

Адаптивные стратегии равноспоровых папоротников гелофитов и гидрофитов

Н. М. ДЕРЖАВИНА

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

Статья поступила 13.01.2015

Принята к печати 05.02.2015

АННОТАЦИЯ

На основе исследования папоротников гелофитов и гидрофитов, а также с учетом литературных данных выявлены адаптивные стратегии их спорофитов. Проведен комплексный анализ фотосинтетического аппарата растений на разных уровнях его организации: а) вайи; б) клеток мезофилла; в) пластидного аппарата. Среди этих видов шел отбор растений, характеризующихся разнообразными биоморфами, активным вегетативным размножением и ускоренным прохождением онтогенетических фаз, при этом возникали структуры, способствующие аэрации, поддержанию оптимального водного баланса и эффективного фотосинтеза.

Ключевые слова: гелофиты, гидрофиты, аэрогидатофиты, акрофилломные и ламинальные почки, гидропоты.

Дожившие до наших дней Filicophytina благодаря адаптивной радиации освоили различные среды обитания и заполнили многие экологические ниши. Поражает, что среди папоротников, как и среди цветковых, большее число видов смогло занять эпифитную нишу, избежав таким образом корневой конкуренции в почве. Многие папоротники освоили каменистые субстраты и адаптированы к жизни на болотах, на рисовых полях, к условиям временного затопления водой, в том числе соленой, например, по краям мангровых зарослей и др.

Несомненный интерес представляет проблема “экологического оппортунизма” папо-

ротников и анализ соответствия их адаптаций к современным условиям обитания.

Сведения об адаптивных особенностях папоротников можно почерпнуть из немногочисленных работ преимущественно зарубежных ученых [Johansson, 1974; Kornaś, 1977; Lovis, 1977; Page, 2002; Mehlreter et al., 2010; и др.]. Однако эти характеристики относятся в основном к эпифитным и петрофитным папоротникам. Что касается папоротников гидрофитов и гелофитов, то только некоторые описания их адаптивных признаков можно найти либо в статьях по отдельным видам, например К. Mehlreter и М. Palacios-Rios [2003], либо в монографиях, посвященных

как цветковым, так и папоротникам, живущим в воде [van Steenis, 1981], или отдельным родам папоротников, представители которых так или иначе связаны с водой [Ненпирман, 1977]. Из обзора литературы следует, что ранее не проводилось комплексного изучения папоротников, живущих в водных условиях, на разных уровнях их структурной организации.

В этой связи цель данной работы – выявление адаптивных стратегий и общих тенденций адаптации генеза спорофитов равноспоровых папоротников, живущих в воде и в условиях затопления.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для изучения послужили растения фондовых оранжерей ГЭС РАН (г. Москва) и БИН РАН (г. Санкт-Петербург), а также аквариумные растения. Исследованы следующие виды папоротников: *Ceratopteris cornuta* (P. Benuv.) Lehr., *C. thalictroides* (L.) Brongn. (Parkeriaceae Hook), *Bolbitis subcordata* (Copel) Ching (Lomariopsidaceae Alston), *Microsorium pteropus* (Blume) Copel (Polypodiaceae Bercht. et J. Presl). Наблюдения за *Bolbitis subcordata* проведены на о. Окинава (Япония) на берегу лесного ручья.

Живой и спиртовой материал обработан с использованием разных методик. Для решения поставленной задачи папоротники изучены и сопоставлены на разных уровнях организации: клеточно-тканевом, органном, организменном.

Для исследования объектов на органно-тканевом и клеточном уровнях использована методика анализа фотосинтетического аппарата растений на разных уровнях его организации: а) ваий; б) клеток мезофилла; в) пластидного аппарата [Мокроносков, Борзенкова, 1978]. Применен гистологический обзор ваий, включающий следующие параметры: тип мезофилла, число его слоев; тип ваий в связи с распределением устьиц; тип устьичного аппарата и число устьиц на 1 мм² площади ваий; встречаемость волокон склеренхимы; особенности жилкования; тип черешка и др. Учтены особенности фотосинтетического аппарата и привлечен анализ наиболее ярких функциональных особенностей ваий. В качестве наиболее значимых для экологической диагностики использованы следующие характеристики ваий: площадь и толщина, тип мезофилла, сухой вес единицы площади – удельная поверхностная плотность (УППВ).

Срезы ваий сделаны по общепринятой методике. Анатомические рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата. Поверхность ваий изучена на сканирующем микроскопе. Толстыми называли ваий толще $3,4 \times 10^{-4}$ м [Burrows, 2001]. Типы черешков ваий названы по Y. Ogura [1972], а типы коры корней – по H. Schneider [1996]. Единицы измерения приведены в международной системе СИ. В таблице даны средние арифметические значения.

Для изучения папоротников на организменном уровне при описании биоморф средневозрастных спорофитов учтены следующие

Основные показатели структуры фотосинтетического аппарата у модельных видов папоротников гелофитов и гидрофитов

Вид	Показатели			удельная поверхностная плотность ваий, кг/м ² (УППВ)
	экологические группы, структурные типы ваий	площадь ваий, м ²	толщина ваий, м	
<i>Microsorium pteropus</i>	ГГ, I–II типы	$89,0 \times 10^{-4}$	<u>1,51</u>	22,66
<i>Bolbitis subcordata</i>	ГМ, II–III типы	<u>215,8</u> $\times 10^{-4}$	3,76	<u>40,00</u>
<i>Ceratopteris cornuta</i>	ГД, I тип	$122,7 \times 10^{-4}$	<u>1,52</u>	<u>10,06</u>
<i>Ceratopteris thalictroides</i>				

П р и м е ч а н и е. ГМ – гигромезофит, ГГ – гигрогелофит, ГД – гидрофит. I (гидроморфный), II (гигроморфный), III (мезоморфный) – структурные типы ваий. Подчеркнуты максимальные и минимальные значения показателей у исследованных видов.

признаки: строение ризомов (положение по отношению к поверхности почвы, длина, толщина, направление роста, симметрия, ветвление и нарастание); способность к вегетативному разрастанию, выраженность и долговечность центров воздействия на среду; происхождение ризомов (эпигеогенные, гипогеогенные); филлотаксис и длительность жизни ваий; способность к вегетативному размножению; строение почек, их положение по отношению к валям. При этом использована морфо-экологическая методика анализа жизненных форм растений И. Г. Серебрякова [1964], Т. И. Серебряковой [1972] и синтетическая, объединяющая разные классификационные принципы, предложенная Н. И. Шориной [1994] для папоротников.

Короткими ризомами считали те, годичный прирост которых не превышал 0,01–0,02 м, длинными – с годичным приростом в 0,03–0,05 м. У безрозеточных и диффузорозеточных папоротников [Шорина, 1994] тонкими называли ризома диаметром до 0,005 м, у которых функция запасаания отсутствует или слабо выражена, толстыми – диаметром 0,008–0,01 м и более, с хорошо выраженной запасающей функцией.

Акрофилломные почки [Шорина, 2000] – это почки на верхушках ваий (эпифильные). Для почек, располагающихся по всей пластинке цельной ваии, предлагаем термин “ламинальные”.

Эффективно вегетативно размножающимися считали не только виды, спорофиты которых образуют специализированные боковые ризома, значительно омоложенные по сравнению с основным, связанные с ним относительно недолгое время, после чего самопроизвольно партикулирующие [Гуреева, 2001], но и живородящие виды, способные к образованию выводковых почек в разных участках пластинок ваий.

Сильно вегетативно разрастающимися [Гуреева, 2001] или вегетативно подвижными названы виды с длинными разветвленными ризомами, каждая ось которых ежегодно прирастает в длину в горизонтальном направлении до 0,03–0,05 м и более, в результате чего одна особь занимает значительную площадь, а также виды, активно вегетативно размножающиеся за счет акрофилломных (“шагающие папоротники”) и ламинальных почек.

Среди гидрботаников нет единодушия в отношении трактовки ряда терминов, отражающих многообразие экологических групп водных и земноводных растений. Не вникая в детали терминологии, объясним объем некоторых понятий, принятых нами.

Поскольку исследованные растения обитают не только на болотах, но и в водоемах, и вдоль водотоков в затопляемой и сухой их частях, орошаемой брызгами, и на влажной почве, трудно применительно к ним следовать изначальной этимологической сути термина гелофит (от греч. *helos* – болото) и называть их болотными растениями. В этой связи термин гелофиты понимаем в двух значениях: 1) гелофитами *s. str.* в соответствии с этимологией термина называем растения болот; 2) под гелофитами *s. l.* (гидрогигрофитами по представлениям В. М. Катанской [1981], считающей их переходной группой между гидрофитами и гигрофитами) понимаем “все растения, которые укореняются под водой или растут в почве, богатой водой, но побеги которых значительно поднимаются над водой”.

