

Опыт синтетического подхода к экологической классификации сосудистых эпифитов

Н. М. ДЕРЖАВИНА

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

Статья поступила 17.01.2019

После доработки 18.02.2019

Принята к печати 20.02.2019

АННОТАЦИЯ

На основе собственных исследований эпифитных папоротников и литературных сведений по эпифитным цветковым обобщена информация об экологических классификациях сосудистых эпифитов и предложена множественная экологическая классификация, в которой сосудистые эпифиты сгруппированы в 3 блока морфофункциональных типов: факультативных (протоэпифитов), облигатных (голоэпифитов) и гемиепифитов. Основным критерий, лежащий в основе этого подразделения, – это степень специализированности растений к эпифитному образу жизни. Каждая группа включает несколько подгрупп, обособленных на основе наличия специальных морфоструктур, обеспечивающих эпифиты питательными веществами и водой при их дефиците, а также для обитания в условиях низкого освещения и повышенной гидратуры. В пределах подгрупп выделены варианты, а в их рамках – преадаптивные и адаптивные механизмы, с помощью которых эпифиты освоили специфическую среду обитания. Также выделены специализированные к эпифитному образу жизни физиолого-функциональные типы.

Ключевые слова: экологическая классификация, протоэпифиты, голоэпифиты, гемиепифиты, преадаптивные и адаптивные механизмы, морфофункциональные и физиолого-функциональные типы.

Эпифитизм, т. е. жизнь растений на стволах и ветвях деревьев (главным образом), широко представлен в разных таксонах, особенно среди водорослей, лишайников, грибов и мхов. Именно присутствие сосудистых эпифитов (папоротникообразных и цветковых) отличает тропический дождевой лес от лесных фитоценозов умеренной зоны [Ричардс, 1961]).

Приблизительно 10 % всех сосудистых растений (83 семейства, 876 родов, около 29 000 видов по W. Kress [1986] и A. Gentry & C. Dodson [1987], 27 614 – по G. Zotz [2013a]) являются эпифитами. 80 % всех сосудистых

эпифитов сконцентрированы в четырех семействах: Orchidaceae, Bromeliaceae, Araceae и Polypodiaceae.

В связи с тем, что даже в пределах одной микроныши на форофите нередко обнаруживается существенное разнообразие форм и функций у обитающих там эпифитов, а благодаря конвергенции у неродственных видов часто выявляются разнообразные сходные структуры и процессы, ученые неоднократно предпринимали попытки классификации эпифитов. В разных классификациях использованы разнообразные подходы и классификационные признаки.

Существующие на настоящий момент классификации эпифитов с учетом исторического подхода можно объединить в следующие направления:

1. *Экологическое*. Авторы [Schimper, 1888; Went, 1895; Pessin, 1925; Oliver, 1930; Lebrun, 1937] выделяли группы эпифитов с учетом специфики местообитания и времени пребывания в нем (в течение всей либо части жизни) – конец XIX – 40-е годы XX в.

2. *Эколого-физиологическое (физиологические)* – это морфологические признаки, сходные у разных растений в данных экологических условиях габитуально и по функциям. В основу классификации положены эфармонические (приспособительные) характеристики эпифитов [Schimper, 1935].

Последующие классификации уточняли и дополняли два прежних подхода [Barkman, 1958; Hosokawa, 1968; Schnell, 1970; Knapp, 1973; и др.] – начало – вторая половина XX в.

3. *Синтетическое*. Классификации базируются на взаимной дополняемости большого числа используемых категорий; допускают классификационный плюрализм [Benzing, 1990; Еськов, 2012; Zotz, 2016] – конец XX – начало XXI в.

Заслуживает внимания одна из самых детальных классификаций эпифитов [Benzing, 1990], синтезирующая построения предшественников. При выделении крупных категорий автор учитывает: степень зависимости эпифитов от форофита, некоторые морфологические характеристики эпифитов, отношение к влажности и свету, способ обеспечения питательными веществами. Причем свет и влажность D. Benzing рассматривает как решающие факторы, определяющие местоположение эпифитов на форофитах.

Важным достоинством этой синтетической классификации является то, что она построена в духе современных классификаций, практикующихся в экологии. Однако категории форм роста (сильно разрастающиеся: древесные или травянистые, слабо разрастающиеся: главным образом травянистые, розеточные: травянистые) могут быть биоморфологически доработаны: розеточные эпифиты, как известно, имеют часто моноцентрические биоморфы (неразрастающиеся), и тогда, по логике, классификация требует включения наряду с сильно- и слабо разрастающимися

эпифитами группу неразрастающихся эпифитов. В итоге розеточные эпифиты, образующие дочерние розетки, как, например, *Nidularium burchellii* Mez (неявнополицентрические биоморфы), попадут в выделенную автором группу слабо разрастающихся эпифитов, поэтому необходимость в выделении группы розеточных эпифитов отпадет.

Выделяя категорию клубневых эпифитов, автор сужает объем группы, не учитывая, что у эпифитных папоротников-мирмекофитов в качестве вместилищ для муравьев служат не клубни, а ризомы, у видов сем. Verbenaceae – междуузлия, у видов сем. Melastomataceae – формикарии. Поэтому этот пункт требует иного названия.

Интересна еще одна попытка, не столько классификации сосудистых эпифитов [Zotz, 2016] (автор привел классификацию на основе работ D. Benzing, лишь несколько модифицировав ее), сколько стремление осмыслить критерии выделения эпифитных растений и осознание предвзятости взглядов на экологию эпифитов, а также критический обзор концепций, фактов и предположений. При этом G. Zotz намеренно рискнул воспользоваться несколькими провокационными утверждениями, дабы стимулировать интерес к исследованию эпифитов. Он, прежде всего, отказался от выделения двух категорий – автотрофов и гетеротрофов, включенных в классификацию D. Benzing [1990], поскольку считает, что паразитические и полупаразитические растения следует вынести за пределы классификаций эпифитов.

