

Экологическая морфология папоротника протоэпифита *Lemmaphyllum microphyllum* C. Presl в связи с адаптациогенезом

Н. М. ДЕРЖАВИНА

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

Статья поступила 22.12.2019

После доработки 06.01.2020

Принята к печати 14.01.2020

АННОТАЦИЯ

Изучение экологической морфологии растений – необходимое условие для решения целого ряда фундаментальных и прикладных проблем в области экологии, ботаники, географии и физиологии растений, при проведении глобального и регионального экологического мониторинга, а также в селекции и интродукции растений. Этот подход успешно используется для исследования цветковых растений разных ботанико-географических зон. Папоротники в этом аспекте, как правило, выпадают из поля зрения ботаников. Задачей данной работы явились изучение на разных уровнях организации, от клеточного до организменного, фотосинтетического аппарата спорофита папоротника протоэпифита *Lemmaphyllum microphyllum* и попытка ответа на вопрос о путях его адаптации к условиям существования. Использован лабораторный комплекс анализа морфологии и структуры фотосинтетического аппарата растений – Siam Mesoplant. Он позволил провести комплексный анализ *L. microphyllum* на уровне вай, клеток мезофилла, пластидного аппарата и получить показатели: удельная поверхностная плотность вайи, число клеток на единицу площади вайи, число хлоропластов в одной клетке, толщина вайи, площадь поверхности и объем хлоропластов, площадь и объем клеток и др. Установлено, что, приспосабливаясь к условиям обитания на стволах и ветвях деревьев, а также плоских скальных поверхностях, лишенных гумуса, папоротник задействовал разные органы и функции. Причем полнее всего в его морфологии и анатомии проявились адаптации к световому и влажностному режимам. При этом выработались приспособления как к наиболее полному улавливанию света, так и к защите от его избытка, к уменьшению потери воды и ее выделению. Они возникли на разных уровнях организации и включают сочетающиеся ксеро-, мезо-, гелио- и сциоморфные черты, позволяющие образовывать виду устойчивые популяции в ценозах. Показано, что оптимальной компенсаторной стратегией при сокращении площади вайи явилось развитие на основе полифункциональности хлоренхимы водоудерживающей способности тканей и клеток (суккулентизация), а также совершенствование проводящих элементов ксилемы за счет появления сосудов. Эти характеристики не решили проблему длительного обезвоживания, а позволили переносить только кратковременный водный дефицит. Это дает основание называть такие папоротники скрытыми суккулентами или субсуккулентами.

Ключевые слова: протоэпифиты, нанизм, суккулентизация, адаптивная стратегия, олиготрофия.

Широкую известность в научной литературе приобрели гнездовые и скобочные эпифитные папоротники со своеобразными жизненными формами. Особые структурные свойства позволяют им накапливать значительную массу гумуса – “висячий ярус почв” и принадлежать по классификации F. Went [1940] к гумифилам (гумусовым эпифитам).

Несомненный интерес вызывает и группа папоротников факультативных эпифитов, или протоэпифитов в понимании A. Schimper [1935], не имеющих особых приспособлений для накопления почвы. К ним принадлежат Pteridophyta с ползучими ризомами, использующими большую площадь субстрата (виды родов *Polypodium*, *Lemmaphyllum*, *Microsorium*, *Pleopeltis*, *Pyrrosia* и др.). Многие из них обитают в моховых синузиях, хорошо удерживающих влагу, или растут на голой корке деревьев, лишённой гумуса, являясь гумифобами в понимании F. Went [1940].

Эти растения помимо эпифитного образа жизни способны к обитанию и на скалах, где находят до известной степени сходные условия существования (по принципу экологического эквивалента). Нерегулярное или “пульсирующее” водоснабжение сочетается у них с нехваткой почвы и часто одинаковыми условиями освещения. Поэтому нередко эпифиты ведут петрофитный образ жизни, особенно в северных участках ареала, а скальные растения можно встретить на стволах деревьев. Естественно предположить, что при адаптации к стрессовым условиям среды они также демонстрируют многообразие морфологических (проявляющихся на разных структурных уровнях) и функциональных приспособлений.

В литературе широко представлены разные аспекты жизни папоротников – от экофизиологии до молекулярной биологии. Однако отрывочные сведения об их биоморфологии в связи с адаптациогенезом можно почерпнуть из немногочисленных работ, преимущественно зарубежных ученых [Kornaś, 1977; Lovis, 1977; Hovenkamp, 1986; Page, 2002; Mehltreter, 2008; Mehltreter et al., 2010; Zotz, 2016; и др.].

В этой связи цель работы – выявление путей адаптации к специфическим условиям существования спорофита равноспорового папоротника протоэпифита *Lemmaphyllum*

microphyllum L. на разных уровнях его организации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследования послужил представитель восточноазиатского рода *Lemmaphyllum* C. Presl (Polypodiaceae). В этот род входит небольшое число тропических папоротников, преимущественно эпифитов, реже – петрофитов, встречающихся от Северо-Восточных Гималаев до Таиланда (Сиам) и Японии.

Для осуществления поставленной цели использован материал, собранный автором на о-ве Миядзима (Япония) на стволе *Castanopsis* sp. (эпифит), практически на голой корке с небольшим числом лишайников и на каменных бортах лесного ручья (петрофит).

Для выявления структурных адаптаций *L. microphyllum* исследован на разных уровнях организации: организменном, органно-тканевом и клеточном.

При анализе жизненной формы папоротника использована морфоэкологическая методика И. Г. Серебрякова [1962, 1964], Т. И. Серебряковой [1972] и синтетическая, объединяющая разные классификационные принципы, предложенная Н. И. Шориной [1994].

Для изучения объекта на органно-тканевом и клеточном уровнях применена методика анализа фотосинтетического аппарата растений [Мокроносков, Борзенкова, 1978]. Она позволила провести комплексный анализ *L. microphyllum* на уровне вай, клеток мезофилла, пластидного аппарата.