Гидрофитами [Папченков, 1985] называем настоящие водные растения, свободно плавающие на поверхности воды или в ее толще, а также погруженные укореняющиеся, с плавающими листьями или без них. К сожалению, авторы не считают нужным использовать названия выделяемых подгрупп, например, растений с плавающими на воде побегами. Поэтому, чтобы не придумывать новых терминов, усугубляющих терминологическую путаницу, мы пользуемся уже предложенным Г. И. Поплавской [1948] термином “аэрогидатофиты плавающие”.

Гигрогелофиты [Папченков, 1985] – это растения уреза воды (заходящие в воду растения), освоившие сырые, перенасыщенные водой, слабо залитые и водопокрытые грунты.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Папоротники гелофиты s. l.

Bolbitis subcordata – восточно-азиатский тропический лесной вид. Общее распространение: Япония (Рюкю), Индокитай, Южный Китай, Тайвань, Вьетнам. Обитатель ветлан-

дов: селится на почве и камнях вблизи водных потоков в лесах или на илистых болотах (т. е. является заходящим в воду растением или растением уреза воды и близок к гелофитам s. l., мегатермам), выносит затопление. Во Вьетнаме встречается на высоте до 1100–1500 м [Hennipmann, 1977].

Морфология. У средневозрастных спорофитов короткие, плагиотропные, ползучие, дорсивентральные ризомеры длиной 0,05–0,1 м, толщиной 4×10^{-3} – $1,4 \times 10^{-2}$ м с двумя-тремя рядами ваий. Филлоподии ваий слегка утолщены и прижаты к ризому, параллельно его продольной оси. Они сохраняются в его составе после отмирания пластинок и черешков, поэтому толщина ризома превышает 0,01 м, и он может считаться толстым. На боковой поверхности ризома расположены аэрофоры, заходящие на черешки и пластинки ваий. На ризомах и черешках ваий обнаруживаются субклатратные или клатратные чешуи узкойцевидной или ланцетной формы с широким основанием, постепенно суживающиеся к верхушке, темно-коричневого или черноватого цвета. Их длина в среднем составляет 3×10^{-3} – 1×10^{-2} м, ширина 5×10^{-4} – $2,5 \times 10^{-3}$ м. По способу прикрепления они псевдопелъчатные (с сердцевидным основанием) или базальные. На их верхушках и по краям расположены сидячие или на коротких ножках железистые трихомы (рис. 1, в, г). Корни, отходящие от вентральной стороны ризома, жесткие, черного цвета, ветвящиеся до 3–4 порядка. Ваи диморфные. Стерильные (трофофиллы) – кожистые, темно-зеленые, однажды-перистые, продолговатые (см. рис. 1, б). Длина ваий – 0,2–1,15 м, черешок – 0,06–0,52 м длины. Площадь в среднем составляет 0,02 м². Перья первого порядка сидячие или на коротких черешочках, продолговатые, с заостренной оттянутой верхушкой, усеченным или неравнобоким основанием и городчатым краем. Число пар перьев, расположенных супротивно, достигает 13–15. Расстояние между парами перьев – от 0,015 до 0,075 м. Конечное перо узкое, линейное. Два базальных пера меньших размеров и значительно отстоят от предпоследней пары. Отделительный слой у ваий отсутствует, поэтому они отмирают постепенно, без сбрасывания. Продолжительность их жизни – более года (вечнозеленость). По спо-

собу жилкования ваи демонстрируют переходный вариант между открытым дихотомическим и закрытым с сетью жилок (см. рис. 1, а). Ареолы образуются вблизи средней жилки и несут 1–2 экскуррентные включенные жилки. Конечные жилки дихотомизируют и свободно выходят на край пера. Фертильные ваи тоже перистые, но с более узкими перьями, возвышаются над стерильными вайями. Длина их – 0,23–1,25 м, черешка – 0,15–0,7 м. Верхняя сторона ярко-зеленая, нижняя покрыта акростихоидными спорангиями. Зачатки боковых ризомов образуются (изредка) на филлоподиях ваий, главная ось ризома нарастает моноподиально. Таким образом, этот вид может быть отнесен к филлогенно ветвящимся папоротникам в понимании К. Goebel [1928] и W. Troll [1937].

Вегетативное размножение. Этот папоротник, как и большинство видов рода *Bolbitis*, эффективно размножается вегетативным путем. На верхушках конечного и боковых перьев образуются акрофилломные почки, закрытые чешуями, подобными находящимся на ризомах. Располагаются почки не на самом кончике пера, а с некоторым отступом от него. У *Bolbitis repanda* (Bl.) Schott., по нашим наблюдениям в оранжерее ГБС РАН, почка образуется на некотором расстоянии от оттянутой верхушки конечного пера. Верхушка же продолжает рост в длину. Ваи при этом изгибается, как у ряда “шагающих” папоротников – *Camptosorus sibiricus* Rupr. (Aspleniaceae), *Polystichum craspedosorum* (Maxim.) Diels (Dryopteridaceae), *Anemia rotundifolia* Schrader (Schizaeaceae), – и укореняется. У видов рода *Bolbitis* E. Hennipmann [1977] отмечает разную локализацию подобных почек: терминальную – на концах верхушечного и боковых перьев, субтерминальную – на некотором расстоянии от верхушек перьев (см. рис. 1, б), аксиллярную – в основании перьев или на их черешочках, рахиальную – в базальной части рахиса конечного пера.

Жизненная форма. *Bolbitis subcordata* – многолетний, диффузорозеточный, короткостолбикорневищный, ползучий, эффективно вегетативно размножающийся и вегетативно разрастающийся, явнополицентрический вечнозеленый гемикриптофит.

Анатомия. В. К. Nayyar [1960], исследовавший в Индии два вида (*Bolbitis subcrenata* и

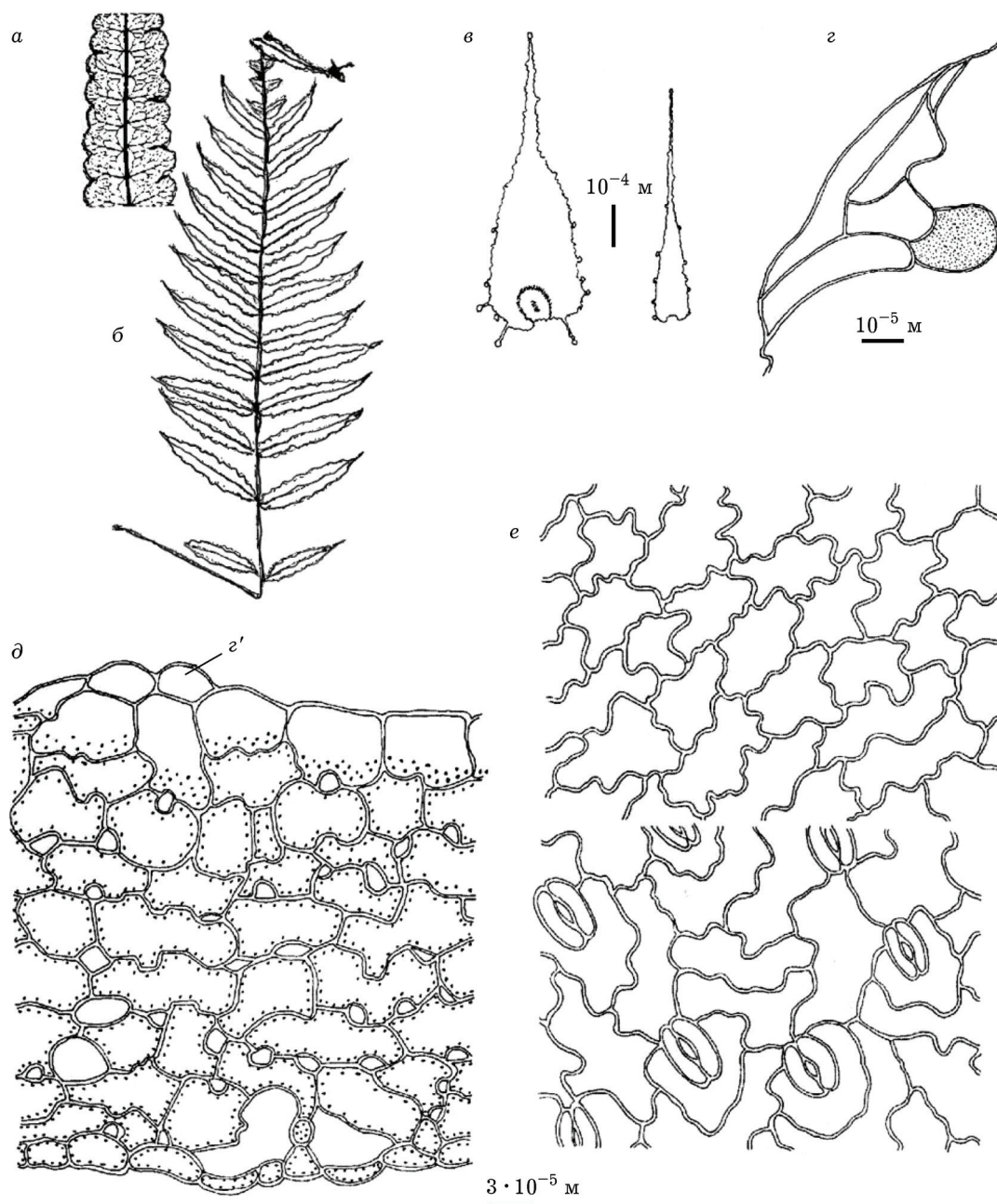


Рис. 1. *Bolbitis subcordata*: а – жилкование пера вайи [Hennipman, 1977], б – трофофилл, в – чешуи на ризоме и черешках вай, г – край чешуи с железистой трихомой, д – поперечный срез вайи: з' – гидрота, е – верхняя (вверху) и нижняя эпидермы в плане. Объяснение в тексте