Свой вариант классификации эпифитов предлагает А. К. Еськов [2012], ставя цель «четко разграничить градацию эпифитов по экофизиологическим требованиям и экоморфологическим особенностям».

Автор приводит два экологических типа: гелиофилы и циофилы, по-видимому, признавая, что фактор света является ведущим в колонизации форофитов эпифитами. Классификация А. К. Еськова эффективнее выполняла бы свои функции, если бы автор при выделении экологических типов учел отношение эпифитов к фактору влажности, а экофизиологических подтипов – не столько биоморфологию эпифитов, сколько их физиологические особенности, а также характер отношений между разными группами.

Таким образом, очевидна необходимость существенной доработки классификации эпифитов с учетом разнообразных критериев, прежде всего, биоморфологических (габитуальных) признаков и биологических свойств растений, а также включение в нее дополнительных классификационных категорий.

В этой связи цель исследования – разработать множественную экологическую классификацию эпифитов, учитывая подходы других авторов по изучению эпифитных цветковых и собственные исследования эпифитных папоротников.

При этом предлагаемая классификация не претендует на возможность отразить все детали приспособлений организмов к обитанию на форофитах. Дальнейшие разносторонние исследования эпифитных растений наверняка позволят внести коррективы в существующие классификации или создать новые.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Наблюдения за эпифитными растениями и сбор материала проведены в разных ботанико-географических регионах России и за ее пределами маршрутно-экспедиционным и стационарным методами.

На разных уровнях организации (организменном, органно-тканевом и клеточном) исследованы 15 видов папоротников из семейств: *Aspleniaceae* Mett. ex Frank (*Asplenium nidus* L.), *Hymenophyllaceae* Link (*Crepidomanes latealatum* (Bosch) Copel), *Polypodiaceae* Bercht. et J. Presl (*Polypodium vulgare* L., *P. australe* Fee, *P. sibiricum* Sipl., *P. fauriei* Christ, *Lepisorus ussuriensis* (Regel et Maack) Ching, *L. thunbergianus* Kaulf. (Ching), *Lemnaphyllum microphyllum* C. Presl., *Pyrrosia petiolosa* (Christ et Baroni) Ching, *P. longifolia* (N. L. Burm.) Morton, *Microgramma vacciniifolia* (Lansd & Fisch) Cop., *M. piloselloides* (L.) Copel, *Microsorium punctatum* (L.) Copel., *Platyserium willinckii* T. Moore).

С использованием различных методик дана оценка биоморфологии спорофитов, проведен комплексный анализ их фотосинтетического аппарата на уровнях вай, клеток мезофилла и пластидного аппарата. Это послужило основанием для гистологического обзора вай и выделения их структурных типов [Державина, 2006, 2013]. Намечены возможные пути ритмо-

логической эволюции папоротников на основе сравнения исходного вечнозеленого феноритмотипа с производными ритмами, присущими папоротникам умеренных широт [Шорина, Державина, 2015].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Существенным отличием предлагаемой классификации от предшествующих является попытка отразить разноплановость способов и путей адаптаций сосудистых растений к эпифитному образу жизни, а также дополнение категориями симбионтов (с дальнейшей градацией), эпифитов с разными типами фотосинтеза и характеристикой эпифитных папоротников. При этом учтены преадаптивные и адаптивные механизмы растений и использована биоморфологическая категория – морфофункциональный тип (МФТ) [Волков, 2002].

В основе классификации лежит принцип комплементарности используемых категорий, что позволяет не противопоставлять их друг другу, не отвергать какую-либо из них, а для полной экологической характеристики вида учитывать все одновременно.

Выделенные МФТ объединяют крупные блоки сосудистых эпифитов, включают разные биоморфы и экологические группы. Они отражают образ жизни, физиологию, поведенческие реакции, трофические особенности и другие сходные приспособления разных жизненных форм к условиям обитания в конкретных биомах. Морфофункциональные типы, вероятно, – аналоги этологических типов у животных.

Сосудистые эпифиты сгруппированы в три блока морфофункциональных типов:

- I. Факультативные эпифиты (протоэпифиты).
- II. Облигатные эпифиты (голоэпифиты).
- III. Гемиепифиты.

Первый тип включает две группы: без структур и со структурами для обитания в условиях низкого освещения и повышенной гидратуры. Второй тип состоит также из двух групп, обособленных на основе наличия специальных морфоструктур для обеспечения эпифитов питательными веществами и водой (при их дефиците). В пределах групп обособлены подгруппы, а в их рамках – преадаптивные и адаптивные механизмы, с помощью которых эпифиты освоили специфическую среду обитания.

В зависимости от наличия у эпифитов определенного типа углеродного метаболизма и способности поддерживать постоянную гидратуру тканей выделены два физиолого-функциональных типа (ФФТ) эпифитов:

I. С разными типами фотосинтеза.

II. С разными видами водного баланса.

Первый тип включает две группы: эпифиты с САМ- и СЗ-путем фотосинтеза. Второй представлен группами гомойогидричных и пойкилогидричных эпифитов.

В целом предлагаемая классификация выглядит следующим образом (табл. 1).

I. Морфофункциональный тип факультативных эпифитов. Широко представлен. Растения слабо специализированы к эпифитному образу жизни (протоэпифиты в понимании А. Schimper [1935]). Их морфологические признаки нельзя интерпретировать как приспособительные для обитания только на стволах и ветвях деревьев. Однако их способность к жизни в разных местообитаниях (на земле и, прежде всего, на скалах) оказалась полезной при освоении форофитов.

