

2-2840

МОСКОВСКИЙ ОРДЕНА ЛЕНИНА  
И ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ  
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ  
имени В. И. ЛЕНИНА

Специализированный Совет К-113.08.13

9 83-3  
1378-6

На правах рукописи

УДК 677.95 : 582.381.2

ДЕРЖАВИНА Нина Михайловна

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ И СТРОЕНИЕ  
ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ СПОРОФИТОВ У ВИДОВ  
*Polypodium* L. s. l., ОБИТАЮЩИХ В СССР

03.00.05 — ботаника

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Москва — 1983

## 1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Современная экологическая и эволюционная морфология растений накопила большой фактический материал, позволяющий судить о конкретных путях эволюции жизненных форм в различных таксонах цветковых растений. Изучены и классифицированы их возрастные состояния и фазы морфогенеза, что служит биологической основой рекомендаций по рациональному использованию и охране ряда объектов. Что же касается высших споровых растений, в частности папоротников, то им до сих пор уделено очень мало внимания в этих направлениях. Несмотря на существование солидных сводок по систематике, морфологии и анатомии высших споровых, остаются мало изученными их подземные органы, морфогенез спорофита в целом, жизненные формы в связи с экологией. Лишь некоторые авторы (Velenovsky, 1906; Goebel, 1913; Troll, 1937; Мейер, 1955, 1958; Науялис, 1979 и др.) описывали отдельные этапы онтогенеза папоротников. Вне поля зрения ботаников оказались ритмы роста и специфика метамерности спорофитов папоротников.

Данная работа посвящена изучению жизненных форм и строения спорофита семи видов дорсентральных папоротников, обладающих согласно W. Troll (1937) *Polypodium* - типом ветвления корней и *Polypodium* - типом стебля (по Verdoorn, 1972 и Ogura, 1938). Это исследование позволит внести вклад в решение некоторых проблем теоретической морфологии растений и глубже исследовать биологию и экологию некоторых лекарственных и охраняемых видов папоротников.

Цель и задачи исследования. Основная цель диссертационной работы: выявить специфику строения и роста вегетативного тела исследуемых видов и на этой основе проанализировать их жизненные формы в связи с экологическими условиями и эволюционными отношениями. Конкретные задачи исследования: а) описать основные морфологические структуры взрослых спорофитов, обратив особое внимание на ритм роста и специфику метамерности; б) выделить основные фазы морфогенеза спорофита и проследить динамику жизненных форм в онтогенезе; описать возрастные состояния особей; в) сопоставить последовательность и длительность фаз морфогенеза у изученных видов, используя в качестве единой временной шкалы периодизацию онтогенеза по возрастным состояниям; г) на основе всех полученных данных охарактеризовать жизненные формы

Работа выполнена в Московском ордена Ленина и ордена Трудового Красного Знамени государственном педагогическом институте имени В. И. Ленина.

Научный руководитель:

доктор биологических наук, профессор Т. И. СЕРЕБРЯКОВА

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук А. П. ХОХРЯКОВ

кандидат биологических наук, доцент Л. М. ШАФРАНОВА

Ведущая организация — Ботанический институт АН СССР.

Защита состоится «.....» ..... 1983 г. в 15 часов 30 мин. на заседании специализированного Совета К-113.08.13 по присуждению ученой степени кандидата наук в Московском ордена Ленина и ордена Трудового Красного Знамени государственном педагогическом институте им. В. И. Ленина по адресу: Москва, ул. Кибальчича, 6, корпус 5, аудитория 304.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке МГПИ им. В. И. Ленина (ул. М. Пироговская, 4, МГПИ им. В. И. Ленина).

Автореферат разослан «.....» ..... 1983 г.

Ученый секретарь специализированного Совета  
М. П. СОЛОВЬЕВА

и экологические особенности исследованных папоротников; д) попытаться выделить основные тенденции морфологической эволюции в пределах изученной группы папоротников.

Научная новизна работы. Онтоморфогенез, жизненные формы и ритм сезонного развития у избранных семи видов папоротников исследованы впервые. На основе анализа этих данных впервые для папоротников разработана система иерархически соподчиненных метамерных структурных единиц вегетативного тела спорофита, а также выявлены закономерности изменения этой метамерности в онтогенезе. Показано своеобразие вегетативных органов папоротников по сравнению с таковыми у семенных растений. Проведен анализ примитивных и подвинутых признаков в пределах изученных таксонов и намечены основные тенденции морфологической эволюции исследованных жизненных форм. Полученные данные позволили сделать и ряд выводов относительно морфологической эволюции папоротников в целом. В работе использованы методы морфологического анализа, которые ранее применяли только для семенных растений. Исследование показало, что эти методы в значительной степени приложимы и к изученным папоротникам. Это говорит о единстве общих принципов морфологической организации вегетативных органов наземных высших растений, несмотря на специфику каждого крупного таксона.

