

## Своеобразие анатомо-морфологической структуры равноспорового папоротника *Woodsia glabella* R. Br. (Woodsiaceae) в связи с петрофитным образом жизни

Н. М. ДЕРЖАВИНА

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

Статья поступила 28.05.2022

После доработки 13.06.2022

Принята к печати 14.06.2022

### АННОТАЦИЯ

В данной статье рассмотрена реализованная на морфологическом и анатомическом уровне проблема специализации скальных папоротников к воздействию факторов внешней среды. Целью статьи явился анализ анатомо-морфологической структуры равноспорового папоротника *Woodsia glabella* для выявления ее корреляции с петрофитным образом жизни в высоких широтах. *Woodsia glabella* – голарктический вид, собран в Республике Коми, в национальном парке “Югыд-ва” в расселинах скал с моховым покровом. На основе исследования установлено, что у этого облигатного петрофита (хазмофита) на разных уровнях организации выявляется взаимосвязь между чертами структуры и экстремальными условиями обитания на сырых скалах. На организменном и органном уровнях это – нанизм спорофитов, позволяющий розеточной короткокорневищной биоморфе занять более теплую приземную экологическую нишу; дерновинная жизненная форма, долго сохраняющиеся черешки вай, защищающие почки от иссушающего воздействия холодных ветров, высоких температур, избыточной инсоляции и транспирации; дерновина участвует и в накоплении собственного гумуса, обеспечивая геофитизацию, в которой важную роль играет бриофилия; перистость вай, увеличивающая общую фотосинтетическую поверхность в условиях вегетации в течение короткого лета; летнезеленый феноритмотип, адекватный климату; тенденция к листопадности и способность переходить к спороношению на ранних фазах онтогенеза при разновременном созревании спорангиев. На клеточно-тканевом уровне – это тонкие пластинки перьев; крупные, содержащие хлоропласты клетки эпидермы с извилистыми антиклинальными стенками; гипостоматичность; гомогенный рыхлый мезофилл; низкие значения сухого веса пластинок; небольшое число относительно крупных устьиц на единице площади; наличие в черешках вай флобафенов, повышающих устойчивость папоротника к меняющимся условиям среды. Это исследование может пролить свет на решение многих вопросов, стоящих перед современной ботаникой: проблемы структурной эволюции растений, в основе которой лежат процессы дифференциации и специализации, диагностику видов, адаптационез, учение о жизненных формах и др.

**Ключевые слова:** геофитизация, “дерновинная” биоморфа, нанизм, петрофит, феноритмотип, хазмофит.

### ВВЕДЕНИЕ

Организмы, обитающие выше уровня почвы, F. Gessner [1956] назвал эпибионтами (от греч. *epi* – на, *biontos* – живущий). Он © Державина Н. М., 2022

различал эпифобы (от греч. *phòbos* – страх) или эпиксены (от греч. *xénos* – чужой), живущие более или менее близко к уровню почвы или на почве, и эпифилы (от греч. *philēō* –

люблю), предпочитающие жизнь выше уровня почвы. Последний термин вряд ли можно считать удачным, так как он созвучен имеющему иной смысл термину эпифиллы (от греч. *phýllum* – лист), т. е. растения, поселяющиеся на листьях других растений. В широком смысле слова эпифиты могут включать, вероятно, и эпифиты (от греч. *phytòn* – растение) – растения, обитающие на других растениях, и эпилиты (от греч. *lithos* – камень) – растения, приуроченные к каменистым субстратам.

Н. Gams [1938] для обитателей скал предложил термин эпипетрофиты (от греч. *pétra* – камень), подчеркивая, что в умеренных и холодных регионах ими являются те растения, которые в тропиках и субтропиках часто ведут эпифитный образ жизни. Это, пожалуй, один из наиболее точных терминов, правда несколько громоздкий.

В русской ботанической литературе эпилиты обычно называют литофитами (литофильная растительность) и петрофитами (петрофильная растительность). В зарубежной литературе большей частью распространены термины эпилиты и литофиты.

Растения, обитающие в расщелинах скал, традиционно называют хазмофитами (от греч. *cháσμα* – щель, зев, зияние). Ботаники, исследовавшие растения – эпилиты (в том числе и папоротники), всегда делили их на две группы: факультативные и облигатные [Шагапсоев, 1987, 1996; Храпко, 1996; Гуреева, 2001; и др.].

Большинство папоротников каменистых субстратов обитает в лесной зоне умеренного, субтропического, субэкваториального и экваториального климата. Однако многие виды (особенно голарктические) расселяются далеко за границы лесов, как в высотном направлении, так и в широтном.

На жизнь папоротников петрофитов влияет комплекс абиотических и биотических факторов среды, а также наследственная природа этих растений. Наиболее ярко своеобразие их структуры проявляется в экстремальных условиях обитания. Речь идет прежде всего о папоротниках высокогорий и высоких широт, а также об обитателях сухих открытых скал. Несомненный интерес в этом отношении представляет изучение структурных и иных особенностей тех из них, которые колонизируют различные формы рельефа: курумы,

моренные гряды, осыпи, застывшие глыбы лавы, занимая на них разные микробиотопы – плоские поверхности (карнизы, террасы), миниатюрные выступы, морозобойные трещины (в рыхлых горных породах), щели разной глубины, ниши под глыбами горных пород и т. п.