B. virens), считает, что у их взрослых спорофитов формируется соленостелический цилиндр. Е. Hennipmann [1977] называет стелу у видов этого рода дорсивентральной диктиостелой, R. Schmid [1982] – диктиостелой в узком смысле слова. Корни имеют кору *Dennstaedti*-типа: внутренняя – склеренхиматизированна, внешняя – паренхиматизированна. Толщина пластинок вай в среднем

$3,76 \times 10^{-4}$ м, и их можно считать толстыми. Сухой вес единицы площади вайи (УППВ) – $40,0 \text{ кг/м}^2$, т. е. почти такой же, как у исследованных нами папоротников-мезофитов (*Polypodium vulgare*, *P. australe*, *Microgramma vacciniifolia* и др.) [Державина, 2015] (см. таблицу).

Как видно на поперечном срезе пластинки стерильной вайи, верхняя эпидерма со-

стоит из сравнительно тонкостенных, покрытых очень тонкой кутикулой, крупных, с волнистой или лопастной нижней тангентальной стенкой, клеток (см. рис. 1, д). Немногочисленные хлоропласты в них занимают эпистрофное положение. На парадермальных срезах клетки верхней эпидермы паренхимны, со слабо извилистыми стенками (см. рис. 1, е). Изредка в верхней эпидерме встречаются гидропоты из двух тонкостенных клеток, возвышающихся над покровными (см. рис. 1, д). Клетки нижней эпидермы сжаты в спинно-брюшном направлении, и приблизительно в 2–3 раза меньше по высоте, чем клетки верхней. На ее поверхности, особенно вдоль жилок, располагаются простые двухклеточные трихомы. Вайи гипостоматические. Устьица ориентированные, в числе около 82 на 10^{-6} м² площади вайи, крупные: длина – $5,67 \times 10^{-5}$ м, ширина – $3,35 \times 10^{-5}$ м. Устьичный аппарат полощитный. Е. Hennipmann [1977] у видов рода *Bolbitis* обнаружил на аэрофорах актиноцитный устьичный аппарат. Мезофилл с межклетниками из 6–7 слоев лопастных или ветвящихся клеток с мелкими выростами (см. рис. 1, д, 2, а). На поперечном срезе один-два субэпидермальных слоя клеток имеют паренхимную форму и более плотное сложение по сравнению с глубже лежащими клетками. Поэтому, вероятно, можно говорить о слабо выраженной дорсивентральности мезофилла. Черешок под пластинкой вайи имеет плоскую адаксиальную поверхность с двумя аэрофорами, выходящими на пластинку вайи, и выпуклую абаксиальную сторону (см. рис. 2, б). Его диаметр на поперечном срезе составляет в среднем 2×10^{-3} м, высота – $1,9 \times 10^{-3}$ – 2×10^{-3} м (с аэрофорами). В области адаксиального желобка находятся выпуклые крупные клетки эпидермы, образующие на его поверхности плотный покров (см. рис. 2, в). Изредка они встречаются на аэрофорах и абаксиальной поверхности черешка. Субэпидермально расположены 4–6 слоев склеренхимы, не заходящие в аэрофор. В основную паренхиму погружен V-образный на поперечном срезе пучок с V-образной ксилемой, верхушки которой загнуты к центру черешка. Клетки вокруг пучка содержат флобафены. В своем основании черешок почти цилиндрический (см. рис. 2, б). На поперечном срезе он имеет две

выпуклости на адаксиальной стороне и по краям два аэрофора. Его диаметр составляет $2,4 \times 10^{-3}$ – $2,5 \times 10^{-3}$ м, высота – $2,7 \times 10^{-3}$ – $2,8 \times 10^{-3}$ м. В отличие от своей верхней части, он состоит по периферии и в средней части из клеток с темными оболочками, вероятно, включающими флобафены. Одревеснения оболочек у этих клеток не выявляется. Проводящая система представлена двумя пучками (дистелический *Onoclea*-тип черешка). Ксилема – в форме морских коньков.

Исследование показало, что специальные приспособления для обитания в воде у этого вида отсутствуют. Однако адаптации к условиям избыточного атмосферного и почвенного увлажнения имеются: 1) на органном уровне – сравнительно крупные пластинки стерильных вайй по сравнению с фертильными, аэрофоры на ризомах и вайях; 2) на клеточно-тканевом уровне – гидропоты в эпидерме, крупные устьица, возвышающиеся над покровными клетками, развитая система межклетников, крупные тонкостенные клетки верхней эпидермы, крупноклеточный из ветвящихся клеток мезофилл. Нехватка света тоже нашла отражение в анатомическом строении пластинок вайй: эпидерма с извилистыми стенками клеток, наличие в ней небольшого числа хлоропластов с эпистрофным положением, крупные, ветвящиеся, рыхло сложенные клетки мезофилла. Относительно толстые пластинки вайй и гидрофобная тонкая кутикула препятствуют, вероятно, обезвоживанию растений в условиях временной нехватки воды и сближают этот вид с гигромезофитами. Затрудненность спорового размножения этого вида успешно компенсируется эффективным вегетативным размножением путем образования рамет за счет субтерминальных акрофилломных почек на пластинках вайй.

Учитывая специфику местообитаний и структурные особенности *Bolbitis subcordata*, выявляемые на органном и клеточно-тканевом уровнях, считаем, что он занимает промежуточное положение между теневыми геолофитами s. l. (гидрогигрофитами) и гигромезофитами.

Microsorium pteropus широко распространен в лесах низменностей и горных лесах от Индии до Индонезии, включая Южный Китай, Филиппины и Малайзию. Обитает на