Теоретическая и практическая ценность работы. Данное исследование представляет теоретический интерес для эволюционной морфологии высших растений. Полученные данные могут быть использованы при решении вопросов о первичной, исходной форме роста папоротников и возможных путях ее эволюционных преобразований и позволяют обсудить проблему происхождения вегетативных органов высших споровых растений. Это исследование полезно также для понимания механизмов адаптации растений к различным экологическим условиям. Тактические данные по экологии и онтоморфогенезу изученных папоротников уже нашли применение в вузовских курсах экологии, систематики и морфологии растений и спецкурсе для слушателей ФПК. Разработанный подход к описанию возрастных состояний особей, жизненных форм и метамерных единиц вегетативного тела папоротников может быть рекомендован для исследования других споровых растений. Результаты работы можно применить для контроля за рациональным использованием лекарственных видов и организации мероприятий по охране редких папоротников.

Апробация работы. Результаты исследования были доложены на 6-ом Московском совещании по филогении растений памяти К.И.Майера в МГУ в 1981 г.; в лаборатории высших растений Биолого-почвенного института Дальневосточного научного центра АН СССР в 1981 г.; на научных семинарах кафедры ботаники Московского государственного пединститута им.В.И.Ленина в 1981, 1982 г.г.; на научной конференции и на заседании кафедры ботаники Орловского пединститута в 1982 г.

Публикации. Основные положения диссертации изложены в двух печатных работах.

Объем работы. Диссертация состоит из введения, шести глав, заключения и изложена на 199 страницах машинописного текста. Работа включает 145 страниц основного текста, две таблицы, 42 рисунка. Список литературы насчитывает 132 названия, из которых 59 на иностранных языках.

## 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектами исследования послужили виды рода *Polypodium* L., а также близкие к нему по морфологии дорсовентральных корневищ и входившие ранее в род *Polypodium* L. s.l. (многоножка) виды родов *Lepisorus* (I.Smith) Ching (леписорус) и *Pyrrhosia* Mirb. (пиррозия), произрастающие в СССР. Изучены *Polypodium vulgare* L., *P.samblicum* L., *P.virginianum* L., *P.fauriei* Christ., *Lepisorus ussuriensis* Regel et Maschk./ Ching, *L.thunbergianus* /Kaulf./ Ching, *Pyrrhosia lingua* /Thunb./ Farw.

В качестве модельного вида была избрана многоножка обыкновенная - *Polypodium vulgare*. Характеристики *P.samblicum*, *P.virginianum*, *Lepisorus ussuriensis* даны в сравнительном плане. Для *Polypodium fauriei* и *Pyrrhosia lingua* описаны только средневозрастные спорофиты, онтогенез спорофита не изучен.

Полевые исследования по многоножкам обыкновенной и кембрийской проведены в западной части Главного Кавказского хребта в мае-июне 1980 г. и в августе-сентябре 1981 г.; по многоножкам виргинской и Фори, леписорусу уссурийскому и Тунберга, пиррозии язичной - в Приморском крае, на островах Сахалин и Кунашир в июле-сентябре 1980 г. и в июне 1981 г.

В природе и в лаборатории изучены разновозрастные особи (не менее 300 для каждого вида) и выделены возрастные состояния по методике Т.А.Работнова (1950) с учетом дополнений А.А.Уранова

(1975) и его учеников (Смирнова, Заугольнова и др., 1976).

Фазы морфогенеза выделены на основе работ школы И.Г.Серебрякова. При характеристике жизненных форм папоротников мы попытались использовать подходы И.Г.Серебрякова (1964), Т.И.Серебряковой (1972), Л.Е.Гатцук (1974а) и др., применявшиеся в аналогичном аспекте для цветковых растений.

При описании жизненных форм и фаз морфогенеза учитывались признаки строения корневищ (короткие или длинные), степень их разветвленности, длительность жизни вай (вечнозеленые, летнезеленые, зимнезеленые), расположение растущих верхушек корневищ по отношению к субстрату и другие динамические признаки.