Исследование анатомо-морфологической структуры скальных папоротников может пролить свет на решение многих вопросов, стоящих перед современной ботаникой: проблемы их структурной эволюции, в основе которой лежат процессы дифференциации и специализации, диагностики видов, адаптогенез, учение о жизненных формах и др.

К числу таких папоротников относится *Woodsia glabella* R. Br. (Woodsiaceae) – вудсия гладковатая – голарктический (арктический горный) вид, облигатный петрофит, хазмофит. Обитает в высокогорном, реже – в лесном поясе [Пяк, 2003], на высотах до 1500–3000 м в расщелинах тенистых, влажных скал [Шмаков, Киселев, 1995], преимущественно известняковых, реже – гранитных. Встречается вудсия и на хлоритовых сланцах [Красноборов, 1976]. Для ее местообитаний характерны суровые зимы, длящиеся с октября до конца апреля, со средними температурами ниже 20 °С. Таяние снега начинается только в мае, а максимальное количество осадков приходится на лето. Для северных участков ареала этого вида характерны “белые ночи”.

М. Т. Мазуренко [1986] называет этот вид в числе арктоальпийских папоротников. А. Е. Бобровым [1982] *Woodsia glabella* включена в число видов с арктомонтанным и бореально-субальпийским типами ареалов. А. М. Аскеров [1986] относит этот вид на Кавказе к числу альпийских папоротников, входящих в субнивальный и нивальный пояса и живущих на скалах, мелкообломочных россыпях, осыпях, моренах.

В Южной Сибири этот вид лесного пояса И. И. Гуреева и Е. Е. Тимошок [2004] наряду с другими папоротниками считают высокогорным.

Общее распространение вудсии: Европа, Азия, Северная Америка.

На примере этого растения предпринята попытка осознания специализации скальных видов к агрессивному воздействию факторов внешней среды, реализованной на морфологическом и анатомическом уровне.

В связи с вышесказанным в настоящей работе представлены результаты изучения анатомо-морфологической структуры равноспорового папоротника *Woodsia glabella* для выявления ее корреляции с петрофитным образом жизни в высоких широтах.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили сборы, проведенные в Республике Коми в национальном парке “Югыд-ва” (напротив пос. Санавож, на левом берегу р. Болбанью в расселинах скалы “Бегемот”; на левом берегу р. Кожим в расселинах между крупными камнями в моховом покрове, в трещинах скал и на корневых вывалах за “Каменной бабой”; на стрелке рек Кожим и Болбанью на высоких скалах (20 м) в расселинах с обильным моховым покровом.

Для изучения морфологической структуры папоротника на организменном и органном уровне использованы различные подходы. Тип ветвления ризома определен на основании представлений W. Troll [1937] и И. И. Гуреевой [2001]. При анализе жизненной формы применена морфозкологическая методика И. Г. Серебрякова [1962, 1964], Т. И. Серебряковой [1972, 1980] и синтетическая, объединяющая разные классификационные принципы, предложенная Н. И. Шориной [1994].

Для анализа анатомических особенностей на клеточно-тканевом уровне выполнены срезы ризома, черешка, вай (парадермальные и поперечные) по общепринятой методике [Барыкина и др., 2004] бритвой от руки и изучены методом световой микроскопии. Объекты измерены окулярмикрометром. Анатомические рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата (РА-4, Россия), морфологические – при использовании бинокуляра МБС-1 (Россия).

Тип устьичного аппарата определен по W. Cotthem [1970], тип черешка – по Y. Ogura [1972].

Поверхность вай изучена на сканирующем микроскопе JEOL JSM 35C (Япония) (БИН РАН им. В. Л. Комарова).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

*Woodsia glabella* обитает как в небольших накоплениях гумуса в мелких трещинах круп-

ных речных утесов, так и в богатых перегноем нишах под крупными глыбами камней вдоль реки и на корневых вывалах.

Растение содержит флавоноиды и дубильные вещества [Дикорастущие полезные растения России, 2001]. Является лекарственным растением с антигельминтными и нормализующими обмен свойствами, которое показано: при инфекциях/инвазиях (дизентерии, гриппе); болезнях пищеварительной системы (энтероколитах); болезнях почек и мочевыводящих путей (нефрите). В силу декоративности и устойчивости к низким температурам вудсия используется для посадки на альпийских и каменистых горках [Коновалова, Шевырева, 2004].