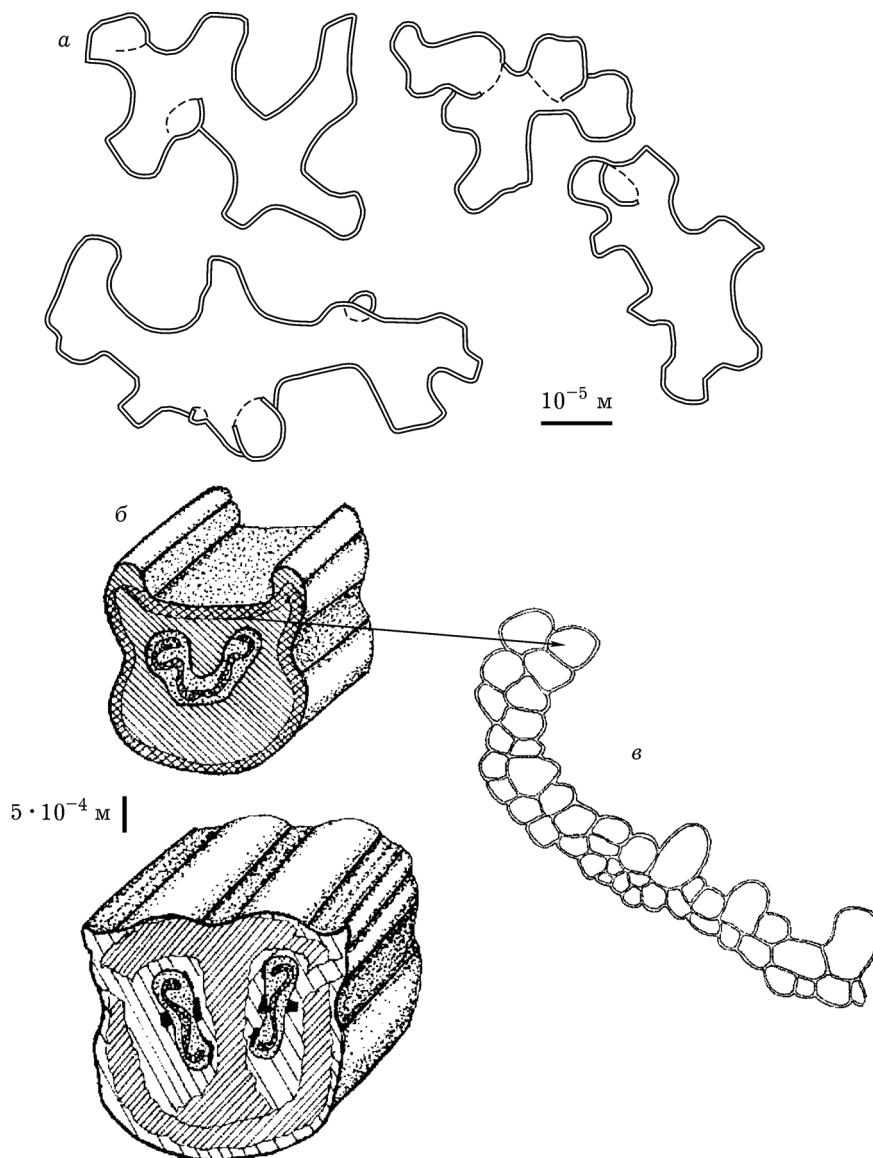


Рис. 2. *Bolbitis subcordata*: а – мацерированный мезофилл, б – схема поперечного среза черешка под пластинкой вайи (вверху) и в основании, в – клетки эпидермы в области адаксиального желобка. Объяснение в тексте

камнях, гниющих стволах деревьев по берегам ручьев и источников воды, в местах, затопляемых в период дождей (т. е. как и предыдущий вид, является обитателем ветландов и, вероятно, может быть назван гелофитом s. l. или заходящим в воду растением).

Морфология. У средневозрастных спорофитов длинные ризома (“междоузлия” длиной до 0,006–0,008 м) (рис. 3, а). Они дорсивентральные, ползучие, зеленого цвета, ломкие, диаметром до 0,005–0,008 м (до 0,01 м [Nayar, 1961]), т. е. их можно считать толстыми. Ломкость ризомов при наличии внеш-

них воздействий обеспечивает легкую дезинтеграцию особей. Придаточные корни, ветвящиеся до 3–4 порядков, располагаются на нижней стороне ризома в 3–4 более или менее выраженных рядах. На верхней стороне ризома в двух ортостихах (дистихоидный филлотаксис) (см. рис. 3, а) находятся мономорфные вайи – трофоспорофиллы. Их пластинки темно-зеленого цвета, тонкие, цельные, продолговатые или с небольшими 1–2 ушковидными выростами в основании, или тройчато-раздельные с острой верхушкой, цельным краем и низбегающим основа-

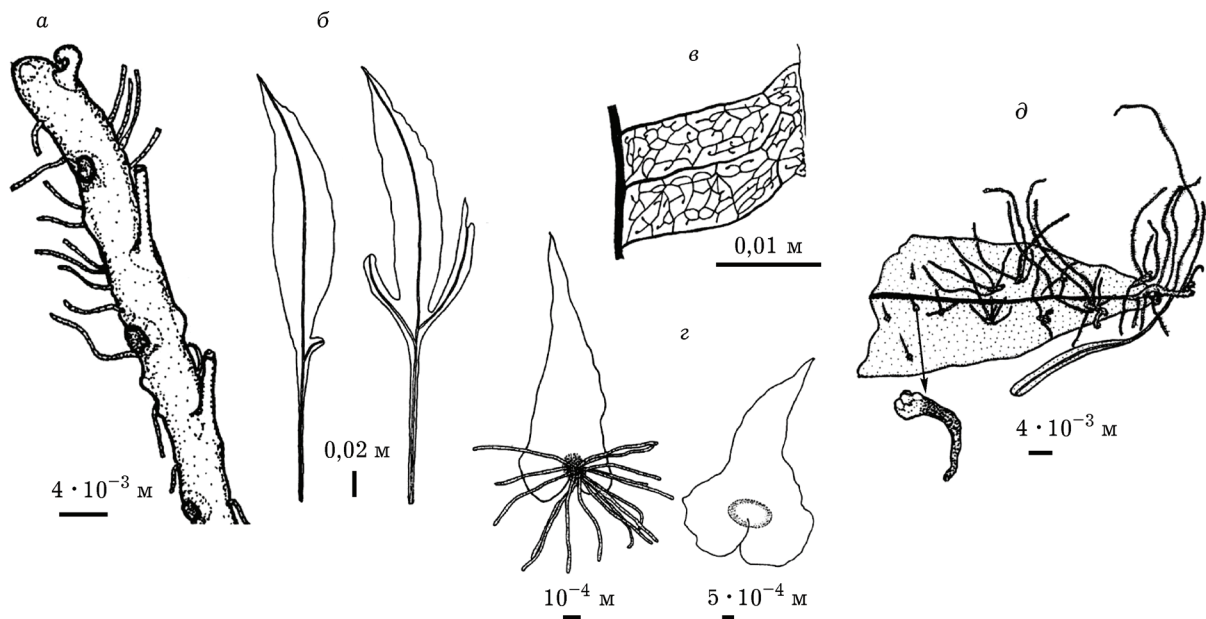


Рис. 3. *Microsorium pteropus*: а – фрагмент дистального участка ризома (чешуи удалены), б – трофоспорофиллы, в – жилкование, г – чешуи с основания вайи и ризома, д – фрагмент вайи с почками (почка увеличена). Объяснение в тексте

нием. Словом, для трофоспорофиллов этого вида характерна гетерофиллия (см. рис. 3, б). Их длина в условиях оранжереи достигает 0,4 м, ширина – 0,02–0,03 м. В оранжереях вайи разворачиваются непрерывно, живут более года (вечнозеленость). При кратковременном понижении гидратуры воздуха они быстро подсыхают. После смачивания способны восстановить тургор. Длительный водный дефицит (несколько часов) не выносят. Молодые участки ризома, основания вайи и черешки густо одеты черепитчато расположенными клатратными чешуями темно-коричневого цвета длиной 0,001–0,003 м (см. рис. 3, г). На старых участках ризома чешуи изреживаются. Они прикрепляются основанием, по форме – узко- или широкояйцевидные с оттянутой верхушкой и перекрывающимися “крыльями”. Интересной особенностью вида является наличие в основании некоторых чешуй пучков одноклеточных гигроскопичных “трихомов-ризоидов”, как их называет В. К. Nayyar [1961]. Пучки трихомов могут располагаться и на покровных клетках черешка. Изредка по краю чешуй обнаруживаются железистые трихомы.

Жилкование – закрытое, с густой сетью жилок, приближающееся к сетчатому (см. рис. 3, в). Жилки второго порядка распола-

гаются под углом в 60–90° к главной жилке. Рекуррентные жилки заканчиваются гидатодами. Сорусы распределены по всей нижней поверхности вайи. Видовым признаком являются длинные нитевидные однорядные парафизы среди спорангиев.

Еще одна особенность вида – способность к образованию выводковых почек (см. рис. 3, д). У вайи, лежащих в воду, или фрагментов сорванных вайи, начиная с верхушки (acrofilломно), по всей поверхности пластинки (ламинально) закладываются почки, у которых сначала формируются 2–3–5 корней, затем появляются зачатки вайи, и растет ось ризома. Особи вегетативного происхождения отличаются не только омоложением по сравнению с материнским растением, но и быстрым развитием и, соответственно, переходом к спороношению. Споровое размножение этого вида не затруднено, в оранжерее в большом числе обнаруживаются гаметофиты этого папоротника и возникшие на них спорофиты. Боковые ризома закладываются нерегулярно и не имеют строгого местоположения на оси ризома. Они растут и напротив вайи, и посередине “междоузлия” (*Polypodium* – тип ветвления [Troll, 1937]). Причем на одном “междоузлии” можно встретить не одну, как