Описание системы метамерных единиц вегетативного тела объектов исследования проводили, опираясь на работы Л.Е.Гатцук (1974б), которая выделяла такие структурные единицы для геммаксиллярных растений (растений с почками в пазухах листьев) и построила их иерархическую систему.

Наблюдения за проростками и ювенильными растениями проводили не только в природе, но и в лаборатории. Для выяснения потенциальных возможностей роста средневозрастные спорофиты высаживали в вазоны с почвой и в течение двух лет содержали в комнатных условиях.

Пойкило- и гомойогидричность растений выявлены экспериментально: гербарные образцы увлажняли и следили, как они выходят из анабиоза.

Длинно- и короткокорневищные растения различали на основе критериев, предложенных Е.Л.Любарским (1963) и М.А.Гуленковой (1976). Е.Л.Любарский опирается на общую длину годовичного прироста: 3-5 см - для длиннокорневищных и менее 3 см - для короткокорневищных; М.А.Гуленкова - на степень выраженности междоузлий: они хорошо выражены у длиннокорневищных растений.

Для анализа примитивных и подвинутых признаков в пределах изученных таксонов использовали кодексы D.Bierhorst (1971) и W.Wagner (1973), разработанные для папоротников.

Анатомические исследования проведены фрагментарно, по мере того, как в них возникала необходимость. Срезы делали от руки, использовали микроскоп МБИ-1, бинокляр МБС-А, рисовательный аппарат Аббе.

В работе привлечен материал следующих гербариев: Сахалинского комплексного НИИ, Биолого-почвенного института ДВНЦ АН

СССР, Московского университета, Главного ботанического сада АН СССР, Ботанического института АН СССР в Ленинграде, Батумского ботанического сада, Московского государственного пединститута.

### 3. СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Непосредственному изложению результатов исследования в диссертации предшествует глава о систематическом положении, номенклатуре и ареалах изученных видов. В ней дано обоснование нашей точки зрения на объем и номенклатуру исследованных видов. Особое внимание уделено многоножке промежуточной - *Polypodium interjectum* Shivas, которую ряд исследователей (Valentine, 1964; Fernandes, 1968; Бобров, 1974; Nardi, 1976 и др.) принимают за самостоятельный вид. Анализ его признаков по сравнению с многоножками кембрийской и обыкновенной показал, что многоножка промежуточная представляет собой ритмологическую форму *Polypodium vulgare* L. (*P.vulgare* f. *interjectum* (Shivas) Derzhavina comb. nova).

По мнению птеридологов, исследовавших эволюционные отношения родов внутри семейства *Polypodiaceae*, наиболее подвинутым из всех трех изученных родов является *Lepisorus*, менее подвинут - ранее обособившийся род *Pyrrhosia*, *Polypodium* сохранил наибольшее число примитивных черт и стоит ближе к *Lepisorus*, нежели к *Pyrrhosia*.

#### Экология, онтогенез и структура спорофита *Polypodium vulgare* L. как основного модельного вида

##### а) Экология и фитоценотическая приуроченность.

*P.vulgare* - лесной вид, обитающий в Западном Закавказье в разных типах леса (полидоминантных широколиственных, буковых, пихтовых и др.) в пределах всего лесного пояса от его нижней до верхней границы. Растение ведет эпифитный, эпилитный (скальный) или наземный образ жизни. Его можно отнести к факультативным эпифитам, чаще-гумусным, реже-коровым (термины Работнова, 1978). Эпифитные формы встречаются в основном в нижнем лесном поясе, в среднем поясе их гораздо меньше и они предпочитают долины рек. В верхнем же лесном поясе *P.vulgare*, как правило, встречается как эпилит на замшелых камнях, скалах, россыпях. Во всех разнообразных типах лесов многоножка обыкновенная строго связана с определенными моховыми синузиями, в которых доминируют: *Anomodon viticulosus* (Hedw.) Hook et Tayl., *Camptothecium lutes-*

cens (Hedw.) B.S.G., *Dicranum scoparium* Hedw., *Heterophyllum haldanianum* (Grew.) Kindb., *Hypnum cupressiforme* Hedw., *Mnium cuspidatum* Hedw., *Neckera pennata* Hedw. и др.