**Морфология.** *W. glabella* является миниатюрным папоротником хазмофитом высотой около 0,10–0,12 м.

У средневозрастных спорофитов короткие, эпигеогенные, ортотропные, реже – косовосходящие, длиной 0,03–0,05 м, радиально-симметричные ризома, вильчато ветвящиеся до 3–4 порядков и более с акротонным усилением, образующие компактные куртины (рис. 1, б). У спороносящих растений вайи монотропные, спиральные, черешковые (длина черешка (0,01)–0,02–0,03 м), расположены розетками вокруг каждой верхушки ризома в числе 5–15 (вертикально- и косорозеточные растения).

Экстремальное воздействие внешней среды, влекущее за собой редукцию размеров растения, компенсируется полимеризацией его структур: плотным расположением вай на верхушках нескольких осей ризома. Это сходство с плотно расположенными побегами цветковых растений побудило А. П. Хохрякова [1979] воспользоваться применительно к папоротникам условным термином “дерновинная жизненная форма”.

Средневозрастные спорофиты вудсии представлены несколькими почти параллельно расположенными верхушками ризомов со “щеточками” находящихся вокруг них оснований черешков (см. рис. 1, б). “Щеточка” – выражение, принятое в определителях, ее наличие – морфологический признак-маркер, являющийся таксономическим для рода *Woodsia*. “Щеточка” возникает благодаря формированию в черешке на определенной высоте делительного слоя, поэтому растения после

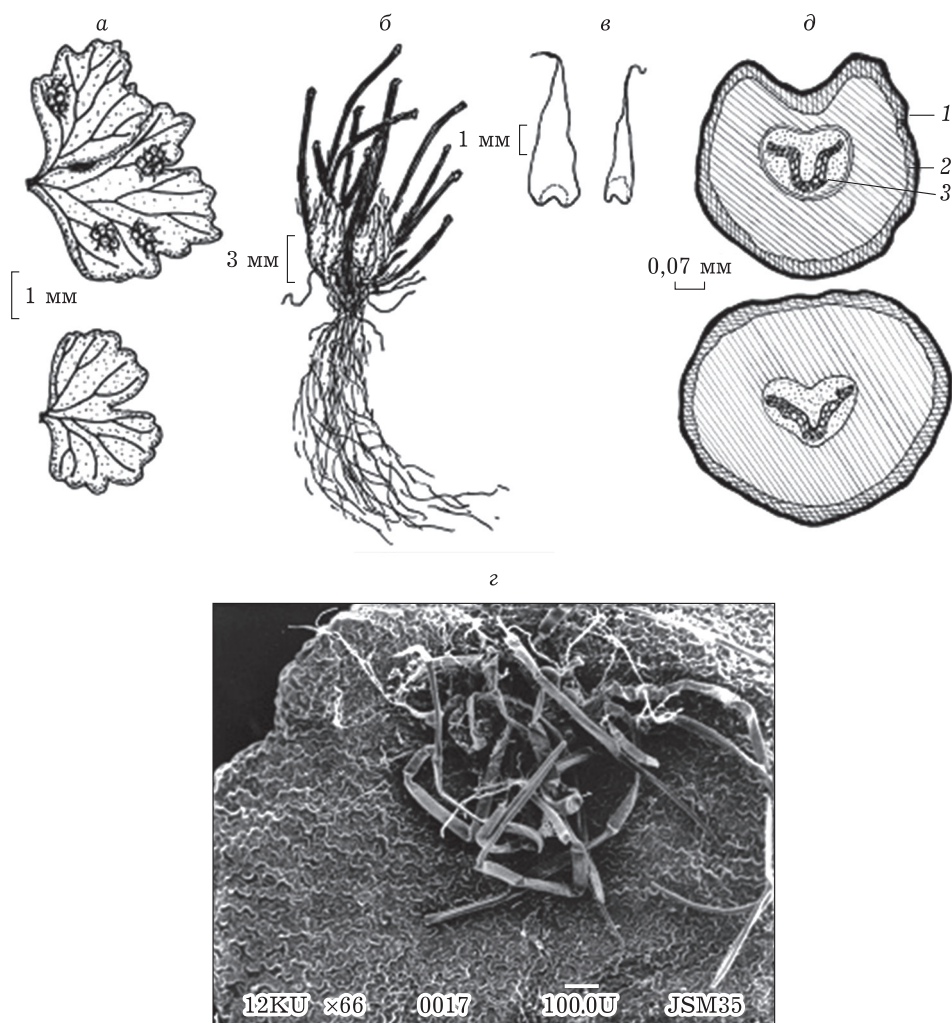


Рис. 1. *Woodsia glabella*. а – перья вайи: из средней части пластинки (верхнее) и нижней; б – ризом с двумя верхушечными почками и черешками опавших вай; в – чешуи с ризома и черешков вай; г – покрывальце соруса в виде волоскоподобных структур под стереосканом; д – схема строения черешка на поперечном срезе под пластинкой вайи (вверху) и в основании: 1 – эпидерма, 2 – склеренхима, 3 – проводящий пучок

опадения пластинок вай оказываются как бы подстриженными. У виргинильных растений сочленение находится на высоте  $\frac{3}{4}$  от основания вайи, у средневозрастных спороносящих – на уровне  $\frac{1}{2}$  длины черешка (это и есть высота “щеточки”).