Группа 1. Без структур, компенсирующих слабое освещение и повышенную гидратуру. Включает многие цветковые факультативные эпифиты, являющиеся, в то же время, напочвенными и скальными растениями (Orchidaceae, Piperaceae, Asclepiadaceae, Ericaceae, Melastomataceae и др.); коротко- и длиннокорневищные травянистые папоротникообразные из семейств Polypodiaceae, Aspleniaceae, Vittariaceae, Lycopodiaceae, Selaginellaceae и др. Все они, вероятно, часто используют такой адаптивный механизм, как облигатная и факультативная бриофилия (термин М. Т. Мазуренко и А. П. Хохрякова [1989]), живут в моховых подушках, хорошо удерживающих воду и обитают обычно в условиях слабого затенения на комлях стволов, стволах, редко – на крупных ветвях и в развилках ветвей до высоты в 15 м. В зависимости от потребности в субстрате их можно разделить на гумифилы и гумифобы (по: [Went, 1940]). Сюда же могут быть отнесены и случайные эпифиты.

Группа 2. Со структурами, компенсирующими слабое освещение и повышенную гидратуру. Представлена папоротниками сем. Nymenophyllaceae, заселяющими места, микроклимат которых отличается повышенной влажностью, неподвижностью воздуха

и значительным затенением. Эти папоротники – облигатные и факультативные бриофилы – могут вести и эпилитный образ жизни. Их тонкие ползучие ризома густо одеты гигрофильными трихомами, покрывающими корни, черешки и иногда – нижние поверхности вай. У некоторых мелких видов корни редуцированы. Редукции подверглись и другие органы спорофита – вайи. Пластинки вай (от цельных до перисторассеченных) тонкие, пленчатые, чаще из одного слоя клеток, лишены устьиц и межклетников, проницаемы для воды, пойкилогидричны; хлоропласты в клетках занимают апо- и эпистрофное положение [Державина, 2018]. Гаметофиты характеризуются гемообразованием, способны к клонированию.

II. Морфофункциональный тип облигатных эпифитов (голоэпифитов). Самый богатый по разнообразию. Растения высокоспециализированы к эпифитному образу жизни.

Группа 1. Фототрофы и фотогетеротрофы со специальными морфоструктурами для получения питательных веществ. Выделена в зависимости от строения специальных морфологических структур, аккумулирующих гумус, и от форм питания за счет разнообразных симбиозов и хищничества.

Подгруппа А. Аккумулирующие гумус. Растения снабжены приспособлениями для его накопления:

а) *ложногнездовые* – формируют подобие гнезд из сближенных вай, но не воронкообразно размещенных, образуют компактные клоны или плотные куртины, как, например, *Microsorium punctatum* (L.) Copel., *Asplenium africanum* Desv. и *Nephrolepis* sp. Занимают промежуточное положение между малоспециализированными и специализированными морфотипами;

б) *гнездовые* – листья или вайи располагаются розеткой, образуя своеобразную воронку, в которой скапливается гумус и удерживается вода. Гумус пронизывает масса отрицательно геотропичных (точнее, положительно гидротропичных) корней, напоминающих птичье гнездо. Корни обеспечивают растения водой и питательными веществами (Araceae, Orchidaceae, папоротники – *Asplenium nidus* L., *Drynaria meyeniana* (Schott) Christenh. и др.);

в) *скобочные (бра)* – накапливают перегной и удерживают воду в промежутках между ли-

N п/п	МФТ	Группа в пределах МФТ	Подгруппа	Преадаптивные и адаптивные механизмы	Пример
I	Факультативные эпифиты (протоэпифиты). Слабо специализированы к эпифитному образу жизни	1. Без структур, компенсирующих слабое освещение и повышенную гидратуру 2. Со структурами, компенсирующими слабое освещение и повышенную гидратуру	-	Облигатная (?) и факультативная бриофиллия, разнообразные типы биоморф	Orchidaceae, Piperaceae, Asclepiadaceae, Ericaceae, Melastomataceae, Polyodiaceae, Aspleniaceae, Vittariaceae, Lycopodiaceae, Selaginellaceae
				Пленчатые вайи, проникаемые для воды, без устьиц и межклетников; гигрофильные трихомы; нитчатые и ленточные гаметофиты, способные к клонированию; облигатная и факультативная бриофиллия; пойкилогидричность	Нупменорфиллацеае
II	Облигатные эпифиты (толозипифиты). С высоким уровнем специализации к эпифитному образу жизни	1. Фототрофы и фототеротрофы со специальными морфоэструктурами для получения питательных веществ	A. Аккумулярующие гумус	Наличие: а) «ложных гнезд» б) гнезд	<i>Microsorium punctatum</i> , <i>Asplenium africanum</i> , <i>Nephrolepis</i> sp.
			Б. Симбионты	в) скоб (бра)	Orchidaceae, Araceae, <i>Asplenium nidus</i> , <i>Drynaria meyeniana</i> <i>Conchophyllum</i> (Asclepiadaceae), <i>Drynaria laurentii</i> , <i>Platyserium</i> sp.
				Сожительство: а) с муравьями (трофический мутуализм) б) микрофлора (мутуалистический взаимный паразитизм) в) бактериоцизия и сожительство с микромшечками г) фитопаразитизм д) непрямой паразитизм за счет грибного симбионта	Мирмекофиты: Rubiaceae, Araceae, Asclepiadaceae, Bromeliaceae, Melastomataceae, Verbenaceae, Polyodiaceae Ericaceae, Orchidaceae, Polyodiaceae, Orhioglossaceae, Lycopodiaceae Orchidaceae Loranthaceae, Viscaceae Orchidaceae, <i>Pyrgosia</i> (Polyodiaceae)
			В. Плооядные	Плооядность (хищничество)	<i>Nerpthes</i> (Nerpenhaceae), <i>Broschinia reducta</i> (Bromeliaceae)
		2. Со структурами для накопления, удержания и поглощения воды	А. Цистерновые	Наличие: а) расширенных листовых влагалищ (одно- и многоцистерновые типы)	Bromeliaceae (<i>Vriesea</i> , <i>Aechmea</i> , <i>Tillandsia</i>)