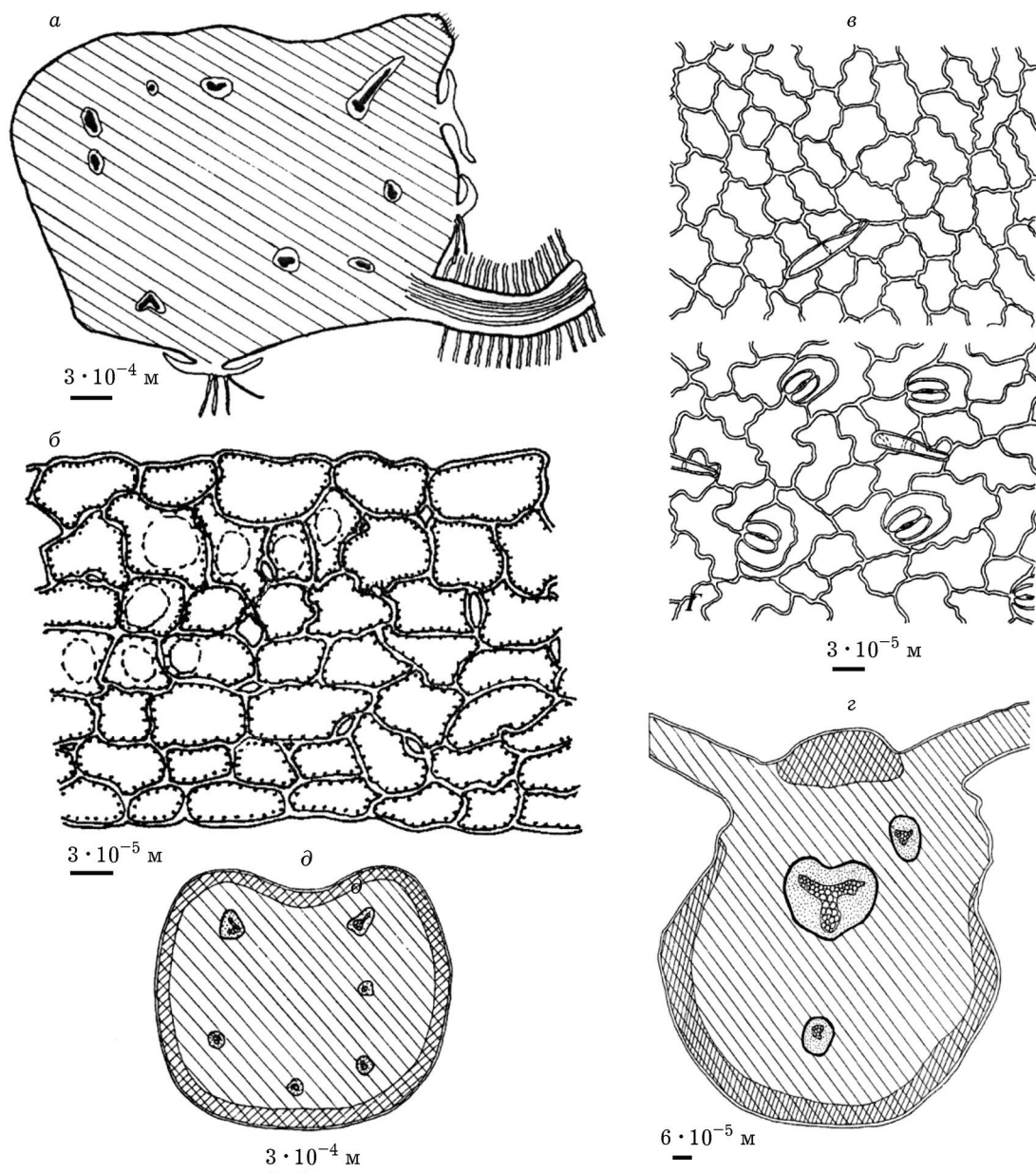


Рис. 4. *Microsorium pteropus*: а – схема поперечного среза ризома, б – поперечный срез вайи, в – верхняя (вверху) и нижняя эпидермы, г – схема поперечного среза вайи в области средней жилки, д – схема поперечного среза черешка. Объяснения в тексте

обычно бывает, а даже две почки – зачатка боковых ризома.

Жизненная форма. *Microsorium pteropus* – дорсивентральный, толсто-длиннокорневищный, неявнополицентрический, безрозеточный, вегетативно разрастающийся, эффективно вегетативно размножающийся, вечнозеленый травянистый многолетник.

Анатомия. На поперечном срезе в области “междоузлия” ризом явно дорсивентра-

лен (сжат в спинно-брюшном направлении). Проводящая система ризома представлена диктиостелой из 8–9 меристел (рис. 4, а). Толщина пластинки вайи примерно в 5 раз меньше, чем у эпифита *M. punctatum*, и составляет $1,51 \times 10^{-4}$ м. Тонкие пластинки позволяют, как известно, эффективно использовать свет низкой интенсивности. Как видно на их поперечном срезе (см. рис. 4, б), верхняя эпидерма состоит из сравнительно круп-

ных, сжатых по высоте покровных клеток, покрытых тонкой кутикулой. Она содержит хлоропласты. Оболочки клеток равномерно утолщены. На парадермальных срезах клетки верхней эпидермы паренхимны, со слабо извилистыми стенками и редкими простыми двухклеточными трихомами (см. рис. 4, в). Под эпидермой расположен 4–6-слойный мезофилл, слабо дифференцированный на один слой лопастных более или менее вытянутых перпендикулярно эпидерме клеток, и 3–5 слоев уплощенных по высоте клеток с мелкими межклетниками. Поскольку у *M. pteropus* сравнительно мелкие клетки мезофилла и малая толщина пластинки, отсюда в 3 раза меньший сухой вес единицы площади вайи (УППВ), чем у эпифита *M. punctatum* – 22,66 кг/м² (см. таблицу).

Вайи этого вида гипостоматические. Устьица расположены вровень с покровными клетками. Их оси не имеют определенной ориентации по отношению к поверхности вайи (см. рис. 4, в). Число устьиц на 10⁻⁶ м² в среднем равно 80. Устьичный аппарат поло- и кополочитный [Sen, Hennipman, 1981]. В нижней эпидерме, как и в верхней, обнаружены простые двухклеточные трихомы. На парадермальном срезе покровные клетки нижней эпидермы имеют большие размеры по сравнению с верхней эпидермой. Над и под центральной жилкой на поперечном срезе находятся до семи слоев волокон склеренхимы с одревесневшими оболочками (см. рис. 4, г). В основную паренхиму погружены пучки: один крупный центральный и 2–3 мелких. Ксилема трехлопастная. Эндодерма темно-коричневого цвета, с флобафенами. Черешок на поперечном срезе в средней части почти округлый с адаксиальным желобком (см. рис. 4, д). Снаружи он одет эпидермой. Субэпидермально находится кольцо склеренхимы с одревесневшими оболочками клеток. В паренхиму погружены шесть пучков, с двух-трехлопастной ксилемой, флоэмой и перициклом (полистелический *Polypodium*-тип черешка).

Как было сказано, это – сухопутное растение, обитатель ветландов, нуждающееся в затенении и повышенной влажности почвы и воздуха, от которой максимально зависит гидратура его клеток. Коль этот папоротник хорошо выносит затопление, то на разных уровнях организации у него выявляются чер-

ты, присущие растениям и сухопутным, и заходящим в воду.

На органном уровне его адаптации близки к характерным для гигрофитов и гидрофитов: цельные и тройчатораздельные сравнительно крупные вайи, не имеющие специальных приспособлений для защиты от испарения; тенденция к гетерофиллии, как и у других папоротников, обитающих в лесах вблизи водных потоков; непрерывное разветвление вайи; активное разрастание и вегетативное размножение, т. е. постоянное пополнение популяции молодыми особями вегетативного происхождения, быстро переходящими к спороношению; густой покров из чешуй и трихомов, как губка впитывающих и удерживающих воду.

На клеточно-тканевом уровне на первый план выходят сцио- и гигроморфные черты: сравнительно тонкие пластинки вайи; слабая дифференциация мезофилла; относительно крупные клетки верхней эпидермы с хлоропластами; наличие хлоропластов в покровной ткани ризомов; слабо извилистые антиклинальные стенки клеток эпидермы, присутствие в ней трихомов; гипостоматичность; отсутствие определенной ориентации осей устьиц; наличие гидатод. В то же время у этого вида выявляются черты, присущие растениям с затрудненным водоснабжением: мелкие немногочисленные межклетники; водоудерживающие вещества в эндодерме меристел; большее, чем у эпифита *M. punctatum*, число устьиц; густая сеть жилок. Последние два признака, вероятно, обеспечивают интенсивную транспирацию при избыточном увлажнении и сопряженный с ней фотосинтез.

Структура вайи *M. pteropus* адаптивна только в условиях оптимального и повышенного водоснабжения. Однако в пессимальных условиях гидратуры она практически не дает шансов на выживание. Это растение, на наш взгляд, является гигрогелофитом, которые из гомойогидричных растений наиболее близки к пойкилогидричным, так как не могут активно регулировать водный баланс. Благодаря кратковременному сохранению жизнеспособности в условиях водного стресса его, вероятно, можно назвать папоротником, занимающим промежуточное положение между гомойогидричными и вторично пойкилогидричными растениями. По

отношению к другим факторам среды это, вероятно, сциоморфное, эвтрофное ацидофильное растение.

Папоротники-гидрофиты

Ceratopteris cornuta и *Ceratopteris thalictroides*. Общее распространение – Корея, Рюкю, Тайвань, Китай, Индия, Малайзия и Полинезия.