На оси одного порядка у дефинитивных спорофитов число остатков черешков составляет – 20–30 (включая не перегнившие прошлогодние), а у одного растения их может быть 200 и даже более. Скопления долго сохраняющихся черешков выполняют массу полезных для растения функций: хорошо удерживают частицы пыли, мелкозема, опавшие вайи и т. п. Отмирание ризома с проксимального конца приводит к сенильной пар-

тикуляции растения, а из отдельных рамет возникает компактный клон. Такой способ вегетативного размножения не играет важной роли в самоподдержании ценопопуляций вудсии.

Корни отходят по одному от каждого филлоподия вайи, ветвятся до 3-го порядка. У старых спороносящих растений они образуют густую войлокообразную массу, удерживающую растения в расщелинах камней.

Весь ризом покрыт не только плотно расположенными остатками черешков отмерших вай и корнями, но и трихомами, поднимающимися на черешки. Трихомы узкотреугольной формы с заостренной или узкооттянутой верхушкой и базальным прикреплением, од-

ноцветные, желтовато-коричневые (рис. 1, в). Иногда в их основании или в верхней части выделяются группы клеток с темно-коричневыми оболочками. Длина трихом  $(0,3 \times 10^{-2}) - (0,45 \times 10^{-2})$  м, ширина  $-(0,5 \times 10^{-3}) - (0,6 \times 10^{-3}) - (0,14 \times 10^{-2})$  м.

Вайи – перистые (число пар перьев 1-го порядка – 5–12–(16)), линейные, длиной 0,03–(0,08)–0,10 м, шириной 0,006–0,008–(0,012) м, с перьями первого порядка различной формы (рис. 1, а). Перья в верхней части вайи узко- или широкояйцевидные, перисто-лопастные, перисто-раздельные или перисто-рассеченные с неравнобоким основанием и тупой верхушкой. В средней части вайи перья округло-треугольные, 2–3-раздельные, с зубчатым краем или рассеченные на 3–5 сегментов с клиновидным или усеченным основанием и тупой верхушкой.

Перья вайи в основании пластинки – от широкотреугольных тройчаторассеченных до цельных дваждылопастных с зубчатым краем. Филлоподии вай темно-коричневого цвета, не утолщены, а лишь слегка изогнуты наружу. Вайи, как было отмечено, с сочленением, т. е. этот папоротник проявляет тенденцию к “листопадности”.

Площадь пластинки вайи у этого миниатюрного растения по сравнению с другими папоротниками сравнительно невелика и составляет  $3,9 \times 10^{-4}$  м<sup>2</sup> [Державина, 2015].

Жилкование открытое, пальчато-дихотомическое (см. рис. 1, а). Сухой вес единицы площади вайи составляет 15,07 кг/м<sup>2</sup>. Эти значения несколько ниже характерных для папоротников гигромезофитов, что подтверждается обитанием вудсии в местах со значительным увлажнением субстрата и воздуха. Для сравнения: у гигромезофита *Bolbitis subcordata* – 40,0 кг/м<sup>2</sup> [Derzhavina, 2008].

Спороношение отмечено не только у взрослых спороносящих растений, но и находящихся в имматурном возрастном состоянии. Это свидетельствует не только об асинхронности развития особей вудсии, но и о быстроте прохождения некоторыми из них отдельных онтогенетических состояний или об их выпадении. Подобные сведения приводит И. И. Гуреева [2001] для петрофита *Asplenium rutamuraria* L., обитающего в сухих условиях.

Сорусы смешанного типа с одновременным созреванием спорангиев расположены на концах жилок. Ложка соруса плоское, по-

крывальце в виде волоскоподобных структур (рис. 1, г). По данным Т. К. Кутафьевой [1972], споры бобовидные, билатеральные, вогнуто-выпуклые или плосковыпуклые, периспорий пленчатый, мелкоскладчатый. Длина в периспории  $(0,49 \times 10^{-4}) - (0,54 \times 10^{-4})$  м, ширина  $(0,38 \times 10^{-4}) - (0,43 \times 10^{-4})$  м,  $n = 33, 38, 39, 41$ .

Споры прорастают по *Vittaria*-типу. Развитие проталлиума идет по *Aspidium*-типу [Nayar, Kaur, 1971; Арнаутова, 1988]. В культуре споры прорастают довольно быстро – в течение двух недель. Однако дальнейшее развитие и переход в стадию зрелости растянуты во времени: сердцевидный таллом формируется через 7–8 недель, а гаметангии – через 10–12 недель после прорастания. Таллом однослойный, лишь “подушка” состоит из 3–4 слоев клеток. Диагностическим признаком гаметофита является наличие на талломе одноклеточных железистых трихомов, одетых сверху внеклеточным восковым колпачком [Арнаутова, 1988]. Можно лишь предполагать, что этот колпачок в какой-то степени ограничивает испарение с поверхности трихомов.