В работе использован лабораторный комплекс анализа морфологии и структуры фотосинтетического аппарата растений – Siams Mesoplant (г. Екатеринбург, Уральский госуниверситет). Программное обеспечение комплекса реализовано на основе алгоритмов улучшения и преобразования изображений, морфометрии изображений и стереологической реконструкции клеток.

Из средней части 10–20 вай средневозрастных спорофитов сделаны высеки, которые были помещены в 70%-й этанол. Получены следующие количественные характеристики:

– удельная поверхностная плотность вай – сухой вес единицы площади, кг/м². Высушенные при температуре 105 °С десять дисков взвешивали (в 3-кратной повторности).

Расчеты проведены по формуле: УППВ = $M_{\text{сух}} \times 100/10 \times S_d$, где M – сухой вес 10 дисков, кг; S_d – площадь диска, м²;

– число клеток, тыс/м², в единице площади вайи, определено после мацерации тканей в 20%-м растворе КОН при нагревании до 80–90 °С с помощью гемоцитометрической камеры Горяева (ПО “Красногвардеец”, Россия) в 20-кратной повторности в 225 квадратах и микроскопа Биолам Д-13 (“Ломо”, Россия). Расчеты по формуле: $N_{\text{кл}} = (A \times V \times 250 \times 1000)/225S$, где A – число клеток в одном поле камеры; V – объем мацерата; S – общая площадь дисков; 225 – число квадратов в поле камеры; 1/250 – объем одного квадрата камеры;

– число хлоропластов, подсчитано под микроскопом после мацерирования дисков при нагревании в 5%-м растворе CrO₃ в 1 N растворе HCl на водяной бане при 50–60 °С в течение 10–15 мин. Повторность 30-кратная.

При таком подходе ошибка средних величин для большинства показателей не превышала 5 %.

С помощью системы анализа изображений получены мерные показатели: площадь вайи в 10–20-кратной повторности; толщина вайи (м), на поперечных срезах, выполненных замораживающим микротомом (повторность 10-кратная); парциальные объемы тканей (доля площади ткани, занимаемая ею на определенном участке среза); площадь поверхности (S) и объем (V) хлоропластов (м², м³), рассчитанные по двумерным показателям проекций: $S = b \times A$, где A – средняя площадь проекции, коэффициент $b = 4$, $V = (A^2/P) \times \sqrt{(b^3 \times K_n)}$, где P – средний периметр проекции, коэффициент пропорциональности $K_n = 0,11$; площадь (S) и объем (V) клеток при микроскопировании капли мацерата, км², км³. Расчеты проведены по той же формуле, что и для хлоропластов. В зависимости от формы клеток $b = 3,2-4,0$, $K_n = 0,08-0,11$.

Анатомические рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата, морфологические – при использовании бинокля.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфология. У средневозрастных спорофитов *L. microphyllum* довольно тонкие плагиотропные слабоветвящиеся дорсо-



Рис. 1. *Lemmarhyllum microphyllum* (эпифит) (фото автора, Южный Китай)

вентральные ризомы диаметром от 6×10^{-4} до 1×10^{-3} м и длиной 0,15–0,50 м. “Междоузлия” хорошо выражены, их длина (3×10^{-3}) – (8×10^{-3}) м. На дорзальной стороне ризома в двух ортостихах (дистихоидный филлотаксис) расположены небольших размеров диморфные вайи: трофофиллы и трофоспорофиллы (рис. 1). Каждая вайя имеет филлоподий, черешок и пластинку.

Трофофиллы простые, цельные, плоские, мясистые, округлой формы. Их филлоподии высотой до 1×10^{-3} м, черешки длиной (5×10^{-4}) – (3×10^{-3}) м, пластинки вай длиной (7×10^{-3}) – (14×10^{-3}) м, шириной (12×10^{-3}) – (15×10^{-3}) м. Вайи фотометричны: в зависимости от интенсивности освещения они либо прижимаются к субстрату, либо поворачиваются ребром, получая только скользкие лучи солнца. Старые пожелтевшие вайи обычно лежат на субстрате.

На границе между черешком и филлоподием образуется отделительный слой со строго фиксированным местом отделения. D. Phillips и R. White [1967], исследовавшие сочленение вай у Polypodiaceae и Davalliaceae, показали, что оно принципиально отличается от отделительного слоя у цветковых растений. Вторичной меристематической активности, ведущей к образованию отделительного слоя, здесь нет. Отсутствуют также перидерма и специализированная паренхима. Отделительный слой возникает между изодиаметрическими паренхимными клетками филлоподия и вытянутыми клетками коры и эпидермы черешка вайи. После отделения вайи образует-

ся рубец того же типа, что и рубец на месте любого механического повреждения. Оболочки его клеток иногда дают положительную реакцию на лигнин.

Жилкование закрытое, сетчатое (рис. 2). Базальные акроскопические жилки анастомозируют с базальными базископическими. При этом возникают рекуррентные включенные жилки, заканчивающиеся гидатодами.

Продолжительность жизни вай более двух лет, поэтому *L. microphyllum* можно считать вечнозеленым растением.

Трофоспорофиллы обратноузкойцевидной или линейной формы. Их пластинки, длиной (3×10^{-2}) – (4×10^{-4}) м и шириной – (8×10^{-3}) – (1×10^{-2}) м, занимают вертикальное положение на ризомах. Спорангии расположены в виде двух продольных полос, равноудален-

ных от средней жилки и края пластинки (см. рис. 2). Молодые спорангии защищены пельтатными парафизами.

От вентральной стороны ризома отходят придаточные корни длиной до 0,05 м, ветвящиеся до 3–4-го порядка. Они расположены в двух более или менее выраженных рядах. Четкая закономерность в их размещении по отношению к ваям не выявлена.