В моховых синузиях *P. vulgare* почти не встречается конкурентов из числа цветковых растений. Эпифиты и скальные формы не имеют контакта с почвой и находятся приблизительно в одинаковых условиях минерального питания.

Наземные, эпилитные и эпифитные формы многоножки обыкновенной относятся, по нашему мнению, к гемикриптофитам, поскольку растущие верхушки их корневищ и зачатки вай скрыты в гумусе или моховом покрове.

Анализ местообитаний *P. vulgare*, теневая структура ее вай, позволяют отнести этот вид к мезофитам. Особи *P. vulgare*, растущие на открытых сухих скалах, имеют в целом меньшие размеры, пластинки их вай более кожистые, чем у экземпляров из тенистых местообитаний. Следовательно, этот вид обнаруживает известную пластичность, приобретая в сухих условиях более ксероморфные, а во влажных - более гигроморфные черты.

#### б) Морфология средневозрастных спороносящих растений

Описание морфологии спороносящих растений предваряется краткой характеристикой используемых терминов.

Поскольку вегетативные органы папоротников существенно отличаются от вегетативных органов семенных по внешнему виду, характеру роста и другим признакам, возникшим в ходе эволюции, необходима разработка параллельной терминологии. Очевидно, предпочтительнее термины, применимые только в папоротникам. Именно поэтому в работе использован термин "вая", что позволяет подчеркнуть своеобразие этого листовидного органа. Вместо термина "сегмент листа" употреблен термин "перо вай" (см. Тахтаджян, 1978б).

А.П.Хохряковым (1981) предложен термин "предпобег" для названия структур папоротников, аналогичных побегам семенных. Однако, этот термин наводит читателя на ложное представление о том, что предпобег - эволюционный предшественник побега и, кроме того, он был употреблен в другом смысле В.М.Козо-Полянским (1965). Исходя из этого, в работе используется термин "корневище" (ризом) лишь по принципу функциональной аналогии.

В силу своеобразия и морфологической неоднородности так называемых "почек" папоротников по сравнению с почками семенных

растений, в тексте использованы термины: "растущие верхушки корневищ", "верхушки корневищ", "зачатки корневищ".

Средневозрастные спороносящие особи *Polypodium vulgare* обладают дорсовентральными, ветвящимися корневищами. Растущие верхушки и прилегающие к ним молодые участки корневища густо покрыты чешуями. В переходной зоне между молодыми и старыми участками чешуи изреживаются и между ними просвечивает коричневая покровная ткань. На старых корневищах чешуй уже нет, их поверхность гладкая темно-коричневая или черная. На этих участках функцию покровной ткани выполняет не эпидерма, а наружные слои основной паренхимы.

От нижней стороны ризома отходят ветвящиеся придаточные корни с многолетними корневыми волосками. Корни располагаются в трех более или менее выраженных рядах, параллельных продольной оси корневища. На верхней стороне корневища в двух ортостихах располагаются удлинненно-ланцетовидные однократно перистые вай. Длина их варьирует у разных внутривидовых форм от 1,5 до 35 см. Перистая пластинка вай, как известно, считается многими птеридологами эволюционно менее продвинутой по сравнению с цельной. На нижней стороне перьев между центральной жилкой и краем располагаются округлые сорусы без покрывальца.

Каждая вая имеет филлоподий, называемый иногда "листовой подушкой" (до 3 мм высоты), черешок и пластинку. На границе между черешком и филлоподием у вполне сформировавшейся вай образуется своеобразный отделительный слой, благодаря которому место отделения вай строго фиксировано.

Чешуи, корни, вай и боковые корневища закладываются на самой верхушке корневища. Апикальная меристема находится в небольшом углублении - "ямке роста". Как показали исследования М.Давыдовой (1964), апикальная клетка *P. vulgare* трехскатная и верхушечная меристема в общем имеет строение, схожее с таковым у других leptosporangiate папоротников.

Анализ дистального участка корневища до первой распустившейся вай показывает, что здесь среди чешуй скрыты зачатки вай, боковых корневищ и корней, причем все эти зачатки четко отличаются друг от друга по внешнему виду и положению. Сходную картину строения верхушки корневища *P. vulgare* наблюдал М.Давыдова (1964). В мае на дистальном участке корневища обнаружено в среднем 3 зачатка (два-вай, один-корня); в августе - 7 (четыре-вай,

два-корня, один-бокового корневища).