**Анатомия.** Корни имеют типичное для папоротников строение. Согласно Н. Schneider [1996], кора корней у вудсии *Dennstaedtia*-типа: внутренняя – склеренхиматизирована, внешняя – паренхиматизирована.

Проводящая система ризома представлена диктиостелой.

Толщина пластинок вай составляет в среднем  $14,9 \times 10^{-4}$  м, т. е. они довольно тонкие.

На поперечном срезе при большом увеличении перо первого порядка состоит из сравнительно крупных распланных и квадратных клеток верхней эпидермы с хлоропластами, занимающими апострофное или эпистрофное положение (рис. 2, а). Клетки в плане вытянуты параллельно жилкам, имеют извилистые антиклинальные стенки (рис. 2, б).

Мезофилл гомогенный, состоит из 6–7 слоев уплощенных ветвистых клеток, вытянутых параллельно плоскости пластинки вайи и разделенных крупными межклетниками.

Клетки нижней эпидермы по сравнению с верхней несколько короче по высоте. Они квадратные или округлые, менее ориентированные, содержат хлоропласты, среднее число которых составляет 109.

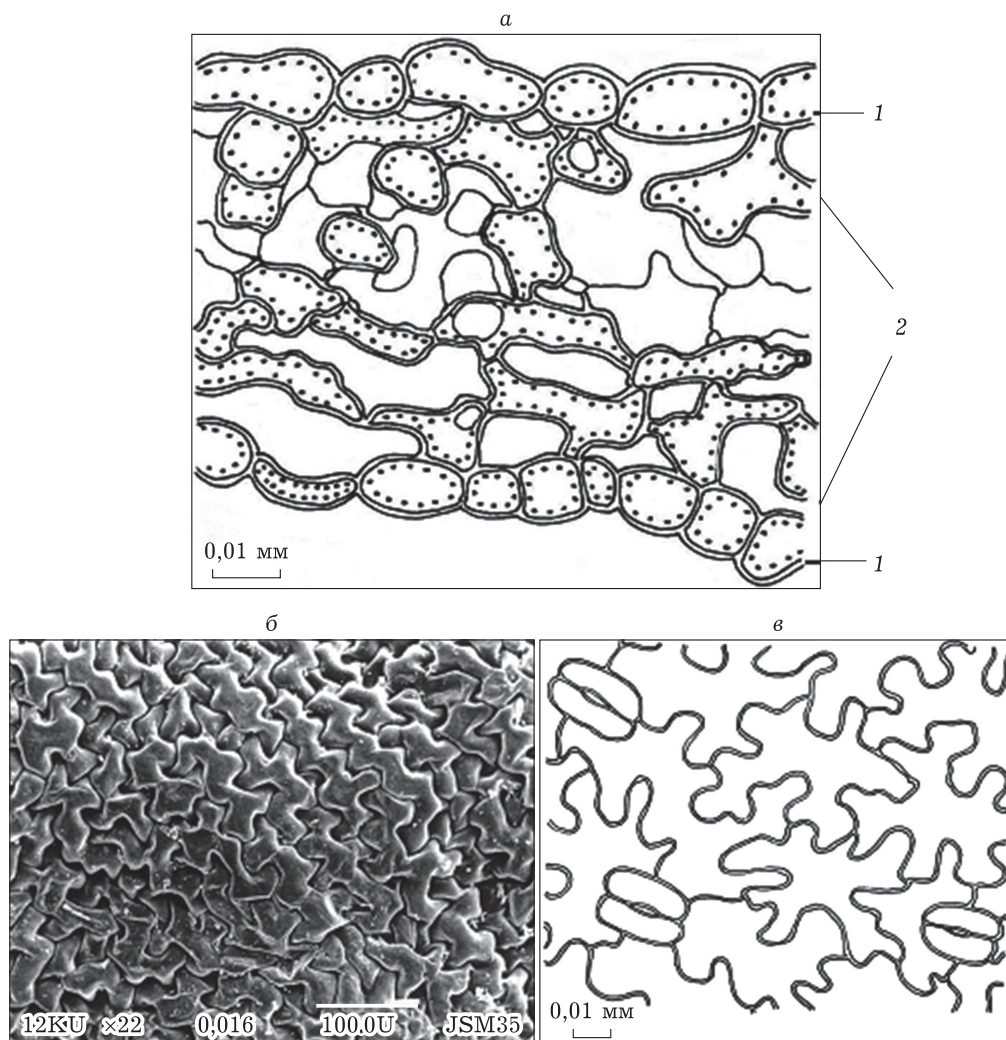


Рис. 2. *Woodsia glabella*. а – поперечный срез пера вайи: 1 – эпидерма, 2 – мезофилл; б – верхняя эпидерма под стереосканом; в – нижняя эпидерма в плане

Вайи гипостоматические. Устьица расположены вдоль пластинки вайи, вровень с покровными клетками, в числе 31 на единице площади. Устьичный аппарат поло- и аномоцитный. Размеры устьиц несколько больше, чем у папоротников-гигромезофитов: длина –  $0,48 \times 10^{-4}$  м, ширина –  $0,34 \times 10^{-4}$  м (рис. 2, в).