	б) листьев-урн		<i>Dischidia rafflesiata</i> (Asclepiadaceae)
Б. С абсорбирующими чешуями	Поглощение влаги посредством чешуй на листьях и вайях		Bromeliaceae, <i>Polypodium hirsutissimum</i> , <i>P. squalidum</i> , <i>P. polypodioides</i> , <i>Pleopeltis angusta</i>
В. С воздушными корнями	Поглощение влаги с помощью веламена		Orchidaceae, Агасеae, Begoniaceae, Pittosporaceae, Рирегасеae, Polypodiaceae (с функциональным аналогом веламена)
Г. Суккуленты	Водозапасющие ткани в: а) листьях или вайях		<i>Dischidia imbricata</i> (Asclepiadaceae), <i>Peperomia rotundifolia</i> (Piperaceae), <i>Codonanthe</i> sp. (Gesneriaceae), <i>Calyptrorchilus christianum</i> (Orchidaceae), Bromeliaceae, <i>Polypodium lanceolatum</i> , <i>Lemmaphyllum microphyllum</i> , <i>Microsorium punctatum</i> , виды родов: <i>Pyrrhosia</i> , <i>Platyserium</i> , <i>Antrophyum</i> , <i>Grammitis</i> , <i>Elaphoglossum</i>
	б) стеблях		<i>Rhipsalis</i> , <i>Eriophyllum</i> (Cactaceae); <i>Begonia rubromarginata</i> (Begoniaceae); <i>Ansellia africana</i> (Orchidaceae)
	в) туберидиях		Orchidaceae (<i>Coeloglyne</i> , <i>Oncidium</i> , <i>Odontoglossum</i> , <i>Cattleya</i> , <i>Bulbophyllum coccinum</i> , <i>B. wincleri</i>)
	г) ризомах		<i>Vaccinium lucidum</i> (Ericaceae); <i>Drynaria laurentii</i> , виды рода <i>Polypodium</i> sp., многие Davalliaceae
	д) луковицах		<i>Rhodocoon unguineoides</i> , <i>Lilium arboricola</i> (Liliaceae)
	е) клубнях		<i>Remusatia vivipara</i> (Araceae), <i>Nepthrolepis undulata</i> , <i>N. cordifolia</i>
	ж) корнях		<i>Medinilla mannii</i> , Ophioglossaceae
	Воздушные корни, достигающие почвы:		<i>Ficus</i> , <i>Coussapora</i> (Moraceae), <i>Schefflera</i> (Araliaceae), <i>Clusia</i> (Guttiferae), <i>Metrosideros</i> (Myrtaceae) и др.
	а) утолщающие ствол форофита		<i>Vaccinium laurifolium</i> (Ericaceae), <i>Fagraea</i> (Loganiaceae) и др.
	б) не утолщающие ствол форофита		<i>Rhipsalis</i> (Cactaceae), виды родов <i>Oleandra</i> , <i>Nepthrolepis</i> , <i>Microsorium buergerianum</i> , <i>M. nigrescens</i>
	Ляны, поднимающиеся на форофиты		
III	Гемиепифиты.	1. Первичные гемиепифиты.	
	Специализированы к семени эпифитного образа жизни на эпифитно-наземный, либо наземного – на эпифитный	Начинают жизнь в кро- не дерева	
		2. Вторичные гемиепифиты.	
		Начинают жизнь на почве	

стьями или вайями (имеющими форму скобок) и коркой дерева (*Conchophyllum* – Asclepiadaceae, папоротники – *Drynaria laurentii* (Christ) Hieron., виды рода *Platyserium* и др.).

Подгруппа Б. Симбионты. Под симбиозом в соответствии с представлениями основоположника учения о симбиозе de Vary [1879; цит. по: Терёхин, 1965] понимается «любое сожительство организмов, не носящих одно и то же имя». Оно может быть обоюдовыгодным (мутуалистический симбиоз) и антагонистическим (паразитизм).

Сожительство:

а) с муравьями (*мутуалистический симбиоз*) – многие травянистые и кустарниковые цветковые (Rubiaceae, Araceae, Asclepiadaceae, Bromeliaceae, Melastomataceae, Verbenaceae и др.) с разнообразными органами, метаморфизированными в связи с гнездованием в них муравьев; папоротники-мирмекофиты из сем. Polypodiaceae с мясистыми ризомами, в полостях которых или в нишах между арочным ризомом и стволом форофита поселяются муравьи;

б) с грибами – *эпифиты-микотрофы* (*аллелопаразиты* – паразитирующие друг на друге разные организмы – грибы и высшие растения, или микопаразиты [Жук, 2001] – растения, паразитирующие на грибах (микосимбионтах). Сюда входят папоротники из сем. Ophioglossaceae, у которых этот способ питания отразился в своеобразии микотрофных корней (мясистоности и отсутствии на них корневых волосков); у Lycopodiaceae – в своеобразии гетеротрофных гаметофитов; среди цветковых – это прежде всего Orchidaceae, имеющие протокорм; Rufolesae с протокормом, возможно, эпифитные Ericaceae;

в) с прокариотами и микромицетами. Недавние исследования показали, что цианобактерии активно колонизируют корни тропических орхидей и иногда формируют на корневой поверхности чехлы-оболочки, выполняющие азотфиксирующую функцию [Цавкелова, 2003]. Видовой состав цианобактериальных сообществ различается на воздушных и субстратных корнях эпифитных орхидей. Кроме того, на поверхности и во внутренних тканях корней орхидей выявлено от 5 до 16 штаммов бактерий. Микромицеты и бактерии, ассоциированные с орхидеями, синтезируют индоллил 3-уксусную кислоту (ИУК), что спо-

собствует более интенсивному корнеобразованию, а также прорастанию семян орхидейных.

Сожительство папоротников с азотфиксирующими бактериями пока не доказано.

Возможно, что у эпифитов существуют и симбиотические отношения с актиномицетами.

Антагонистический симбиоз демонстрируют:

г) *эпифиты – фитопаразиты* – растения, паразитирующие на растениях [Жук, 2001] (гемипаразиты по A. Schimper). Они развивают гаусториальные системы внутри стеблей растений-хозяев. Представлены преимущественно фотосинтезирующими цветковыми (травяными и кустарниками) из семейств Loranthaceae и Viscaceae.