Не каждый из заложившихся зачатков развивается в вай, некоторые из них рано засыхают. Годишний прирост несет 1-2 развернувшихся вай и 2-3 замерших (недоразвившихся) зачатка. Филлоподии замерших и опавших полноценных вай отличаются по форме верхушки, поэтому на корневище удается выделить годовые приросты.

О способе ветвления корневищ у *P. vulgare* существует два мнения. W. Hofmeister (1862), I. Velenovsky (1905), F. O. Bower (1923) считали его результатом дихотомирования апекса корневища. Однако L. Klein (цит. по Dassanayake, 1964) показал, что боковые "почки" располагаются очень близко к апексу и в своем возникновении совершенно не зависят от вай. M. Dassanayake (1964), проведя детальные исследования морфологии и анатомии апекса *P. vulgare*, подтвердил это мнение L. Klein и обнаружил, что "почки" в своем развитии связаны с остаточными меристемами.

Наши данные по ветвлению у *P. vulgare* подтверждают точки зрения L. Klein (1884) и M. Dassanayake (1964). Боковые корневища этого вида возникают несколько ниже оснований вай, между ваями одной ортостихи и, соответственно, напротив вай другой ортостихи. Закладываются они не регулярно, так что один зачаток бокового корневища приходится порой на 2-3 зачатка вай. Учитывая сказанное, этот вид можно отнести к акрогенным папоротникам в понимании K. Goebel (1913) и W. Troll (1937). W. Troll в качестве одного из вариантов ветвления корневищ у папоротников выделяет *Polypodium* - тип, который рассматривает на примере *Polypodium vacciniifolium*. У этого вида каждый зачаток развивается в вай и их число равно числу боковых корневищ, возникающих всегда напротив вай. Ветвление у *P. vulgare* оказывается более сложным, поскольку боковые корневища возникают нерегулярно.

В целом строение взрослого спорофита *P. vulgare* обнаруживает известное морфологическое сходство со строением тела геммаксиллярных растений, с той разницей, что оно дорсовентрально и у него зачатки боковых корневищ возникают вне пазух вай.

#### в) Ритм сезонного развития

У разных авторов, исследовавших этот вид, нет единодушия в отношении ритма его сезонного развития (Малеев, 1927; Гроссгейм, 1939; Fukarek, 1955; Negl, 1958; Rothmaler, Schneider, 1962; Аскеров, 1972). Проведенные наблюдения и просмотр гербарного

материала, собранного в разное время года, позволяет заключить, что многоложка обыкновенная - вечнозеленое растение: ее вай живут более года. Популяции вида отличаются друг от друга по особенностям роста и ритму сезонного развития. У *P. vulgare* из верхнего лесного пояса наблюдается тенденция к летнезелености. В экстремальных условиях на границе ареала (на открытых скальных участках в континентальных районах Сибири) у многоложки обнаруживается способность впадать в состояние вторичного покоя (Котухов, 1965). Разные феноритмотипы отмечены и у особой одной популяции. Ритм их сезонного роста изменяется от непрерывного (*P. vulgare* f. *primilum*), свойственного растениям бессезонных тропиков, до двутактного (*P. vulgare* f. *interjectum*), характерного для обитателей умеренных широт. Иными словами, в оптимальных условиях ритм роста особой внутри популяции асинхронен и здесь сосуществуют растения с разными феноритмотипами. Жесткие же условия среды или упорядочивают сезонный ритм популяций, делая его адекватным климату, или заставляют растения впадать в анабиоз и таким образом избегать неблагоприятных внешних воздействий.

#### г) Метамерность вегетативного тела

Известное сходство строения *P. vulgare* с геммаксиллярными растениями позволило воспользоваться системой метамерных единиц побегов, разработанной Л. Е. Гатцук (1974б). Для папоротников нет подобных работ. Считают (Мейер, 1955, 1958; Шафранова, 1980), что у некоторых из них основной метамерной единицей вегетативного тела служит так называемая "филлориза". Как известно теория филлоризы была предложена Шово (1914, 1924, 1930) (см. Мейер, 1955, 1958).

У взрослых спорофитов многоложки обыкновенной выделены соподчиненные метамерные единицы вегетативного тела: 1) метамер *v. str.*, представленный простым метамером, аналогичным таковому у кормофитов; 2) годичный прирост; 3) одноосное корневище; 4) система одноосных корневищ.