C. cornuta и *C. thalictroides* – субтропические и тропические полуводные (укореняющиеся в илистых почвах мелководных водоемов) и водные (свободно плавающие в канавах, каналах) или болотные (гелофиты s. str.) растения. Они часто сорничают на рисовых полях и в посадках таро. Эти однолетние папоротники хорошо адаптированы к жизни на затопляемых рисовых полях. Молодые растения (возникшие в результате полового процесса или вегетативного размножения) обычно укоренены в почве. После затопления поля они ведут плавающий образ жизни. Те растения, которые не попали в зону затопления, могут пройти весь жизненный цикл на почве (поэтому близки к земноводным растениям). Дочерние особи, возникшие из выводковых почек на плавающих материнских растениях, являются изначально плавающими. Исследования N. Pal и S. Pal [1962] показали, что особи *Ceratopteris*, растущие на почве, всегда имели меньшие размеры, нежели плавающие.

Морфология. У средневозрастных спорофитов короткие, ортотропные, моноподиально нарастающие, радиально-симметричные ризомы конической формы, расширяющиеся к верхушке (розеточные растения). У каждого зачатка вайи в основании закладывается корешок зеленого цвета. Фотосинтезирующие корни имеются и у молодых спорофитов. Развитые корни, моноподиально нарастающие, отходят по несколько от абаксиальной поверхности основания каждой вайи. Корни кремового цвета, прозрачные, ветвящиеся до второго порядка, с бесцветными корневыми волосками.

Растения гетеробластные. Вайи диморфные, трофоспорофиллы и трофофиллы сильно варьируют по форме и размерам не только у особей разного возраста, но и у одно-

возрастных растений. Максимальная длина вайи у растений, живущих на затопляемых рисовых полях: стерильных – 0,5 м, черешок – 0,13; фертильных – 0,65 м, черешок – 0,20 м. Площадь стерильных вайи в среднем составляет $122,7 \times 10^{-4} \text{ м}^2$. У растущих на почве особей длина вайи 0,15 м и 0,20 м соответственно [N. Pal, S. Pal, 1962]. Зачатки вайи, разворачивающиеся вайи и их черешки одеты редкими прозрачными колпачковидными чешуями размером 1×10^{-3} – $2 \times 10^{-3} \times 0,5 \times 10^{-3}$ – $1,5 \times 10^{-3}$ м. У молодых спорофитов *C. cornuta* стерильные вайи тонкие, прозрачные цельные или перистораздельные, лопатчатые, лентовидные, обратно-яйцевидные или яйцевидные с редкими однорядными многоклеточными трихомами по краю и на нижней поверхности пластинок (рис. 5, б). У средневозрастных спорофитов вайи дважды-перистые, продолговатые (см. рис. 5, б, в). У *C. thalictroides* стерильные вайи трижды-четырежды-перистые с более узкими перышками и железистыми двуклеточными трихомами на обеих сторонах пластинок и черешках (рис. 6, и). Фертильные вайи у обоих видов с более узкими перьями. Вдоль завернутого края их пластинок располагаются одиночные спорангии (см. рис. 5, д). Жилкование у стерильных вайи обоих видов близкое к сетчатому, с густой сетью жилок. Редкие свободные жилки выходят на край пластинки, включенные жилки отсутствуют (см. рис. 5, а, г). У фертильных вайи 3–7 параллельных жилок с редкими ареолами. Первая вайя спорофита голая с лопатчатой пластинкой, снабжена одной жилкой и имеет один корень. У последующих вайи появляются трихомы.

Вегетативное размножение. Виды рода способны к активному вегетативному размножению за счет выводковых почек, которые образуются обычно в синусах перьев и перышек и на верхушках вайи (акрофилломно) (см. рис. 5, г, ж). Изредка почки появляются и на рахисах вайи. Некоторые исследователи полагали, что новые растения развиваются из почек на следующий сезон. N. Pal, S. Pal [1962] показали (при исследовании *C. thalictroides* в Индии), что при высыхании полей почки обычно гибнут. На затопленных участках они живут чуть дольше, но с на-

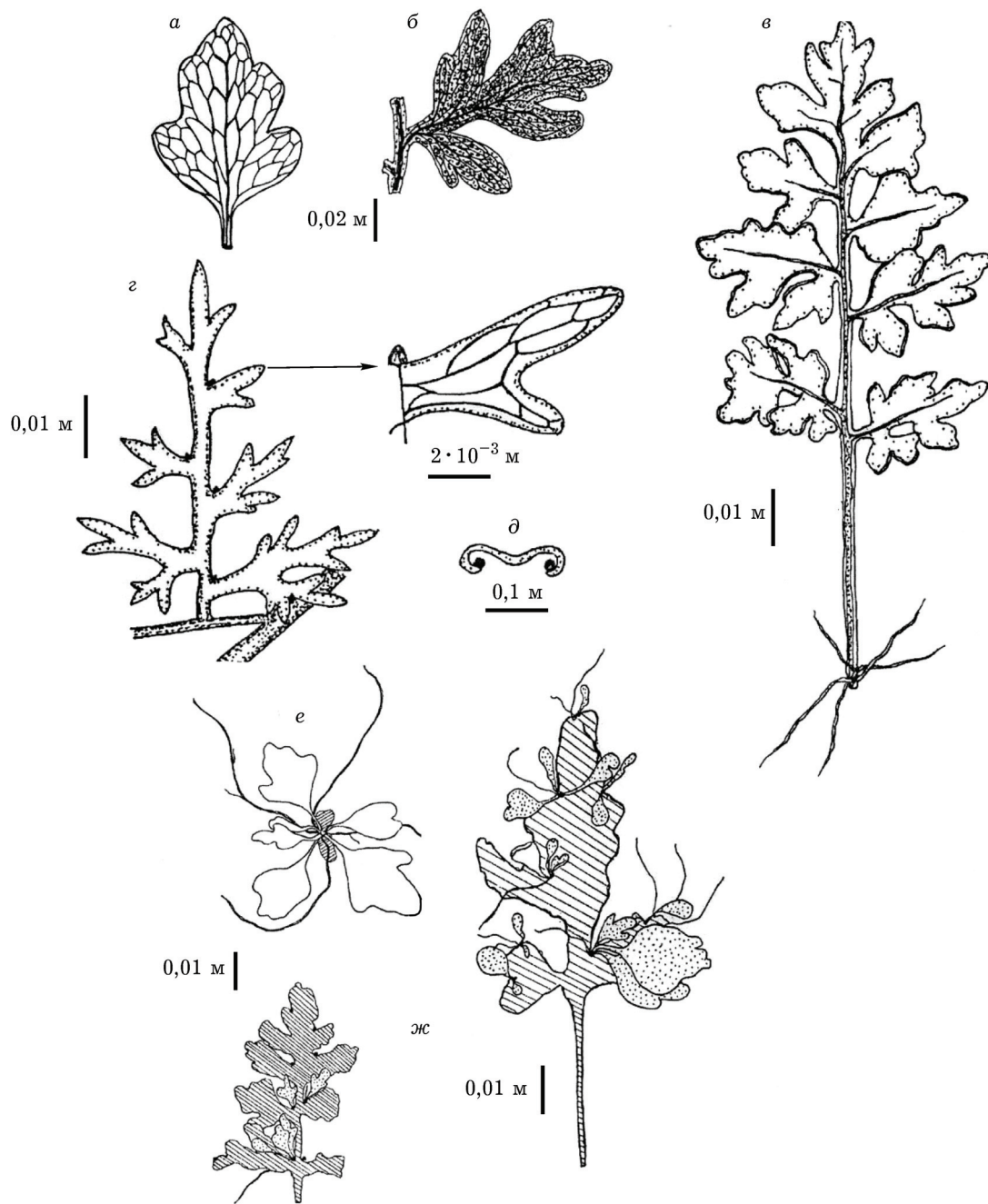


Рис. 5. *Ceratopteris cornuta*: а – вайя молодого спорофита, б – перо стерильной вайи средневозрастного спорофита, в – стерильная вайя средневозрастного спорофита. *Ceratopteris thalictroides*: г – перо второго порядка стерильной вайи, д – схема поперечного среза фертильной вайи, е – молодой спорофит вегетативного происхождения с фрагментом материнской вайи, ж – выводковые почки на вайях *C. cornuta*. Объяснение в тексте

ступлением холодного сезона тоже постепенно загнивают и разрушаются. Однако из выводковых почек в тот же сезон могут развиваться взрослые растения. Возобновление растений на следующий сезон осуществляется

в основном за счет спор, которые могут прорасти под водой или на почве.