Растущие верхушки и прилегающие к ним участки ризома густо покрыты пельтатными клатратными чешуями коричневого цвета, варьирующими в размерах и форме (см. рис. 2). Обычно они широкояйцевидные, с неравнозубчатым или пильчатым краем и оттянутой верхушкой, заканчивающейся железистой клеткой. Иногда по краю встречаются одноклеточные волоски.

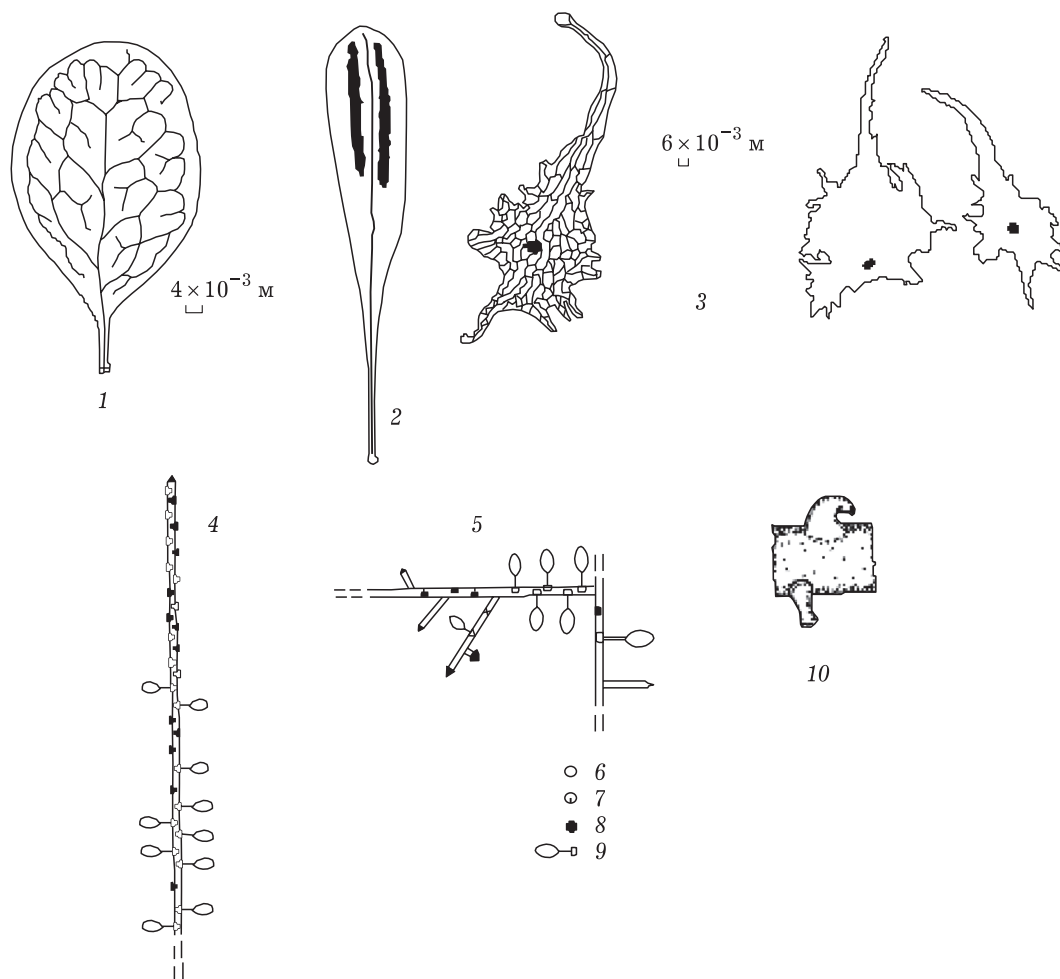


Рис. 2. *Lemnaphyllum microphyllum*: 1 – трофофилл, 2 – трофоспорофилл, 3 – чешуи с ризома, 4 – схема строения ризома с дорзальной стороны (корни удалены), 5 – схема ветвления ризома: 6 – зачаток вайи, 7 – abortивная вайя, 8 – филлоподий, 9 – вайя; 10 – часть ризома с фрагментом корня и зачатком вайи

На значительном протяжении ризом, одетый чешуями, имеет зеленую окраску, лишь в старых участках, лишенных чешуй, его поверхность приобретает коричневый или темно-коричневый цвет.

Чешуи, корни, вайи и боковые ризомы закладываются на верхушке материнской оси. Даже на ранних этапах развития все зачатки четко отличаются друг от друга по внешнему виду и топографии. Зачатки корней меньше зачатков вай и боковых ризомов и располагаются только на нижней стороне оси. Примордии вай находятся на ее верхней стороне в двух ортостихах. Возникают они регулярно, располагаясь так, что между двумя вайями одной ортостихи приходится одна вайя другой ортостихи (см. рис. 2). Интересной особенностью вида является то, что молодые зачатки вай не имеют “улиткообразного” сложения, типичного для большинства папоротников (см. рис. 2). Зачаток сложен пополам, имеет шлемообразную форму и ориентирован трансверсально по отношению к медиане дорсовентрального ризома. У полностью развитой вайи пластинка ориентирована лонгитудинально, т. е. параллельно медиане ризома.

Боковые ризомы закладываются на главной оси нерегулярно, несколько ниже вай и выше корней, обычно посередине “междоузлия” или смещаются почти до супротивного положения к одной из вай. Выявлена тенденция к структурной дифференциации ризомов на магистральные, первое время лишенные вай и боковых ответвлений, захватывающие пространство, и боковые, осваивающие его. Нередко, переплетаясь ризомами, папоротник покрывает значительные площади стволов деревьев или скалистых участков. Годичные приросты ризомов у средневозрастных спорофитов достигают в длину 0,05–0,12 м, поэтому этот папоротник можно назвать длиннокорневищным растением. Маркерами годичных приростов служат филлоподии опавших вай. Изредка на ризомах встречаются замершие зачатки, их приблизительно 3–5 %. Внешне они отличаются от филлоподий опавших вай округлой формой верхушки с маленьким рубцом от замершей вайи.