Простой метамер состоит из участка корневища с вайей, которая может находиться на разных этапах развития, и придаточного корня или корней. Границы простых метамеров определяются от дистального конца одного филлоподия до дистального конца следующего за ним в другой ортостихе. Возникновение простых метамеров отражает ритм заложения зачатков вай с интервалами в один плас-

тохрон.

В зависимости от того, реализуются ли зачатки в ваи или остаются недоразвитыми, и присутствуют ли зачатки боковых корневищ, выделено четыре варианта простых метамеров. Наличие разных вариантов простых метамеров у взрослых спороносящих растений *P. vulgare* дает основание говорить о гетерономной метамерности у этого вида в понимании Л.М.Шафрановой (1980).

Годичный прирост состоит из трех-пяти простых метамеров. Границы годичных приростов определяли от дистального конца филлоподия зеленой или опавшей ваи, развернувшейся в данном году, до подушки ваи, развертывавшейся в предыдущем году.

Однако описанное внешнее сходство метамерности *P. vulgare* и типичных кормофитов скрывает принципиальную разницу в способах формирования их годичных приростов. У цветковых и голосеменных растений, как известно, годичный побег в условиях сезонного климата формируется обычно так, что листья и ось развиваются синхронно и в формировании оси большую роль играют интеркалярные меристемы. У *P. vulgare* годичный прирост корневища с живыми зелеными ваями сформирован из два периода видимого роста: сначала вырастает ось, а на следующий год на ней развертываются ваи. Таким образом, ваи у этого вида появляются так же, как у цветковых боковые побеги - через год. Это является свидетельством "побеговой", а не "листовой" природы ваи. Зачатки же ваи, вероятно, можно рассматривать как аналоги зимующих почек у цветковых.

Одноосное корневище - результат деятельности одной верхушечной меристемы. Оно включает один или несколько годичных приростов.

Система одноосных корневищ формируется в результате их ветвления.

#### д) Возрастные состояния и фазы морфогенеза

Критериями выделения возрастных состояний были: форма и размеры ваи, их расположение; характер метамерности корневищ, способность их к ветвлению; способность растения к вегетативному и споровому размножению; соотношение процессов отмирания и новообразования и т.д.

Проростками (Р) называли, в соответствии с предложением И.И.Науялиса (1979), молодые спорофиты с одной ваей, еще связанные с гаметофитом.

Ювенильные растения (J). Выделены две подгруппы: розеточные растения с ортотропным корневищем (вертикальнорозеточные) - J<sub>1</sub> и розеточные растения с полегающим корневищем (ползучерозеточные) - J<sub>2</sub>.

К подгруппе J<sub>1</sub> относятся маленькие растения с ортотропным ростом, имеющие 1-5 тесно оближенных ваи, от основания которых отходит по одному корню. Каждая последующая ваи появляется в виде маленького бугорка на внутренней поверхности черешка предыдущей ваи, т.е. возникновение ваи происходит у ювенильных растений филлогенным путем (эпипиолярно). Корневище, выраженное очень слабо, образуется в результате срастания оснований ваи. У этой возрастной подгруппы метамером *v. str.* можно считать в соответствии с представлениями К.И.Мейера (1955, 1958), филлоризу, т.е. ваю с придаточным корнем. И пока вегетативное тело у *P. vulgare* складывается только из филлориз, мы говорим о гомономной метамерности у растений подгруппы J<sub>1</sub>.

У особой подгруппы J<sub>2</sub>, в отличие от предыдущей, уже выражено дорсовентральное полегающее корневище, дистальный конец которого, как и у взрослых спорофитов, выступает вперед от развернувшихся ваи. Вероятно, это связано с ускорением процесса заложения зачатков ваи и замедлением их развертывания, что и приводит к новообразованию - возникновению выдвигающейся вперед верхушки корневища. В связи с появлением более или менее развитого корневища наблюдается смена характера структурных единиц. Вместо филлоризы начинают формироваться простые метамеры, подобные таковым у взрослых спорофитов, т.е. состоящие из участка корневища с ваей на верхней стороне и корнями на нижней. Но, в отличие от взрослых растений, простые метамеры еще одитипны. Все зачатки ваи развертываются, а боковых корневищ еще нет. У растений J<sub>2</sub>, вероятно, также можно говорить о гомономной метамерности. Если характеризовать ювенильный период в целом, то в его ходе наблюдается смена двух типов метамеров, следовательно, метамерность гетерономная.