Жизненные формы. *C. thalictroides* и *C. cornuta* – розеточные, ортотропные, радиально симметричные, неявнополицентрические,

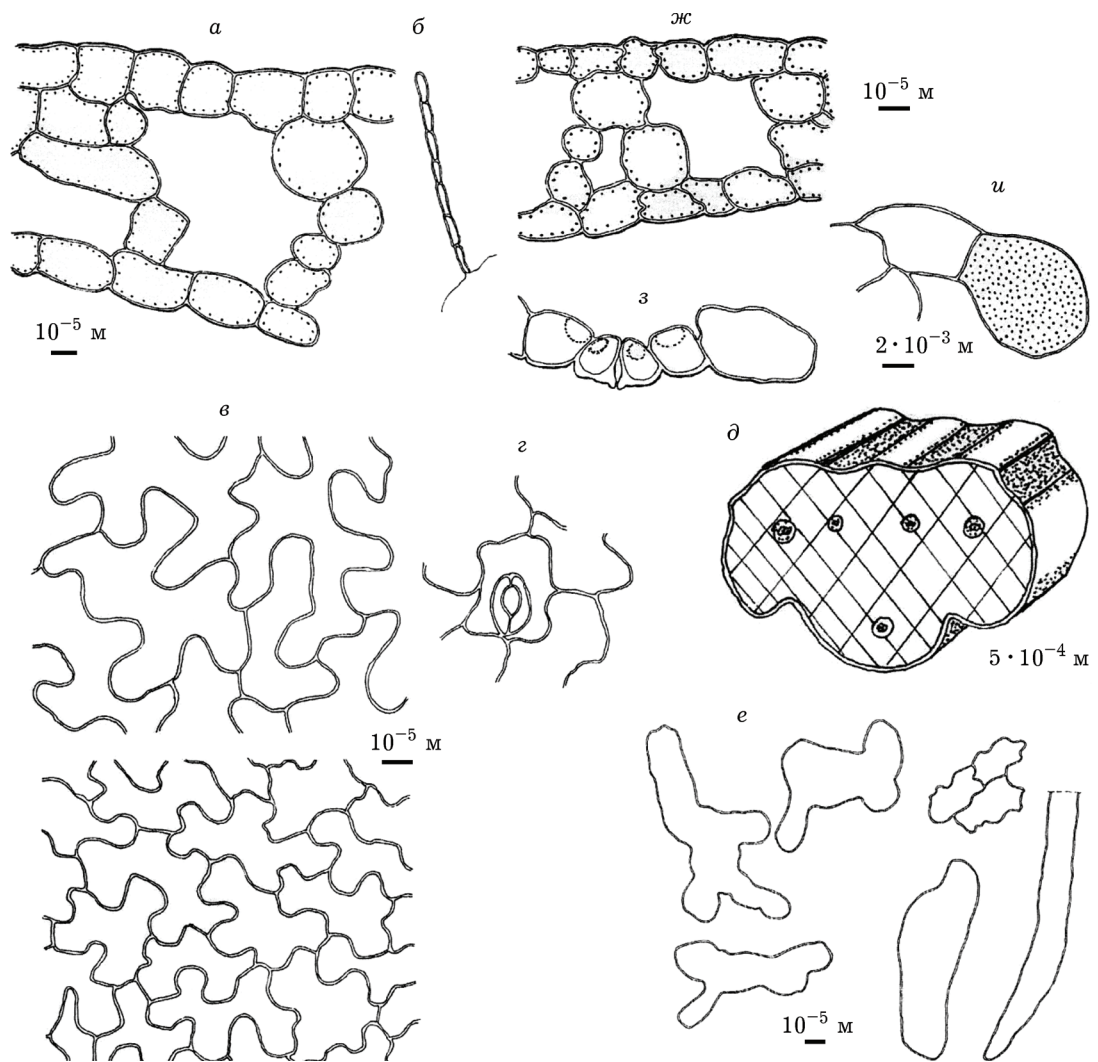


Рис. 6. *Ceratopteris cornuta*: а – поперечный срез вайи, б – трихома, в – верхняя эпидерма и нижняя эпидермы в плане, г – устьице в плане, д – схема поперечного среза черешка, е – мацерированный материал. *C. thalictroides*: ж – поперечный срез вайи, з – устьице на поперечном срезе, и – трихома. Объяснение в тексте

эффективно вегетативно размножающиеся вегетативные малолетники.

Анатомия. Ризом молодых растений простстелеческий, у взрослых спорофитов – диктиостела [N. Pal, S. Pal, 1962] или дициклическая диктиостела с перфорированным васкулярным цилиндром [Schmid, 1982]. Основная паренхима с межклетниками, механические ткани не развиты. Кора в корнях *Lonchitis*-типа (паренхиматизированна). В ней обнаруживаются на поперечном срезе шесть воздушных каналов. Вайи тонкие (у обоих видов): у *C. thalictroides* толщиной от $1,07 \times 10^{-4}$ до $1,59 \times 10^{-4}$ м, у *C. cornuta* несколько толще – до $1,7 \times 10^{-4}$ м (среднее значение –

$1,52 \times 10^{-4}$ м). На поперечном срезе пластинок стерильных вайи *C. cornuta* и *C. thalictroides* верхняя и нижняя эпидермы состоят из клеток почти одинаковых размеров с тонкой кутикулой (см. рис. 6, а, ж). На парадермальных же срезах видно, что верхняя эпидерма имеет более крупные клетки с сильно извилистыми стенками и хлоропластами (см. рис. 6, в). Среднее число хлоропластов в клетках *C. cornuta* – 57,5. У *C. thalictroides* стерильные вайи амфистоматические, фертильные – эпистоматические. У *C. cornuta* устьица обнаружены нами только в верхней эпидерме (см. рис. 6, г). W. van Cotthem [1970] отмечает редкие устьица у этого вида и в

нижней эпидерме. Устьичный аппарат полочитный. У *C. thalictroides* число устьиц на 10^{-6} м² площади вайи от 52 до 64 [N. Pal, S. Pal, 1962]. Устьица возвышаются над покровными клетками (см. рис. 6, з). Мезофилл гомогенного типа из 2–4 слоев лопастных клеток с крупными межклетниками (см. рис. 6, а, ж, е). Сухой вес единицы площади вайи (УППВ) имеет низкие значения – 10,06 кг/м² (см. таблицу).

Черешок на поперечном срезе округло-треугольный или округло-четыреугольный, диаметром 2×10^{-3} – $2,2 \times 10^{-3}$ м, высотой $1,4 \times 10^{-3}$ – $1,5 \times 10^{-3}$ м (см. рис. 6, д). Адаксиальная поверхность с тремя небольшими выпуклостями, с абаксиальной стороны имеются два желобка. Под мелкоклеточной эпидермой с редкими устьицами расположена основная паренхима с крупными межклетниками. Механические ткани отсутствуют. Число пучков, погруженных в основную паренхиму, зависит от уровня среза и колеблется от 4 до 8. Стеллярный тип черешка – полистелический *Platyserium*-тип.

У *C. cornuta* и *C. thalictroides* биоморфы адаптированы к плавающему образу жизни: розеточная форма роста (нижние вайи распластаны по поверхности воды, верхние занимают косое и вертикальное положения) способствует сохранению большой площади соприкосновения с водной и воздушной средами. Контакт с внешней средой способствует и сильное расчленение вайи, особенно у *C. thalictroides*.

В структуре этих папоротников присутствует максимальное число черт, присущих тенивым плавающим растениям: тонкие пластинки вайи с низкими значениями сухого веса единицы площади, лишенные механических тканей и имеющие крупные межклетники; небольшое число сравнительно крупных устьиц на вайях, находящихся в воздушной среде; извилистые швы клеток эпидермы; гомогенный мезофилл; наличие хлоропластов во всех тканях вайи, даже корнях и др. Несмотря на то, что эти папоротники могут пройти жизненный цикл и на влажной почве, основной средой их обитания все же является вода. Кроме того, они хорошо переносят полное погружение в аквариумах, если к ризому прикреплен груз. Именно в

водной среде осуществляется активное вегетативное размножение этих растений.

Выше сказанное позволяет отнести *C. cornuta* и *C. thalictroides* к экологической группе теневых гидрофитов (аэрогидатофитов), занимающих промежуточное положение между земноводными и типичными водными растениями.

Таким образом, изученные папоротники, как было отмечено, представлены обитателями ветландов и водоемов с переменным увлажнением, т. е. представляют собой ряд переходных форм от сухопутных растений к типичным водным (гидрофитам) и являются, вероятно, вторично водными растениями. Данные, полученные в ходе исследования, позволяют заключить, что их адаптации к комплексу условий в названных местообитаниях могут быть сведены к следующим:

I. Организменный уровень (биоморфологический): 1) у розеточных биоморф (виды рода *Ceratopteris* – аэрогидатофиты) нижние вайи и корни распластаны по поверхности воды и обеспечивают “лыжный эффект”, увеличивая поверхность соприкосновения растения с водной средой и обеспечивая в какой-то степени плавучесть; 2) как и большинству растений, обитателей увлажненных субстратов и водоемов, всем исследованным видам свойственно активное вегетативное размножение, прежде всего за счет выводковых почек на вайях (*Microsorium pteropus*, виды рода *Ceratopteris*), а также способность к захвату новых территорий за счет нарастания и ветвления длинных ризом (*Microsorium pteropus*) или укоренения вайи с помощью акрофилломных почек (виды рода *Bolbitis*).