Черешок в поперечном сечении под пластинкой вайи овальной формы с адаксиальным желобком. Его ширина в среднем  $0,6 \times 10^{-3}$  м, высота до желобка  $0,5 \times 10^{-3}$  м (рис. 1, д). Эпидерма с одревесневшими равномерно утолщенными оболочками клеток. Субэпидермальное положение занимают 1–2 слоя одревесневших волокон склеренхимы с оболочка-

ми желтого цвета. Н. Froebe [1966] подобные клетки называет “гиподермальной склеренхимой”, содержащей в оболочках флобафены. Один-два слоя клеток паренхимы вокруг пучка тоже имеют оболочки желтого цвета.

Проводящий пучок один, в поперечном сечении повторяющий очертания черешка, с ксилемой V-образной формы. Это моносте-лический *Grammitis*-тип черешка.

В своем основании на поперечном срезе черешок несколько шире, чем под пластинкой вайи, слегка сжат по высоте, сердцевидной формы, с V-образной ксилемой, как под пластинкой вайи. Его ширина  $0,7 \times 10^{-3}$  м, высота –  $0,5 \times 10^{-3}$  м. Число слоев клеток одревесневшей склеренхимы возрастает до 2–3.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что папоротники-петрофиты у северной границы ареалов в высоких широтах часто предпочитают известковые породы: мрамор, мел, гипс, доломит, апатит. *Woodsia glabella*, вероятно, принадлежит к растениям-кальцифилам, поскольку предпочитают субстраты со щелочной реакцией среды (карбонатные и богатые известью породы), однако Н. Gams [1938] встречал ее в Альпах и Скандинавии и на слабокислой почве.

В отношении богатства почвы этот папоротник, вероятно, можно считать мезотрофом с широким диапазоном толерантности по отношению к количеству питательных веществ. Причем почти всегда он обитает в моховых синузиях, как известно, хорошо удерживающих влагу, т. е. является бриофилом [Мазуренко, Хохряков, 1989].

*Woodsia glabella* – папоротник с летнезеленым феноритмотипом, вайи которого живут менее года. Продолжительность их жизни синхронизирована с наступлением теплого сезона. В силу короткого вегетационного периода вудсия, как и многие папоротники северных широт, способна фотосинтезировать во время полярных дней круглые сутки, образуя ассимиляты при низких температурах. Этим объясняется сравнительно быстрое ее развитие в высоких широтах.

Как известно из литературных данных [Barykina, Kramina, 2006], фенольные соединения, к числу которых относятся флобафены, обнаруженные в черешках *Woodsia glabella*, наряду с антоцианами защищают растения от низких температур и ультрафиолетового излучения, повышают устойчивость к грибам, бактериям, вирусам; также флобафены могут усиливать выносливость растений к засухе и демонстрируют антиоксидантную активность. Мы неоднократно наблюдали клетки с флобафенами в вайях, черешках и ризомах скальных и эпифитных папоротников, обитающих как в условиях водного дефицита, так и умеренного увлажнения.

Адаптивный ответ вудсии на кумулятивный эффект факторов среды подчинен известной закономерности: чем экстремальнее температура в горах и в высоких широтах, тем сильнее ее потребность в свете. Поэтому довольно часто этот папоротник на северной границе ареала переходит на открытые скалы южной экс-

позиции. Учитывая специфику местообитаний по температурному фактору, его, по-видимому, следует отнести к микротермам.

Низкорослость (нанизм) высокогорных растений П. Л. Горчаковский [1975] связывает с пониженностью температуры, затрудняющей их корневое питание; со спецификой состава солнечного света в горах, богатого ультрафиолетовыми лучами и с уменьшением энергетических ресурсов в связи с сокращением вегетационного периода. Нанизм этих растений имеет ряд преимуществ, позволяющих легко укрыться в более теплой приземной экологической нише под снегом, в моховом покрове, либо в щелях и углублениях между камнями [Горчаковский, 1975; Мазуренко, 1986].

Если придерживаться мнения W. Troll [1937], который отрицал наличие у папоротников дихотомического ветвления, *W. glabella* принадлежит к акрогенно ветвящимся папоротникам с боковым ветвлением моноподиально нарастающих осей. В соответствии с представлениями о ветвлении у папоротников И. И. Гуреевой [2001], точку зрения которой мы поддерживаем, у этого вида верхушечное (дихотомическое) ветвление при моноподиальном нарастании осей ризомы, компактное расположение которых носит этажированный характер благодаря многократному вильчатому ветвлению осей разных порядков.

В отличие от розеточных цветковых растений, у которых геофитизация осуществляется за счет контрактильных корней, у дерновинных папоротников она возможна благодаря накоплению влагоемкого гумуса между сохранившимися черешками вай. Этот гумус не только защищает верхушечные почки, но и способствует погружению в субстрат эпигеогенных ризомов. По словам М. Т. Мазуренко [1986], “арктические и арктоальпийские папоротникообразные представляют собой геофитизированные дерновинные растения”. Процессы геофитизации у *W. glabella* в какой-то мере напоминают формирование пористого субстрата внутри подушек цветковых растений.