Анатомия. На поперечном срезе в области “междоузлия” ризом слабо уплощен в спинно-брюшном направлении, т. е. почти радиален. На срезах, сделанных через филлоподий,

он явно дорсовентрален (рис. 3). По периферии поперечного среза в области “междоузлия” находится эпидерма со слегка утолщенными наружными тангентальными стенками клеток (см. рис. 3). Основная паренхима представлена паренхимными клетками, запасющими крахмал, с маленькими межклетниками. В ней встречаются тяжи клеток с флобафенами – темно-коричневыми продуктами окисления танинов, способными удерживать воду. Они встречаются в черешках и ризомах многих папоротников. В основную паренхиму погружены 4–5 меристел. Окружающая каждую из них эндодерма типичного строения: с утолщенными внутренними тангентальными и радиальными стенками клеток. Меристелы образуют фигуру, напоминающую буквы V или U. Такой тип стелы называют *Polypodium*-типом [Verdoorn, 1938; Ogura, 1972] или перфорированной диктиостелой [Schmid, 1982].

Толщина пластинок вай составляет $587,9 \times 10^{-4}$ м. У мезофита *Polypodium vulgare* L. – $261,0 \times 10^{-4}$ м.

Как видно на поперечном срезе пластинки стерильной вайи, верхняя эпидерма состоит из сравнительно мелких, слабовыпуклых, сжатых по высоте покровных клеток (см. рис. 3). Их наружные тангентальные стенки покрыты тонким гидрофобным слоем кутикулы. Они несколько толще внутренних и антиклинальных стенок. На парадермальных срезах клетки эпидермы паренхимны, со слабоизвилистыми стенками и крупными простыми порами в них (см. рис. 3).

Субэпидермально расположен один слой клеток гиподермы. Под ней лежит 6–9-слойная полифункциональная хлоренхима, выполняющая также водозапасающую функцию. Общая доля хлоренхимы в вайе составляет 83,5 %. Ткань слабо дифференцирована на два слоя крупных овальных, почти лишенных выростов клеток палисадной паренхимы. Они постепенно переходят в округлые или сжатые по высоте клетки губчатой ткани с большим числом мелких выростов (рис. 4). У мезофита *Polypodium vulgare* средний объем одной клетки равен $34,8 \times 10^{-18}$ тыс./м³ [Державина, 2015]. У исследованного вида этот параметр составил $386,4 \times 10^{-18}$ тыс./м³. Число и размеры межклетников возрастают по направлению к нижней эпидерме. Среднее число хлоропластов в клетках мезофилла 86,1. Они зани-