Среди папоротников столь эволюционно продвинутых паразитов нет, однако у видов Polypodiaceae (*Pyrosia*) выявлена адаптация к паразитизму [Ruinen, 1953]: при отсутствии гумуса они, вероятно, обретают способность извлекать питательные вещества из живых тканей форофита за счет грибного симбионта; подобный феномен –

д) *непрямой паразитизм*, отмечен у некоторых эпифитных орхидей [Гладкова, 1982]. Последние две группы эпифитов (орхидей и папоротников) занимают промежуточное положение между облигатными микотрофами и фитопаразитами.

Подгруппа В. Плотноядные (насекомоядные эпифиты). Плотноядность – миксотрофный способ питания, исключаящий какое бы то ни было сожительство. Для таких эпифитов характерна облигатная насекомоядность, своеобразные ловчие аппараты и воздушные корни, поглощающие воду капиллярным путем. Представлены шестью травянистыми видами рода *Nepenthes* (Nepenthaceae) и *Broschinia reducta* Baker (Bromeliaceae). Некоторые эпифиты, например цистерновые Bromeliaceae, случайно насекомоядны.

Группа 2. Со структурами для накопления, удержания и поглощения воды. Эта группа выделена в зависимости от наличия у эпифитов специальных морфологических структур для накопления, удержания и поглощения воды.

Подгруппа А. Цистерновые (эпифиты-резервуары). Накапливают воду в расширенных листовых влагалищах, плотно охватывающих друг друга краями (одно- и многоцистерновые типы). Представлены одним сем. Bromeliaceae

(*Vriesea*, *Aechmea*, *Tillandsia* и др.). Поглощают воду не только корнями, но и с помощью пельтатных абсорбирующих чешуй. К цистерновым эпифитам нередко относят панданусы из секции *Eriphytica*, собирающие воду в листовых влагалищах, и *Dischidia rafflesiana* Wall. с листьями-урнами [Игнатьева, Андреева, 1991].

Подгруппа Б. Эпифиты, поглощающие влагу чешуями на листьях или вайях. Это атмосферные и цистерново-бескорневые Bromeliaceae (последняя группа занимает промежуточное положение между вариантами А и Б). Из папоротников к этой группе относятся *Polypodium hirsutissimum* Raddi, *P. squalidum* Vell., *P. polypodioides* (L.) Hitchc., *Pleopeltis angusta* Bojer, имеющие пельтатные чешуи, функциональные аналоги абсорбирующих чешуй Bromeliaceae [Müller et al., 1981]. Однако у папоротников, в отличие от Bromeliaceae, корни развиты и используются как всасывающие органы.

Подгруппа В. Эпифиты, поглощающие атмосферную влагу с помощью веламена и конденсирующие водяные пары (Orchidaceae, Araceae, Begoniaceae, Pittosporaceae, Piperaceae и др.). У папоротников-эпифитов сем. Polypodiaceae клетки периферических слоев коры корней имеют спиральные утолщения на стенках и выполняют такую же функцию, как веламен цветковых [Schneider, 1996].

Подгруппа Г. Суккулентные эпифиты. Накапливают воду в клетках разных органов: а) листьев (*Dischidia imbricata* (Blume) Steud. (Asclepiadaceae), *Peperomia rotundifolia* Griseb. (Piperaceae), *Codonanthe* sp. (Gesneriaceae), атмосферные Bromeliaceae и др.); черешков (*Philodendron crassum* Rendle); сочных вай – папоротники – *Polypodium lanceolatum* L., *Lemnaphyllum microphyllum* C. Presl, *Microsorium punctatum*, виды родов *Pyrrhosia*, *Platyserium*, *Antrophiium*, *Grammitis*, *Elaphoglossum* и др.; б) стеблей – *Rhipsalis*, *Eriphyllum* – Cactaceae; *Begonia rubro-marginata* Gilg (Begoniaceae); *Ansellia africana* Lindl. (Orchidaceae); в) туберидиев или псевдобульб (одночленных, многочленных), в которые превращаются одно или несколько междоузлий, или вся ортотропная часть побега (Orchidaceae – *Coelogyne*, *Oncidium*, *Odontoglossum*, *Cattleya*), или часть листа *Bulbophyllum coccinum* Bateman ex Lindl., и др.; г) ризомов – *Vaccinium lucidum* Miq. (Ericaceae); папоротники – *Drynaria laurentii* (Christ)

Hieron., виды рода *Polypodium* sp., многие Davalliaceae; д) луковок – *Lilium arboricola* Stearn (Liliaceae); у папоротников отсутствуют, хотя их короткие чешуйчатые ризомы – функциональные аналоги имбрикатных луковок цветковых; е) побеговых клубней – *Remusatia vivipara* (Roxb.) Schott (Araceae), папоротники – *Nephrolepis undulate* J. Sm., *N. cordifolia* (L.) C. Presl; ж) корней – *Medinilla mannii* Hook. f. (Melastomataceae), некоторые Orchidaceae, папоротники (Ophyoglossaceae).

III. Морфофункциональный тип гемиепифитов, специализированных к смене эпифитного образа жизни на эпифитно-наземный либо наземного – на эпифитный.

Группа 1. Устанавливающие контакт с почвой (первичные гемиепифиты). Начинают жизнь в виде эпифитов и впоследствии с помощью придаточных корней устанавливают связь с почвой (*удушающие ствол форофита и неудушающие*) – Moraceae, Araliaceae, Guttiferae, Myrtaceae, Ericaceae, Loganiaceae, Orchidaceae и др.

Группа 2. Использующие форофит в качестве опоры (вторичные гемиепифиты). Это эпифиты – лианы, начинающие жизнь на почве около форофита и становящиеся эпифитами после прекращения контакта с ней (*Rhipsalis*), *Galeola altissima* F. Muell. (Orchidaceae).