Изученный папоротник по характеру размещения в пространстве его структурных частей и степени их автономности может быть отнесен к моноцентрическим биоморфам. *W. glabella*, как и другие дерновинообразующие папоротники, эффективно вегетативно

не размножается. Для нее характерна поздняя неспециализированная дезинтеграция ризома, сводящаяся к сенильной партикуляции. Происходит она при постепенном отмирании ризома с проксимального конца.

На основании сказанного можно заключить, что жизненная форма *W. glabella* – короткокорневищный вертикальнорозеточный радиально-симметричный дерновиннообразующий летнезеленый травянистый моноцентрический многолетник, гемикриптофит; вегетативно неподвижный, не эффективно вегетативно размножающийся.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование позволяет вскрыть закономерности, которым подчинена структура спорофита *W. glabella*. У этого облигатного петрофита (нанохазмофита) на разных уровнях организации выявлена прямая корреляция между специфическими чертами строения и экстремальными условиями обитания на скалах. На организменном и органном уровне это нанизм (карликовость) спорофитов, позволяющий, благодаря розеточной короткокорневищной биоморфе с массой длинных корней, занять более теплую приземную экологическую нишу и легко укрыться в моховом покрове, под снегом, в щелях, нишах и углублениях между камнями, на осыпях и т. п.; своеобразная дерновинная жизненная форма, не характерная для папоротников-эпифитов, гелофитов и гидрофитов, оптимизирующая его функции в экстремальных условиях; долго сохраняющиеся черешки отмерших вай защищают почки от иссушающего воздействия холодных ветров, высоких температур, избыточной инсоляции и транспирации. Кроме этого дерновина участвует в накоплении собственного гумуса, что обеспечивает геофитизацию, в которой немалую роль играет бриофилия. Она способствует удержанию влаги и погружению почек не только в субстрат, но и моховой покров при формировании эпигеогенных ризомов; вайи небольших размеров благодаря перистости увеличивают общую фотосинтетическую поверхность в условиях вегетации в течение короткого лета.

В связи с тем что этот папоротник далее многих других заходит в высокие широты (ни-

вальный и субнивный пояса), жесткие условия среды упорядочили сезонный ритм его развития, сделав адекватным климату. У него сложился летнезеленый феноритмотип, тенденция к листопадности и способность переходить к спороношению на ранних фазах онтогенеза. Немалую роль в экстремальных условиях существования (прежде всего, при низких температурах) сыграло разновременное созревание спорангиев.

Кроме корреляций морфологического характера выражены и анатомические. Так, на клеточно-тканевом уровне наиболее четко проявились черты вай, связанные с условиями умеренного увлажнения и затенения: тонкие пластинки их перьев; крупные, содержащие хлоропласты, клетки эпидермы с извилистыми антиклинальными стенками; гипостоматичность; гомогенный рыхлый мезофилл; низкие значения сухого веса пластинок; небольшое число относительно крупных устьиц на единице площади.

Важной биологической характеристикой вида и полезной адаптацией явилось накопление в черешках вай флорафенов, повышающих устойчивость папоротника в меняющихся условиях среды.

Искренне признательна д-ру биол. наук Н. И. Шориной (Московский государственный педагогический университет им. В. И. Ленина) за возможность участия в экспедиции и совместные исследования; д-ру биол. наук Т. К. Головки (Уральское отделение РАН, Коми научный центр, Институт биологии) за организацию экспедиции и содействие в обработке материала, канд. биол. наук Л. И. Ивановой за помощь в анализе фотосинтетического аппарата папоротников.

### ЛИТЕРАТУРА

- Арнаутова Е. М. Гаметофиты некоторых видов рода *Woodsia* (Woodsiaceae) // Ботан. журн. 1988. Т. 73, № 2. С. 198–203.
- Аскеров А. М. Высокогорные папоротники Кавказа // Растительный покров высокогорий. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1986. С. 6–9.
- Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятых 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 АН СССР, 1982. С. 102–109.
- Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука, 1975. 283 с.