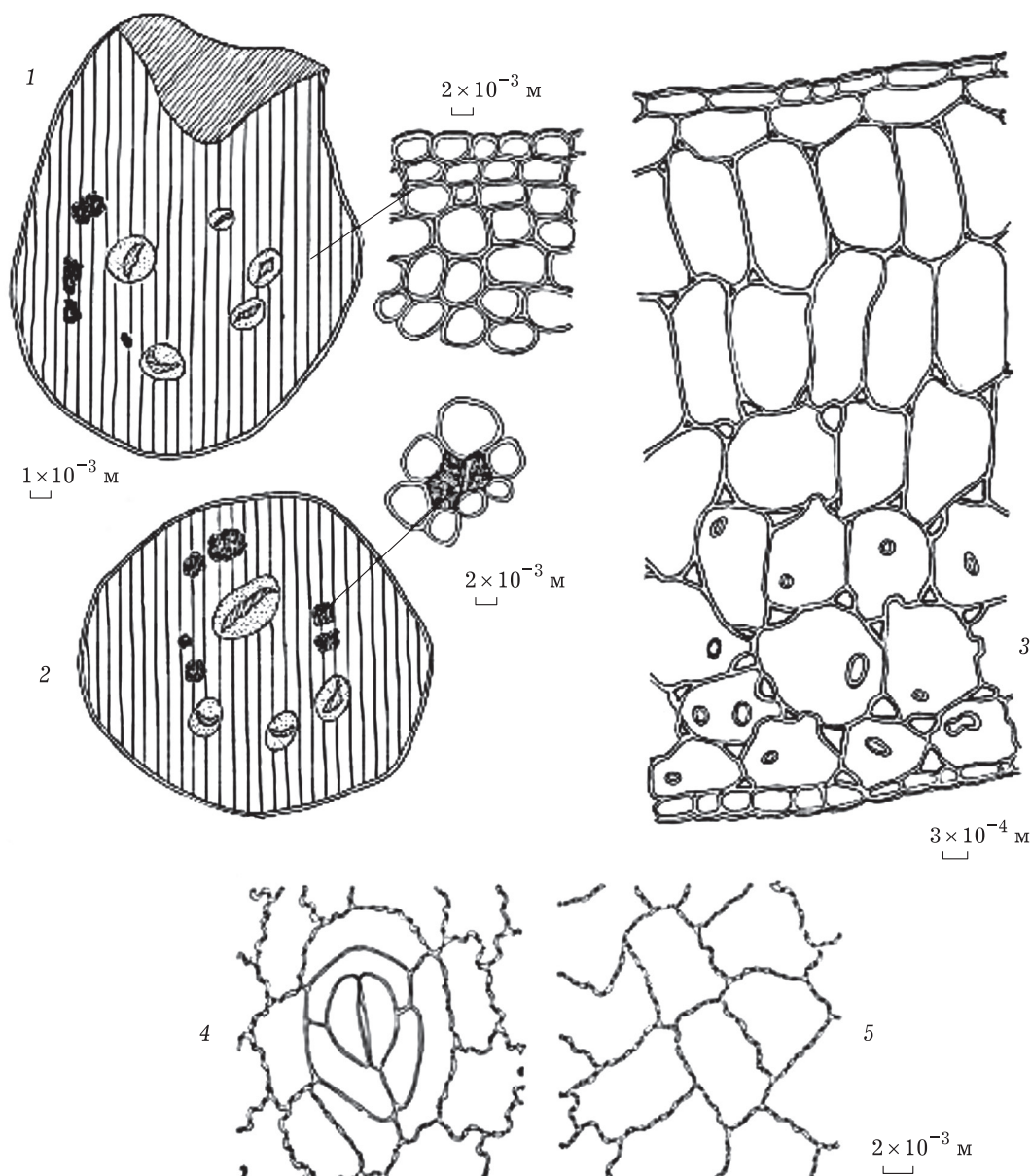


Рис. 3. *Lemnaphyllum microphyllum*: 1 – схема поперечного среза ризома через филлоподий (вверху) и междоузлие (2), 3 – поперечный срез трофофилла, 4, 5 – нижняя и верхняя эпидерма в плане. Объясн. см. в тексте

мают парастробное положение, минимально экранируясь лучам солнца. Объем хлоропластов $181,5 \times 10^{-18} \text{ м}^3$. Удельная поверхностная плотность вай, или сухой вес единицы площади, составляет $426,6 \text{ кг/м}^2$.

У *L. microphyllum* не проявляется закономерность, подмеченная D. F. Parkhurst [1978] у цветковых – у них толстые листья обычно амфистоматичны. Вайи гипостоматические. Устьица располагаются вровень с покровными клетками или слегка погружены. Устьичный аппарат циклоцитный (по: [Sen, Hennipman,

1981], см. рис. 3). Покровные клетки нижней эпидермы снабжены порами и имеют более извилистые стенки по сравнению с верхней эпидермой (см. рис. 3).

Среди проводящих элементов ксилемы в вайе обнаружены как трахеиды с тесно сближенными кольцами, так и пористые сосуды с простой перфорацией на слегка скошенной поперечной стенке (см. рис. 4).

Черешок на поперечном срезе в средней части почти округлой формы с адаксиальной выпуклостью и двумя “ушковидными” выро-

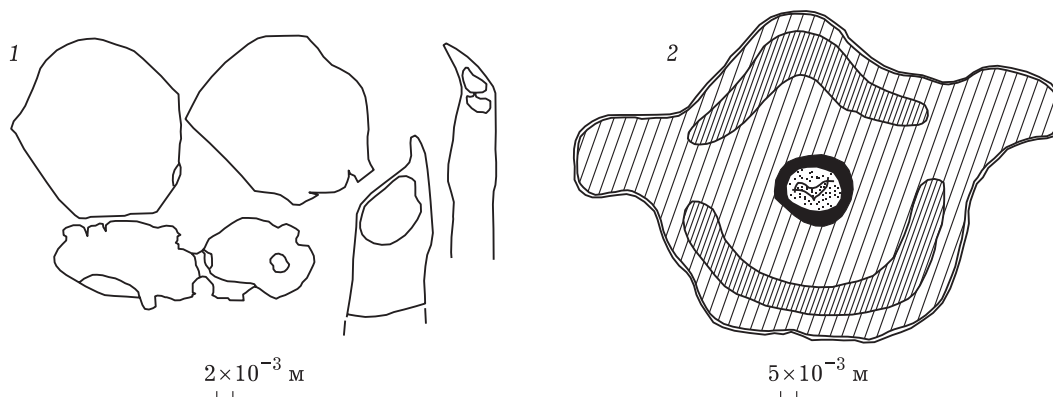


Рис. 4. *Lemnaphyllum microphyllum*: 1 – мацерированный материал: слева – клетки мезофилла; справа – членики сосудов; 2 – поперечный срез черешка. Объясн. см. в тексте

стами (см. рис. 4). Снаружи он одет толсто-стенной эпидермой, покрытой кутикулой. Кора представлена плотно расположенными паренхимными клетками. На поперечном срезе в верхней и нижней частях черешка находятся два мощных тяжа склеренхимы с одревесневшими оболочками. В стенках клеток эндодермы и одном-двух слоях прилегающей к ней основной паренхимы обнаружены флобафены. Пучок включает перицикл, флоэму и двулопастную ксилему. Это так называемый *Humenophyllaceae*-тип черешка (по [Ogura, 1972]).

Корни типичного для сем. *Polypodiaceae* строения, кора – *Davallia*-типа [Schneider, 1996]. Под ризодермой расположены 4–5 рядов экзодермы и склеренхиматизированная внутренняя кора, клетки которой на поперечных срезах лежат радиальными рядами. Напротив лучей протоксилемы в ней находятся клетки с тонкими внешними и толстыми внутренними стенками с большим числом пор. Метаксилема состоит из лестничных трахеид, а протоксилема – из спиральных. Проводящие элементы ксилемы и флоэмы окружены клетками паренхимы.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенный анализ позволяет заключить, что по жизненной форме средневозрастные спорофиты *Lemnaphyllum microphyllum* представлены многолетними безрозеточными длиннотонкокорневищными дорсовентральными ползучими травянистыми вечнозелеными сильно вегетативно разрастающимися неявнополицентрическими гемикриптофитами.

В северных участках ареала *L. microphyllum* нередко селится в моховых синузиях, хорошо удерживающих воду. Это дает основание называть его факультативным бриофиллом.