Сведения о возможности папоротников вторичных гемиепифитов не терять жизнеспособность после прекращения контакта с почвой приводят С. Tsutsumi и М. Kato [2009], называя виды родов *Oleandra*, *Nephrolepis*, а также *Microsorium buergerianum* (Miq.) Ching, *M. nigrescens* (Blume) Copel.

В связи с этим трудно согласиться с мнением [Zotz, 2013b], что вторичные гемиепифиты требуют обособления от эпифитов. Автор предлагает вслед за N. Holbrook, F. Putz (1996) отказаться от использования этого термина в пользу термина «кочующая лиана» («nomadic vine»). К такому выводу он пришел, изучая особенности роста видов *Philodendron* и *Monstera*, которых относят к вторичным гемиепифитам. Автор не нашел ни одного экземпляра, теряющего связь с почвой. При этом G. Zotz обоснованно обращает внимание на то, что только тщательное изучение онтогенеза и биологии этих растений позволит убедиться в правильности используемой терминологии.

ФФТ	Группа в пределах ФФТ	Адаптивный механизм	Пример
I. С определенным типом фотосинтеза	1. САМ-путь фотосинтеза	Временное разделение акцепции CO ₂ и его ассимиляции и периферическое депонирование дикарбоновых кислот в клетках мезофилла	Bromeliaceae, Orchidaceae, Asclepiadaceae, Cactaceae, Gesneriaceae, Piperaceae, Rubiaceae, Clusiaceae; <i>Pyrrosia adnascens</i> , <i>P. confluens</i> , <i>P. dielsii</i> , <i>P. longifolia</i> , <i>Drymoglossum piloselloides</i> , <i>Dictymia brownii</i> (Polypodiaceae)
	2. C ₃ -путь фотосинтеза	Сопряженность акцепции и ассимиляции CO ₂ во времени и пространстве	Bromeliaceae, <i>Psilotum</i> sp., <i>Lycopodium</i> sp., <i>Platyserium grande</i> , <i>Pyrrosia lanceolata</i> , <i>Aglaomorpha heracleum</i> (Polypodiaceae), <i>Asplenium nidus</i> (Aspleniaceae), <i>Nephrolepis acutifolia</i> (Davalliaceae)
II. С разными видами водного баланса	1. Гомойогидрические	Регулирование водного режима в пределах толерантности вида	Вероятно, все цветковые и большинство Pteridophyta
	2. Пойкилогидрические	Состояние криггобиоза. При наступлении благоприятных условий водоснабжения восстановление гидратуры клеток	У цветковых, вероятно, только пыльцевые зерна и зародыши в семенах. У папоротников – гаметофиты. Спорофиты <i>Polypodium polyroides</i> , <i>Hymenophyllaceae</i> , <i>Asplenium mannii</i> , <i>A. megalura</i> , <i>A. theciferum</i> , <i>Loxogramme lanceolata</i> , <i>Vittaria quincensis</i> , <i>Pyrrosia schimperiana</i> , <i>P. porosa</i> , <i>P. flocculosa</i> , <i>P. costata</i> , <i>Platyserium quadrichotomum</i> , <i>P. madagascariense</i> , <i>P. elephantotis</i> , <i>P. stemmaria</i> , а также виды с абсорбирующими чешуями

Анализ исследованных видов и сведения из литературы позволили выделить физиолого-функциональные типы (ФФТ) эпифитов с разными видами углеродного и водного баланса (табл. 2):

I. Физиолого-функциональный тип эпифитов с разными типами фотосинтеза. Выделен в зависимости от наличия у растений определенного типа углеродного метаболизма. Следует заметить, что эпифиты с C₄-метаболизмом не обнаружены.

Группа 1. Эпифиты с САМ-путем фотосинтеза. Представлены большим числом цветковых, демонстрирующих разнообразие органов, запасующих воду (Bromeliaceae, Orchidaceae, Asclepiadaceae, Cactaceae, Gesneriaceae, Piperaceae, Rubiaceae, Clusiaceae) [Benzing, 1990]. Интересно, что среди Crassulaceae, давших название САМ, очень мало эпифитов, например *Kalanchoe uniflora* Raym. Hamet [Lüttge, 1989]. Есть САМ и у эпифитных папоротников из сем. Polypodiaceae – *Pyrrosia adnascens* (Sw.) Ching, *P. confluens* (R. Br.) Ching, *P. dielsii* (C. Chr.) Tindale, *P. longifolia* C. V. Morton, *Drymoglossum piloselloides* C. Presl (у двух последних видов всегда наблюдается САМ, независимо от экологических условий), *Dictymia brownii* (Wikstr.) Copel. и у некоторых других высших споровых растений: *Isoetes* и *Stylites* [Lüttge, 1985]. САМ обнаружен даже в фотосинтезирующих корнях эпифитных Orchidaceae.

У Bromeliaceae с почти идентичным габитусом, обитающих на одном форофите, обнаружен и C₃-, и САМ-метаболизм [Lüttge, 1989].

Группа 2. Эпифиты с C₃-путем фотосинтеза. Цветковые: Bromeliaceae и, возможно, др.; папоротники: *Platyserium grande* (Fée) Kunze, *Pyrrosia lanceolata* (L.) Farw., *Aglaomorpha heraclea* (Kunze) Copel. (Polypodiaceae), *Asplenium nidus* (Aspleniaceae), *Nephrolepis acutifolia* (Desv.) Christ (Davalliaceae); другие высшие споровые растения: *Psilotum* sp., *Lycopodium* sp.

II. Физиолого-функциональный тип эпифитов с разными видами водного баланса. Выделен в зависимости от способности растений поддерживать постоянную гидратуру тканей.

Группа 1. Гомойогидрические эпифиты. Вероятно, все цветковые и большинство Pteridophyta.

Группа 2. Пойкилогидрические эпифиты. Способны переносить обезвоживание, впадая

в криптобиоз. При наступлении благоприятных условий водоснабжения восстанавливают гидратуру клеток.

В отличие от наземных видов, у цветковых эпифитов пойкилогидричны, вероятно, только пыльцевые зерна и зародыши в семенах.