II. Органный уровень: 1) в ряду исследованных папоротников – виды рода *Bolbitis* – *Microsorium pteropus* – виды рода *Ceratopteris* – уменьшается отношение объема фотосинтезирующей ткани к площади ее поверхности. Это достигается, во-первых, за счет расчленения пластинок вайи (виды родов *Ceratopteris* и *Bolbitis*), во-вторых, уменьшения толщины пластинок вайи (минимальная – у видов рода *Ceratopteris*); 2) в условиях погружения нижней части растения в воду роль структур, способных к газообмену, могут играть аэрофоры на черешках и пластинках вайи, как у видов рода

Bolbitis; 3) гигроскопические трихомы на ризомах и черешках у *Microsorium pteropus* удерживают влагу, способствуя, по-видимому, поддержанию оптимального водного баланса растения.

III. Клеточно-тканевый уровень: 1) аэрогидатофиты (виды рода *Ceratopteris*), используя высокую плотность среды обитания, снижают удельный вес органов за счет крупных межклетников (аэренхимы) не только в вайях, но и в корнях. Это поддерживает плавучесть растений, которая является компенсаторным механизмом в ответ на атрофированность у этих растений механических тканей; 2) как известно, теневые растения (в нашем случае гигромезофиты, гигрогелофиты и гидрофиты) по сравнению с гелиофитами существуют нередко в условиях затрудненной транспирации. Это влечет за собой сложность поступления в растения минеральных веществ. Поэтому у них выработался ряд структурных компенсаторных адаптаций к усилению кутикулярной и устьичной транспирации: у видов рода *Ceratopteris* устьица располагаются на обеих сторонах пластинок вайй; *Microsorium pteropus* способен экскретировать воду в капельно-жидкой форме через гидатоды; *Bolbitis subcodata* имеет для этого гидропоты простейшего строения; у всех видов имеются живые трихомы на поверхности вайй; 3) тонкая кутикула на вайях видов *Ceratopteris* в какой-то мере нейтрализует выщелачивающее действие воды. Это ограничивает диффузию воды и растворенных в ней веществ между окружающей средой и апопластом лежащих на воде вайй; 4) наличие хлорофилла в клетках не только мезофилла, но и эпидермы вайй (*Microsorium pteropus*, виды рода *Bolbitis*), даже корней (виды рода *Ceratopteris*), позволяет обеспечить эффективный фотосинтез, характерный для гидрофитов и гелофитов даже в условиях затенения.

Функциональные особенности. 1) Гидрофиты и гигрогелофиты отличаются низкие значения сублетального водного дефицита, и их вайи не могут удерживать воду, подсыхают и отмирают даже при небольших водных потерях, т. е. исследованные виды являются гидростабильными растениями; 2) у плавающих форм *Ceratopteris* газообмен лимитирован только в погруженных частях растений

(корнях и ризомах) и лежащих на поверхности воды вайях. Поэтому в качестве компенсаторных структур развивается система воздухоносных ходов, по которым газы (CO_2 и O_2) передаются из структур, их поглощающих, к потребляющим их структурам.

Биологические особенности. Важная особенность жизненного цикла однолетних видов рода *Ceratopteris* – его синхронизация с циклом работ на рисовых полях и эффективное не только вегетативное, но и споровое возобновление на следующий год, благодаря прорастанию спор под водой. Для *Microsorium pteropus* характерно ускорение развития особей вегетативного происхождения и быстрый их переход к спороношению.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Среди папоротников-гелофитов и гидрофитов шел отбор растений, характеризующихся разнообразными биоморфами, активным вегетативным размножением и ускоренным прохождением онтогенетических фаз, при этом возникали структуры, способствующие аэрации, поддержанию оптимального водного баланса и эффективного фотосинтеза.

В качестве основных адаптивных стратегий специализированных к земноводному образу жизни *Bolbitis subcodata* и *Microsorium pteropus* можно назвать вегетативную подвижность и эффективное вегетативное размножение, наличие аэрофоров, гигроскопических трихомов, гидатод и гидропот.

Для специализированных к водному образу жизни видов рода *Ceratopteris* характерны такие адаптивные механизмы, как плавающие розеточные биоморфы, тонкие амфистоматические вайи, наличие хлоропластов и аэренхимы во всех органах растения, активное геммообразование.

ЛИТЕРАТУРА

- Гуреева И. И. Равноспоровые папоротники Южной Сибири (систематика, происхождение, биоморфология, популяционная биология). Томск, 2001. 158 с.
- Державина Н. М. Адаптации эпилитных папоротников на разных уровнях структурной организации // Сиб. экол. журн. 2015. № 2. С. 175–184 [Derzhavina N. M. Adaptation of epilithic ferns at different levels of structural organization // Contemporary Problems of Ecology. 2015. Vol. 8. N 2. P. 141–147].

- Катанская В. М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Л.: Наука. Ленингр. отделение, 1981. 187 с.
- Мокроносов 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.
- Папченков В. Г. О классификации макрофитов водоема // Экология. 1985. № 6. С. 8–13.
- Поплавская Г. И. Экология растений. М.: Сов. наука, 1948. 295 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.
- Шорина Н. И. Экологическая морфология и популяционная биология представителей подкласса Polypodiidae: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1994. 34 с.
- Шорина Н. И. Морфология почек и корневищ папоротников // Растения в природе и культуре. Владивосток: Дальнаука, 2000. Т. 2. С. 124–138.
- Burrows G. E. Comparative anatomy of the photosynthetic organs of 39 xeromorphic species from subhumid new South Wales, Australia // Int. Journ. Plant Sci. 2001. Vol. 162, N 2. P. 411–430.
- 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.
- Goebel K. Verzweigung der Farne // Organographie der Pflanzen insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Jena: Fischer, 1928. Bd. 1. S. 25–100.
- Hennipman E. A monograph of the fern genus *Bolbitis* (Lomariopsidaceae) Leiden: Brill. Leiden Univ. Press, 1977. N 2. 331 p.
- Johansson D. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest // Acta Phytogeogr. Suec. 1974. Vol. 59. P. 1–136.
- Kornaś J. Life-forms and seasonal patterns in the pteridophytes in Zambia // Acta Soc. Bot. Pol. 1977. Vol. XLVI, N 4. P. 669–690.
- Lovis J. D. Evolutionary patterns and processes in ferns // Advances in botanical research. / eds. R. D. Preston, H. W. Woolhouse L.: Acad. Press, 1977. Vol. 4. P. 229–415.
- Mehlreter K., Walker L. R., Sharpe J. M. Fern Ecology. Cambridge Univ. Press, 2010. 444 p.
- Mehlreter K., Palacios-Rios M. Phenological Studies of *Acrostichum danaeifolium* (Pteridaceae, Pteridophyta) at a mangrove site of the Gulf of Mexico // J. Trop. Ecol. 2003. Vol. 19. P. 155–162.
- Nayar B. K. Morphology of two Indian species of *Bolbitis* // J. Indian. Bot. Soc. 1960. Vol. 39. P. 259–277.
- Nayar B. K. *Microsorium*. Ferns of India // Bull. Nat. Bot. Gard. 1961. N 58. P. 1–38.
- Ogura Y. Comparative anatomy of vegetative organs of the Pteridophytes. Berlin Stuttgart: Borntraeger, 1972. 502 p.
- Pal N., Pal S. Studies on morphology and affinity of the Parkeriaceae I. Morphological observations of *Ceratopteris thalictroides* // Bot. Gaz. 1962. Vol. 124. P. 132–143.
- Page C. N. Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview // Rev. Palaeobot. & Palynol. 2002. Vol. 119, N 1. P. 1–33.
- 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 Pflanzen. Berlin: Borntraeger, 1937. Bd. 1. Teil. 1. S. 309–516.
- van Steenis C. G. G. J. Rheophytes of the World. An Account of the Flood-resistant Flowering Plants and Ferns and the Theory of Autonomous Evolution. Sijthoff & Noordhoff: Alphen a/d Rijn, 1981. 422 p.

Adaptive Strategies of Homosporous Helophytic and Hydrophytic Ferns

N. M. DERZHAVINA

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

On the basis of the study of helophytic and hydrophytic ferns, as well as literature data, adaptive strategies of their sporophytes were identified. A complex analysis of the photosynthetic apparatus of the plants was carried out at different levels of its organization: a) fronds, b) mesophyll cells, c) plastid apparatus. Among these species there had been a selection of the plants which were characterized by various biomorphs, active vegetative reproduction and accelerated passing of ontogenetic phases. As the result, the structures promoting aeration, maintenance of optimum water balance and effective photosynthesis had appeared.

Key words: helophytes, hydrophytes, aerohydrotophytes, acrophyllomic and laminalic buds, hydrotopes.