В понимании К. Goebel [1928] и W. Troll [1937], он принадлежит к акрогенно ветвящимся папоротникам, у которых боковые почки и дочерние оси возникают на материнской оси ризома, вблизи его апекса из промеристем. Такое строение взрослого спорофита соответствует структуре кормуса папоротников, выделенной W. Hagemann [1976] под названием *Polypodium*-тип. Этот же автор ввел в определение побега характеристику пространственных отношений его элементов. По его мнению, типичный побег должен иметь унифациальную радиально-симметричную ось и бифациальные, трансверсально ориентированные по отношению к ней листья. С этой точки зрения исследованный папоротник, имеющий дорсовентральный ризом с лонгитудинально ориентированными вайями, не вполне соответствует этому понятию.

Открытые скалы, на которых селится этот вид, в определенное время суток испытывают сильную инсоляцию и колебания дневных и ночных температур. Под пологом леса интенсивность солнечной радиации значительно уменьшается. Естественно предположить, что слабое звено в его экологических потребностях – это водный стресс, избыточная и недостаточная инсоляция, а также бедность субстрата доступными неорганическими и органическими веществами.

Приспосабливаясь к факторам внешней среды, папоротник задействовал разные органы и функции. Причем полнее всего в мор-

фологии и анатомии проявились адаптации к световому и влажностному режимам. При этом выработались адаптации как к наиболее полному улавливанию света, так и к защите от его избытка, к уменьшению потери воды и ее выделению.

Черты приспособления к определенным внешним воздействиям заметны в структуре одних органов и не проявляются в строении других, т. е. между соответствующим фактором среды и строением тела растения не всегда существует однозначная связь. Так, редукция поверхности листьев у цветковых растений считается ксероморфным признаком. Однако признаки, сходные с ксероморфозом, могут быть вызваны не только водным стрессом, но и “пейноморфозом” – недостаточным азотным питанием, особенно в случае олиготрофии, что вполне приложимо к исследованному папоротнику.

Традиционно густая сеть жилок, как у изученного папоротника, считается признаком ксероморфности. Однако В. А. Васильева и Б. Р. Васильев [1988] показали, что у некоторых представителей мангров, как и у растений тропического дождевого леса, плотная сеть жилок сочетается с низкой транспирацией, т. е. не всегда жилкование – показатель интенсивности транспирации и критерий ксероморфности. Затруднение транспирации у *L. microphyllum* компенсируется развитием гидатод. В условиях повышенной влажности они экскретируют воду, обеспечивая ее приток в вайю через корневую систему. Однако исследованный вид адаптировался не столько к выделению воды, сколько к более или менее длительному ее дефициту.

Мелкоклеточность эпидермы, которая присуща и *L. microphyllum*, эти же авторы [Васильева, Васильев, 1988] рассматривают в качестве показателя неоптимального водного режима.

По поводу функций гиподермы существуют разные точки зрения. Мы придерживаемся мнения, что в одних случаях это место запасаения воды [Hovenkamp, 1986], в других она участвует в снижении транспирации и защищает листья от сильного нагрева [Барыкина, Чубатова, 1980].

Важным отличием суккулентных цветковых от папоротников являются высокая плотность сложения мезофилла и его дифферен-

цировка на несколько специализированных тканей. Толщина пластинок вай исследованного папоротника примерно в два раза больше, чем у мезофита *Polypodium vulgare*, и их можно считать толстыми (по: [Burrows, 2001]). Такая характеристика вай, как крупноклеточность, у полифункционального мезофилла с межклетниками при относительно большой толщине пластинок послужила основанием для поиска термина, отражающего особенности этого структурного типа анатомии вай. Среди папоротников отсутствуют высокоспециализированные листовые суккуленты типа Crassulaceae, Aizoaceae с мясистыми листьями, мощной специализированной водо-запасующей паренхимой, высокой водоудерживающей способностью и массой других характеристик. Поэтому папоротники, в отличие от типичных суккулентов, названы “листовыми” субсуккулентами или скрытыми суккулентами [Derzhavina, 2008]. Суккулентизацию вай у исследованного вида, вероятно, можно рассматривать по аналогии с суккулентными видами рода *Pyrrrosia* [Hovenkamp, 1986] как реакцию на условия влажного тропического климата, в котором кратковременная сухость чередуется с обильными ливнями.

Процесс фотосинтеза в естественных условиях, как известно, зависит главным образом от особенностей светового и водного режимов и характера газообмена. Л. А. Иванова и В. И. Пьянков [2002] показали, что чем больше отношение площади клеток к объему, тем выше скорость диффузии CO₂ из внутрилиствого воздушного пространства (межклетников) к хлоропластам (местам карбоксилирования). У *L. microphyllum* при сравнительно большой толщине пластинки вайи и минимальной ее площади по сравнению с другими эпифитами плотность вайи и число клеток небольшие, но при этом объем клеток – максимальный. Средний объем одной клетки мезофилла более чем в 10 раз превышает объем клеток у папоротника мезофита. Чтобы восстановить баланс фотосинтеза на ярком свете, вайи становятся фотометричными, хлоропласты принимают парастрофное положение и ассимиляция преобладает над диссимиляцией в ходе фотодыхания. К тому же поверхность кутикулы отражает падающий на нее свет.

В условиях затенения низкая интенсивность фотосинтеза компенсируется столь же

низкой интенсивностью дыхания, в результате складывается положительный баланс фотосинтеза, позволяющий папоротнику накапливать биомассу. Кроме этого губчатая ткань не только регулирует газообмен, но и обеспечивает более полное поглощение лучистой энергии из-за многократного ее рассеивания в межклетниках, внося большой вклад в ассимиляционный потенциал мезофилла. У исследованного папоротника она выполняет и водо-запасную функцию.

Общая доля хлоренхимы листа у цветковых обычно высока в условиях сильного освещения и оптимального обеспечения влагой. С увеличением степени затенения наблюдается уменьшение доли мезофилла в листе [Иванова, Пьянков, 2002]. Доля хлоренхимы у *L. microphyllum* составляет 83,5 %. Этот показатель близок по значению к общей доле хлоренхимы у папоротника мезофита *Polypodium vulgare* L. – 77,1 %. Высокие значения объема хлоропластов у *L. microphyllum* по сравнению с цветковыми растениями лежат в пределах, типичных для сциофитов. Сухой вес единицы площади его вай имеет значения, характерные для папоротников мезофитов [Derzhavina, 2015].