У папоротников пойкилогидричны гаметофиты. Пойкилогидричность спорофитов выявлена у *Polypodium polypodioides*, *Hymenophyllaceae*, *Asplenium mannii* Hook., *A. megalura* Hieron., *A. theciferum* (HB) Mett., *Loxogramme lanceolata* C. Presl, *Vittaria quineensis* Desv.; *Pyrrosia schimperiana* (Mett. ex Kuhn) Alston (Западная Африка), *P. porosa* (Presl) Hovenkamp, *P. flocculosa* (D. Don) Ching, *P. costata* (C. Presl) Tagawa & K. Iwats. (континентальная Азия); *Platyserium quadridichotomum* (Bonap.) Tardieu, *P. madagascariense* Baker (Мадагаскар), *P. elephantotis* Schweinf., *P. stewartia* (Beauv.) Desv. (Африка). Три последних вида наряду с пойкилогидричностью характеризуются суккулентизацией вай.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данные, полученные в ходе изучения эпифитных папоротников и анализа литературных сведений по эпифитным цветковым, показали, что в зависимости от степени специализированности растений к эпифитному образу жизни, а также с учетом их биоморфологии, функциональных и других особенностей можно выделить три морфофункциональных типа эпифитов: факультативных (протоэпифитов), облигатных (голоэпифитов) и гемиепифитов. В пределах типов в зависимости от наличия или отсутствия структур для обитания в условиях низкого освещения и повышенной гидратуры среды, а также для обеспечения эпифитов питательными веществами и водой предлагается различать группы, а в пределах групп – подгруппы, в их рамках – преадаптивные и адаптивные механизмы, с помощью которых освоена специфическая среда обитания.

Поскольку адаптивные синдромы представлены не только структурной, но и функциональной составляющей, в предлагаемую классификацию включены специализированные к эпифитному образу жизни физиолого-функциональные типы с группами эпифитов, имеющих определенные типы фотосинтеза и водного баланса.

В то же время в ходе дальнейших исследований в рамках классификации может быть выделен и трофофункциональный тип (ТФТ).

Говоря о соотношении между МФТ и ФФТ, следует, что ФФТ эпифитов с САМ характерен только для II группы МФТ – голоэпифитов (высокоспециализированных облигатных). Другие виды эпифитов, близкие к САМ-видам (с C_3 -путем фотосинтеза), есть среди всех групп МФТ: протоэпифитов, голоэпифитов и гемиепифитов. ФФТ гомойогидричных эпифитов характерен для всех МФТ, включающих цветковые и большинство Pteridophyta. ФФТ пойкилогидричных эпифитов, как цветковых, так и Pteridophyta, относится к МФТ голоэпифитов и протоэпифитов – со структурами для обитания в условиях низкого освещения и повышенной гидратуры.

Максимальный набор адаптивных стратегий выявлен у МФТ высокоспециализированных эпифитов (голоэпифитов). Это аккумуляция гумуса, трофический мутуализм, олиготрофия, фитопаразитизм, способность поглощать и удерживать воду, пойкилогидричность и модификация фотосинтеза.

Таким образом, эпифиты, адаптируясь к условиям внешней среды, задействовали разные органы и функции. Будучи целостными морфофункциональными системами, они могли адаптироваться лишь в рамках взаимозависимостей между органами, связанными системой корреляций. Преобразование одних структур и физиологических процессов заставляло развитие других адаптаций, структур и процессов эпифитами соответствующих экологических ниш.

Приведенный обзор не претендует ни в коей мере на абсолютное представление о классификации эпифитных растений, но и он позволяет сделать кое-какие выводы, касающиеся перспектив изучения этой группы растений.

Безусловно, необходимо существенно усилить исследования экофизиологии эпифитов в естественных условиях, фитотронах и ростовых камерах, используя современные методы изучения фотосинтеза, газообмена, водного режима и питания как спорофитов, так и гаметофитов. Это своевременно в связи с попыткой выявления экологического статуса видов и катастрофическим сокращением влажных тропических лесов [Lüttge, 1989]. Не менее актуален на сегодняшний день де-

мографический анализ популяций эпифитных споровых, детальное изучение их структурной морфологии и анатомии для выявления функциональных и других аналогий с цветковыми растениями. Это позволит внести коррективы в существующие классификации, значительно усовершенствовав их содержание и возможности использования.

Автор искренне признателен д-ру биол. наук И. В. Татаренко (открытый университет, Милтон Кинс, Великобритания) и проф. К. Кондо (Хиросимский университет, Япония), любезно предоставившим возможность в составе их экспедиций проводить сбор полевых материалов.