- Гуреева И. И. Равноспоровые папоротники Южной Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2001. 156 с.
- Гуреева И. И., Тимошок Е. Е. Папоротники на моренных комплексах ледников Центрального Алтая // Сист. заметки герб. по матер. Герб. Крылова. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2004. № 94. С. 3–8.
- 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 epilithic ferns on different levels of structural organization // Contemporary Problems of Ecology. 2015. Vol. 8, N 2. P. 175–185]. doi: 10.1134/S1995425515020043
- Дикорастущие полезные растения России / под ред. А. Л. Буданцева, Е. Е. Лесиовской. СПб.: Изд-во СП ХВА, 2001. 663 с.
- Коновалова Т. Ю., Шевырёва Н. А. Папоротники для сада. М.: Кладезь-Букс, 2004. 96 с.
- Красноборов И. М. Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1976. 380 с.
- Кутафьева Т. К. Морфология спор плаунов, хвощей и папоротников Средней Сибири // Ботан. журн. 1972. Т. 57, № 10. С. 1309–1316.
- 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. 94, вып. 4. С. 64–73.
- Пяк А. И. Петрофиты Русского Алтая. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2003. 202 с.
- 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.
- Серебрякова Т. И. Еще раз о понятии “жизненная форма” у растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85, вып. 6. С. 75–86.
- Хохряков А. П. Жизненные формы папоротникообразных // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1979. № 2. С. 251–264.
- Храпко О. В. Папоротники юга Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 1996. 199 с.
- Шмаков А. И., Киселёв А. Я. Обзор видов семейства Woodsiaceae Евразии. Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 1995. 89 с.
- Шорина Н. И. Экологическая морфология и популяционная биология представителей подкласса Polypodiidae: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1994. 34 с.
- Шхагапсоев С. Х. Литофиты (петрофиты) // Экологические группы растений и их особенности / под ред. Л. Х. Слонова. Нальчик, 1987. С. 46–62.
- Шхагапсоев С. Х. Петрофиты Западной части Центрального Кавказа (анализ, эколого-биологические особенности, научное обоснование охраны и использования): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург, 1996. 40 с.
- Barykina R. P., Kramina T. E. A comparative morphological and anatomical study of the model legume *Lotus japonicus* and related species // Wulfenia. 2006. N 13. P. 33–56.
- Cotthem van W. Comparative morphological study of the stomata in the Filicopsida // Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. Bull. Wat Plantentuin. Belg. 1970. Vol. 30 (6), N 40. P. 81–239.
- Derzhavina N. M. Types of mesophyll in fern fronds and variants of their structural variability. In: Perspectives in Pteridophytes / Eds. S. C. Verma, S. P. Khullar, H. K. Cheema. Bishen Singh Mahendra Pal Singh, Dehradun, India, 2008. P. 227–241.
- Froebe H. A. Die Blattstielbräunung der Farne // Beitr. Biol. Pflanzen. 1966. Vol. 42. P. 287–317.
- Gams S. H. Ökologie der extratropischen Pteridophyten / Ed. F. Verdoorn // Manual of Pteridology. M. Nijhoff, The Hague, 1938. P. 382–419.
- Gessner F. Der Wasserhaushalt der Epiphyten und Lianen / Ed. W. Ruhland // Handbuch der Pflanzenphysiologie. Bd. III. Pflanze und Wasser. Springer, Berlin: Göttingen Heidelberg, 1956. S. 915–950.
- 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.
- Schneider H. The Root Anatomie of Ferns: a comparative Study // Pteridology in Perspective. Kew: Royal Botanic Gardens, 1996. P. 271–283.
- Troll W. Vergleichende Morphologie der höheren Phflanzen. Berlin: Borntraeger, 1937. B. 1 (1). S. 309–516.

# The peculiarity of anatomical and morphological structure of the homosporous fern *Woodsia glabella* R. Br. (Woodsiaceae) in connection with the petrophytic lifestyle

N. M. DERZHAVINA

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

**Summary.** In this article, the problem of specialization of rock ferns to the effects of environmental factors, realized at the morphological and anatomical level, is considered. The purpose of the article was to analyze the anatomical and morphological structure of the homosporous fern *Woodsia glabella* to identify its correlation with the petrophytic lifestyle in high latitudes. *Woodsia glabella* is a Holarctic species collected in the Komi Republic, in the Yugyd-va National Park in the clefts of rocks with moss cover. Based on the study, it was found that this obligate lithophyte (hazmophyte) has a relationship between structural features and extreme living conditions on damp rocks at different levels of the organization. At the organismal and organ levels, this is the nanism of sporophytes, which allows the rosette short-rhizomatous biomorph to occupy a warmer ground-level ecological niche; "bunch" biomorph, long-lasting leaf petioles, protecting the kidneys from the drying effects of cold winds, high temperatures, excessive insolation and transpiration; bunch is also involved in the accumulation of its own humus, providing geophitization, in which bryophilia plays an important role; leaf feathering which increases the overall photosynthetic surface in vegetation conditions during a short summer; a summer-green phenorhythmotype adequate to the climate; a tendency to deciduous and the ability to switch to sporulation in the early phases of ontogenesis with sporangia maturing at different times. At the cellular and tissue level, these are thin feather plates; large, chloroplast-containing epidermal cells with sinuous anticlinal walls; hypostomaticity; homogeneous loose mesophyll; low values of the dry weight of the plates; a small number of relatively large stomata per unit area; the presence of phlobafenes in the petioles that increase the resistance of the fern to changing environmental conditions. This study can shed light on the solution of many issues facing modern botany: the problems of structural evolution of plants, which are based on the processes of differentiation and specialization, diagnostics of species, adaptiogenesis, the doctrine of life forms, etc.

**Key words:** "bunch" biomorph, geophitization, hazmophyte, nanism, petrophyte, phenorhythmotype.