Наличие сосудов у папоротниковидных – довольно редкое явление. В литературе подробно описаны сосуды орляка с примитивной лестничной перфорацией на скошенной конечной стенке. Не так давно появились сообщения китайских ботаников [Ruijun et al., 1999], изучавших под сканирующим микроскопом мацерированный материал ризомов и корней *Adiantum pedatum* L., *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod., *Osmunda cinnamomea* L. Авторы отмечают, что в конечных стенках трахеальных элементов всех трех видов отсутствует замыкающая пленка. Это позволило считать проводящие элементы сосудами. Специализация ксилемы у *L. microphyllum* привела к появлению сосудов, которые служат целям эффективного транспорта воды и обеспечения максимальной фотосинтетической активности вай.

Проведенное исследование позволяет заключить, что пути адаптации к условиям существования на стволах и ветвях деревьев, а также на плоских скальных поверхностях, лишенных гумуса, проявились на разных уровнях организации и включают сочетающиеся ксеро-, мезо-, гелио- и сциоморфные чер-

ты. Эти характеристики позволяют виду образовывать устойчивые популяции в ценозах.

Приведем наиболее яркие из них, понимая условность их характера. Ведь особенности строения органов растений несут печать приспособлений к целому комплексу факторов среды. Мы лишь подчеркиваем преимущество влияния какого-либо фактора на адаптации.

На организменном уровне это биоморфы со сравнительно длинными ветвящимися функционально дифференцированными ризомами, ползущими по стволам деревьев и плоским поверхностям камней; ряд ксерогелиоморфных черт: нанизм и значительная редукция поверхности вай; вечнозеленость вай, позволяющая фотосинтезировать круглогодично в затененных местообитаниях; фотометричность вай при избыточной инсоляции; покров из чешуй на ризомах не только как защитное приспособление, но и удерживающее влагу и препятствующее избыточному испарению.

На клеточно-тканевом уровне ксерогелиоморфные адаптивные черты выразились в: большой толщине пластинок вай за счет увеличения объема клеток и суккулентизации; наличии отделительного слоя у вай, служащего потенциальной возможностью сбросить их при наступлении экстремальных ситуаций; сравнительно мелких клетках эпидермы, облегчающих светопроницаемость вай и играющих роль светофильтра в условиях затенения; защитном слое кутикулы на поверхности эпидермы; наличии полифункциональной гиподермы; сравнительно густой сети жилок на единицу площади вайи как показателе снижения интенсивности транспирации; появлении сосудов; парастрофном положении хлоропластов, относительно высоком их объеме и числе; накоплении флорафенов, хорошо удерживающих воду.

Сциоморфные признаки проявились в гипостоматичности и небольшом погружении устьиц; присутствии гидатод, свидетельствующих об ослабленной транспирации; о наличии мезофилла со слабо развитой палисадной тканью и хорошо выраженной губчатой паренхимой с отростками у клеток; высоких значениях объема хлоропластов; минимальных значениях отношения поверхности клеток к объему.

Этот вид на основании сказанного можно считать гомойогидричным скрытым суккулент-

том, сциогелиофитом, олиготрофом, факультативным бриофитом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе адаптивной эволюции *L. microphyllum* оптимальной компенсаторной стратегией при сокращении площади вай явилась суккулентизация – развитие на основе полифункциональности хлоренхимы водоудерживающей способности тканей и клеток, а также совершенствование проводящих элементов ксилемы.

Суккулентизацию обычно рассматривают [Гамалей, Шийрэвдамба, 1988] как самый сложный адаптивный ответ на специфические ксеротермические условия. Однако у *L. microphyllum* суккулентность вай на основе полифункциональности мезофилла не решает проблему длительного обезвоживания, а позволяет выносить только кратковременный водный дефицит. У него отсутствуют присущая типичным листовым цветковым суккулентам мощная специализированная водозапасающая паренхима и масса других признаков.

На примере исследованного вида подтверждается мнение, что по целому ряду структурных и функциональных характеристик папоротники конвергентно приближаются к цветковым растениям, но далеко им не тождественны.

Искренне признательна профессору Н. И. Шориной за предоставленный для исследования материал, профессорам К. Кондо и И. В. Татаренко – за возможность принять участие в организованной ими экспедиции, Л. А. Ивановой – за помощь при изучении фотосинтетического аппарата папоротников.