ЛИТЕРАТУРА

- Волков И. В. Введение в экологию высокогорных растений. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2002. 171 с.
- Гладкова В. Н. Orchidaceae // Жизнь растений / под ред. А. Л. Тахтаджяна. М.: Просвещение, 1982. Т. 6. С. 248–275.
- Державина Н. М. Биоморфология и анатомия равноспоровых папоротников (эпилитов, эпифитов, земноводных и водных) в связи с адаптациогенезом: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2006. 50 с.
- Державина Н. М. Экологическая анатомия вайи папоротников // Modern phytomorphology. 2013. Vol. 5. P. 143–152.
- Державина Н. М. Анатомио-морфологические адаптации равноспорового папоротника *Streptomanes latealatum* (Hymenophyllaceae) к специфическим условиям среды // Turzchaninowia. 2018. Т. 21, № 3. С. 55–62.
- Еськов А. К. Экофизиологическая классификация сосудистых эпифитов как теоретическая предпосылка формирования коллекций и сообществ эпифитных растений в условиях оранжерейной культуры // Естественные и технические науки. 2012. № 4. С. 93–98.
- Жук А. В. Происхождение паразитизма у цветковых растений // Вестн. С.-Петербург. ун-та, 2001. Сер. 1, вып. 1 (№ 3). С. 24–37.
- Игнатьева И. П., Андреева И. И. Метаморфозы вегетативных органов покрытосеменных. Ч. 1. М.: Изд-во МСХА, 1991. 122 с.
- Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Бриофилы – своеобразная экологическая группа растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94, вып. 4. С. 64–73.
- Ричардс П. Тропический дождевой лес. М.: Изд-во иностр. лит., 1961. 448 с.
- Терехин Э. С. О терминах «сапрофит», «полусапрофит» и «полупаразит» (в связи с характером биотических отношений некоторых покрытосеменных растений) // Ботан. журн. 1965. Т. 50, № 1. С. 60–69.
- Цавкелова Е. А. Микроорганизмы, ассоциированные с оранжерейными орхидными: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2003. 23 с.
- Шорина Н. И., Державина Н. М. О модусах ритмологической эволюции папоротников // Turzchaninowia. 2015. Т. 18, № 1. С. 67–81.
- Barkman J. J. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Van Corcum & Co. Assen, 1958. P. 9.
- Benzing D. H. Vascular epiphytes: General biology and related biota. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1990. 354 p.
- Gentry A., Dodson C. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes // Ann. Miss. Bot. Gard. 1987. Vol. 74. P. 205–233.
- Holbrook N. M., Putz F. E. Physiology of tropical vines and hemiepiphytes: plants that climb up and plants that climb down // Tropical Plant Ecophysiology / Eds. S. Mulkey, P. L. Chazdon, A. P. Smith. 1996. P. 363–393.
- Hosokawa T. Ecological studies of tropical epiphytes in forest ecosystem / Eds. R. Misra, B. Gopal. 1968. P. 482–501.
- Knapp R. Die Vegetation von Afrika unter Berücksichtigung von Umwelt, Entwicklung, Wirtschaft, Agrar- und Forstgeographie. Stuttgart: Vegetationsmonogr. der einzelnen Großräume, Gustav-Fischer-Verlag, 1973. Т. III. 626 S.
- Kress W. J. The systematic distribution of vascular epiphytes: an update // Selbyana. 1986. Vol. 9. P. 2–22.
- Lebrun J. Observations sur les épiphytes de la forêt équatoriale congolaise // Soc. Scientif. Bruxelles. 1937. Vol. 57. P. 31–38.
- Lüttge U. Epiphyten: Evolution und Ökophysiologie // Naturwissenschaften. 1985. Т. 72. S. 557–566.
- Lüttge U. Vascular Epiphytes: Setting the Scene // Vasc. Plants Epiphyt. Berlin, 1989. P. 1–14.
- Müller L., Starnecker G., Winkler S. Zur Oekologie epiphytischer Farne in Südbrasilien I. Saugschuppen // Flora. 1981. Vol. 171. P. 55–63.
- Oliver W. R. B. New Zealand epiphytes // J. Ecol. 1930. Vol. 18. P. 1–50.
- Pessin L. J. An ecological study of the polypody fern *Polypodium polypodioides* as an epiphyte in Mississippi // Ecology. 1925. N 6. P. 17–38.
- Ruinen J. Epiphytosis. A second view on epiphytism // Ann. Bogoriensis. 1953. Vol. 1, N 2. P. 101–157.
- Schimper A. F. W., Faber F. C. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena: Gustav Fischer, 1935. 588 S.
- Schimper A. F. W. Die epiphytische Vegetation Americas // Bot. Mitt. Trop. Jena: Gustav Fischer, 1888.
- Schneider H. The Root Anatomie of Ferns: a comparative Study // Pteridology in Perspective. Kew: Royal Botanic Gardens, 1996. P. 271–283.
- Schnell R. Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. Paris: Gauthier-Vitlars, 1970. Vol. I-II. 951 p.
- Tsutsumi C., Kato M. Phylogeny and the evolution of epiphyte in Davalliaceae // Perspectives in Pteridophytes / Eds. S. C. Verma, S. P. Khullar, H. K. Cheema: Bischen Singh Mahendra Pal Singh, Dehradun, India, 2009. P. 255–267.
- Zotz G. The systematic distribution of vascular epiphytes – a critical update // Bot. J. Lin. Soc. 2013a. Vol. 171, Is. 3. P. 453–81.
- Zotz G. “Hemiepiphyte”: a confusing term and its history // Ann. Botany. 2013b. Vol. 111. P. 1015–1020.
- Zotz G. Plants on Plants – The Biology of Vascular Epiphytes Switzerland. Springer International Publishing, 2016. 282 p.
- Went F. A. Über Haft- und Nährwurzeln bei Kletterpflanzen und Epiphyten // Ann. Jard. Bot. Buitenz. 1895. Vol. 12. P. 1–72.
- Went F. W. Soziology der Epiphyten eines tropischen Urwaldes // Ann. Jard. Bot. Buitenz. 1940. Vol. 50. P. 1–98

Experience of synthetic approach to ecological classification of vascular epiphytes

N. M. DERZHAVINA

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

On the basis of an investigation of epiphytic ferns and taking into account the literature data, information on ecological classifications of vascular epiphytes is summarized and a multiple ecological classification is proposed, in which vascular epiphytes are grouped into 3 blocks of morpho-functional types (MFT): facultative epiphytes (protoepiphytes), obligate epiphytes (holoepiphytes) and hemiepiphytes, and obligate epiphytes (holoepiphytes) and hemiepiphytes and hemiepiphytes and obligate epiphytes (holoepiphytes) and hemiepiphytes. The main criterion underlying this division is the degree of specialization of plants to the epiphytic way of life. Each group includes several subgroups diverged on the basis of presence of special morphological structures providing epiphytes with nutrients and water under conditions of their deficit as well as life in the conditions of low irradiation and high hydrature. Within the subgroups, the variants are distinguished and inside them – preadaptive and adaptive mechanisms used by the epiphytes in order to cope with the specific environment. Physiofunctional types with specialization to epiphytic mode of life are distinguished as well.

Key words: ecological classification, protoepiphytes, holoepiphytes, hemiepiphytes, preadaptive and adaptive mechanisms, morphofunctional and physiofunctional types.