus? // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1903. Bd. 21. S. 42–52.
- Stuart Tim S. Revival of Respiration and Photosynthesis in Dried Leaves of Polypodium polypodioides // Planta (Berl.). 1968. Vol. 83. P. 185–206.
- Walker L. R., Mehltreter K., Sharpe J. M. Current and future directions in fern ecology // Fern Ecology. Cambridge: Cambridge University Press, 2010. P. 360–378.
- Walter H. Die Hydratur der Pflanze und ihre physiologisch-ökologische Bedeutung. (Untersuchung über den osmotischen Wert). Jena: G. Fischer, 1931. 174 S.
- Walter H. The Water economy and the hydrature of plants // Ann. Rev. Plant Physiol. 1955. Vol. 6. P. 239–252.
- Watkins J. E., Mack M. C., Sinclair T. R., Mulkey S. S. Ecological and evolutionary consequences of desiccation tolerance in tropical fern gametophytes // New Phytologist. 2007. Vol. 176. P. 708–717. doi: [10.1111/j.1469-8137.2007.02194.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02194.x)

Structural adaptations of fern desiccation-resistant *Ceterach officinarum* Willd. (Aspleniaceae)

N. M. DERZHAVINA

*Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education
“Orel State University named after I. S. Turgenev”
302026, Orel, Komsomolskaya, 95
E-mail: d-nm@mail.ru*

During the study, the structural adaptations of the desiccation-resistant homosporous fern *Ceterach officinarum* Willd were revealed at the organ and cellular-tissue levels. Among them, the main role is played by features that contribute to the maintenance of cell hydration. Xero-heliomorphic signs at the organ level: nanism, area reduction and leatheriness of fronds; dense cover of trichomes and scales. At the cellular-tissue level, water is retained due to the relatively thick blade of fronds, their small cells, a large number of cells per unit area and pycnomorphy, high values of the specific surface area of the fronds (UPW), dorsiventrality of the mesophyll, a relatively dense network of veins per unit area of the frond. Biochemical and functional – by increasing the concentration of osmotically active substances, lowering osmotic pressure, accumulation of water-retaining chemical compounds (catechins and tannins); on the phytocenotic – due to facultative bryophily. Sciomorphic features: at the cellular-tissue level – hypostomaticity, a relatively small number of stomata per unit area of frond, tortuous seams of epidermal cells, minimal values of the ratio of cell surface to volume. Mesomorphic features: differentiation of the mesophyll into columnar and spongy tissue, a thin cuticle layer on the surface of the epidermis, the presence of stomata in the lower epidermis. Another adaptation mechanism that determines the rhythm of fern development is the ability to inactivate life processes and fall into cryptobiosis under conditions of water stress and high temperatures. Unlike poikilohydric ectohydric bryophytes, the sporophytes of this fern, resistant to dehydration, can withstand drying out (and are, to this extent, poikilohydric), but are endohydric. In a word, the poikilohydricity of fern sporophytes is realized on a different structural basis, which is more evolutionarily advanced in comparison with thalloid plants. However, the frequent state of cryptobiosis, especially under conditions of alternating wet and long dry seasons, leads to an imbalance in carbon metabolism. Apparently, poikilohydricity is not the most perfect and productive way to combat drought.

Key words: chasmophyte, cryptobiosis, endohydricity, poikilohydricity, water stress.