ЛИТЕРАТУРА

- Барыкина Р. П., Чубатова Н. В. О некоторых чертах строения листьев вечнозеленых представителей семейства Berberidaceae Juss // Вестн. МГУ. Сер. 16, Биология. 1980. № 1. С. 25–37.
- Васильева В. А., Васильев Б. Р. Морфологическое и анатомическое строение листа некоторых представителей мангров // Вестн. ЛГУ. 1988. Сер. 3, вып. 1, № 3. С. 24–32.
- Гамалей Ю. В., Шийрэвдамба Ц. Структурные типы пустынных растений // Пустыни Заалтайской Гоби. Характеристика растений-доминантов. Л., 1988. С. 45–67.
- Державина Н. М. Адаптации эпилитных папоротников на разных уровнях организации // Сиб. экол. журн. 2015. № 2. С. 175–185. [Derzhavina N. M. Adaptation of epilithic ferns on different levels of structural organization // Contemporary Problems of Ecology. 2015. Vol. 8, N 2. P. 141–147].
- Иванова Л. А., Пьянков В. И. Структурная адаптация мезофилла листа к затенению // Физиология растений. 2002. Т. 49, № 3. С. 467–480.
- Мокронос А. Т., Борзенкова Р. А. Методика количественной оценки структуры и функциональной активности 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. Сер. Ботаника. М.: ВИНТИ, 1972. Т. 1. С. 84–169.
- Шорина Н. И. Экологическая морфология и популяционная биология представителей подкласса Polypodiidae: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1994. 34 с.
- Burrows G. E. Comparative anatomy 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. Cheenia. Dehradun: Bishen Singh Mahendra Pal Singh, 2008. P. 227–241.
- Goebel K. Verzweigung der Farne // Organographie der Pflanzen insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Jena: Fischer, 1928. Bd. 1. S. 25–100.
- Hagemann W. Sind Farne Kormophyten? Eine Alternative zur Telomtheorie // Plant. Syst. Evol. 1976. B. 124. S. 251–277.
- Hovenkamp P. A monograph of the genus *Pyrrosia* (Polypodiaceae). Leiden: Brill. Leiden Univ. Press, 1986. 128 p.
- Kornaś Jan. 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.
- Mehltreter K. Phenology and habitat specificity of tropical ferns // Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2008. P. 201–221.
- Mehltreter K., Walker L. R., Sharpe J. M. Fern Ecology. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2010. 444 p.
- Ogura Y. Comparative anatomy of vegetative organs of the Pteridophytes. Berlin; Stuttgart: Borntraeger, 1972. 502 S.
- Page C. N. Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview // Rev. Palaeobot. & Palynol. 2002. Vol. 119, N 1. P. 1–33.
- Parkhurst D. F. The adaptive significance of stomatal occurrence on one or both surfaces of leaves // J. Ecol. 1978. Vol. 66. P. 367–383.
- Phillips D. A., White R. A. Frond articulation in species of Polypodiaceae and Davalliaceae // Amer. Fern. J. 1967. Vol. 57, N 2. P. 78–88.
- Ruijun Li, Dawei Zhang, Henqiang Zhang. Scanning electron microscope observations on the vessels of ferns:

- Adiantum*, *Matteuccia* and *Osmunda* from Heilongjiang province, China // Int. J. Plant. Sci. 1999. Vol. 160, N 3. P. 595–602.
- Schimper A. F. W. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena: Gustav Fischer, 1935. 588 S.
- Schmid R. The terminology and classification of steles: Historical perspective and the outline of system // Bot. Rev. 1982. Vol. 48, N 4. P. 817–931.
- Schneider H. The Root Anatomie of Ferns: a comparative Study // Pteridology in Perspective. Kew: Royal Botanic Gardens, 1996. P. 271–283.
- Sen U., Hennipman E. Structure and ontogeny of stomata in Polypodiaceae // Blumea. 1981. N 27. P. 175–201.
- Troll W. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzten. – Berlin: Borntraeger, 1937. Bd. 1. Teil. 1. S. 309–516.
- Verdoorn Fr. Manual of Pteridology. The Hague. M. Nijhoff. 1938. 640 p.
- Went F. W. Soziology der Epiphyten eines tropischen Urwaldes // Ann. Jard. Bot. Buitenz. 1940. Vol. 50. P. 1–98.
- Zotz G. Plants on Plants – The Biology of Vascular Epiphytes. New York: Springer-Verlag, 2016. 282 p.

Ecological morphology of the protoepiphytic fern *Lemmaphyllum microphyllum* C. Presl in connection with adaptatiogenesis

N. M. DERZHAVINA

Orel State University named after I. S. Turgenev
302026, Orel, Komsomolskaya str., 95
E-mail: d-nm@mail.ru

The study of the ecological morphology of plants is a necessary condition for solving a number of fundamental and applied problems in the field of ecology, botany, geography and physiology of plants, when conducting global and regional environmental monitoring, as well as in the selection and introduction of plants. This approach is successfully used for the study of flowering plants of different botanical and geographical zones. Ferns in this aspect tend to fall out of the field of view of botanists. The aim of this work was to study at different levels of organization from the cellular to the organizational photosynthetic apparatus of the fern sporophyte protoepiphyte *Lemmaphyllum microphyllum* and attempt to answer the question about the ways of its adaptation to the conditions of existence. The laboratory complex of analysis of morphology and structure of photosynthetic apparatus of plants-Siams Mesoplant was used. It allowed us to conduct a comprehensive analysis of *L. microphyllum* at the level of fronds, mesophyll cells, plastid apparatus and obtain indicators: specific surface density of fronds, the number of cells per unit area of fronds, the number of chloroplasts in one cell; fronds thickness, surface area and volume of chloroplasts, area and volume of cells, etc. It was found that adapting to living conditions on the trunks and branches of trees, as well as flat rock surfaces devoid of humus, the fern involved different organs and functions. At that completely in its morphology and anatomy showed adaptations to light and humidity mode. At the same time, adaptations were developed both for the most complete capture of light, and for protection from excess light, to reduce the loss of water and its release. They have appeared at different levels of organization and include combined xero-, meso-, helio- and sciomorphic traits that allow the species to form stable populations in cenoses. It is shown that the optimal compensatory strategy was, when reducing the area of fronds, the development of water-holding capacity of tissues and cells on the basis of polyfunction of chlorenchyma (succulentization), as well as the improvement of the conductive elements of the xylem due to the appearance of vessels. These characteristics did not solve the problem of long-term dehydration, but allowed only a short-term water deficit to be tolerated. This gives reason to call such ferns hidden succulents or subsucculents. It was shown that the optimal compensatory strategy was, with a reduction in the fronds area, the development of the water-holding ability of tissues and cells (succulentization) based on the multifunctionality of the chlorenchyma, as well as the improvement of the conductive elements of xylem due to the appearance of vessels. These characteristics did not solve the problem of prolonged dehydration, but allowed only a short-term water deficit to be tolerated. This gives grounds to call such ferns hidden succulents or subsucculents.

Key words: protoepiphytes, nanism, succulentization, adaptive strategy, oligotrophy.