Ювенильные растения отнесены к короткокорневищным на том основании, что их "междоузлия" плохо выражены, а годичный прирост в длину - менее 2 см.

Выделены возрастные состояния имматурных (im), виргинильных (v), молодых спороносящих (sp<sub>1</sub>), средневозрастных спороносящих (sp<sub>2</sub>), старых спороносящих (sp<sub>3</sub>), субсенильных (ss) и се-

нильных (\*) растений.

Средневозрастное спороносящее растение многоножки обыкновенной представляет собой по жизненной форме длиннокорневищный, безрозеточный, ползучий, вечнозеленый травянистый гемикриптофит.

В онтогенезе *P. vulgare* прослеживается смена жизненных форм (фаз морфогенеза): от розеточной ортотропной к розеточной плагиотропной, далее к безрозеточной плагиотропной короткокорневищной, затем - к длиннокорневищной.

Наиболее резкую трансформацию жизненная форма *P. vulgare* испытывает в ювенильном возрастном состоянии. Иматурные растения уже приобретают черты, характерные для взрослых спорофитов.

В ходе онтогенеза у этого вида метамерность тела изменяется от простой к сложной, иерархичной.

Сравнительно-морфогенетическая характеристика других видов Polypodium: P. cambricum L., P. virginianum L., P. fauriei Christ.

Исследованные виды *Polypodium*, как и *P. vulgare*, обитают в широком диапазоне лесных сообществ в составе моховых синузий сходного видового состава и избегают конкуренции с цветковыми растениями. *P. virginianum* гораздо чаще других видов встречается как эпилит и по своей экологии наиболее близок к *P. vulgare*; *P. cambricum* предпочитает эпифитный образ жизни; *P. fauriei* почти исключительно эпифитный папоротник.

По отношению к свету все три папоротника охарактеризованы как теневыносливые растения; по отношению к фактору влажности: *P. virginianum* - мезофит, *P. fauriei* и *P. cambricum* - ксеромезофиты.

По ритму сезонного развития *P. fauriei* - летне-зимнезеленое; *P. cambricum* - зимнезеленое, *P. virginianum* - вечнозеленое растение. Число ежегодно развернувшихся вай составляет: у *P. fauriei* и *P. cambricum* - I-2, у *P. virginianum* - I-3-4(5). Продолжительность жизни вай у *P. fauriei* около 12 месяцев, у *P. cambricum* - 9-II месяцев, у *P. virginianum* - I4-I8 месяцев. У *P. virginianum* часть зачатков вай, в отличие от всех остальных видов *Polypodium*, ведет себя подобно спящим почкам у семенных растений, т.е. находится в покоем состоянии около двух лет.

В то время как у *P. cambricum*, как и у *P. vulgare*, границы годичных приростов четко маркированы засыхающими зачатками, у

*P. virginianum* и *P. fauriei* такие зачатки находятся и между ваями, развернувшимися в данном году. В этой связи у последних видов годичные приросты выделены условно по среднему числу ежегодно возникающих вай.

Все три папоротника принадлежат к акрогенным и имеют модификацию *Polypodium* - типа ветвления.

По своей жизненной форме все три вида представляют собой, как и *P. vulgare*, безрозеточные, ползучие травянистые гемикриптофиты, *P. virginianum* и *P. cambricum* - длиннокорневищные, *P. fauriei* - короткокорневищный. У *P. virginianum* и *P. cambricum* онтогенетические изменения жизненной формы сходны с *P. vulgare*. Однако жизненная форма ползучего длиннокорневищного растения у *P. virginianum* сравнительно кратковременна и соответствует только возрастному состоянию средневозрастных спороносящих растений, в то время как у *P. cambricum* и *P. vulgare* она более продолжительна и наблюдается у молодых, средневозрастных и старых спороносящих особей.

В целом развитие *P. virginianum* проходит быстрее, чем у *P. vulgare* и *P. cambricum*, поскольку спороношение у него начинается на два-три года раньше, чем у двух остальных.

*P. virginianum* и *P. cambricum*, так же как и *P. vulgare*, испытывают наибольшую трансформацию вегетативного тела на первых этапах развития спорофита в ювенильном возрастном состоянии при переходе от одной подфазы морфогенеза в другую, когда на смену филлоризе появляется простой метамер, структура которого близка к структуре метамеров геммаксиллярных растений.

Метамерность вегетативного тела *P. virginianum* и *P. cambricum* меняется от простой к сложной, иерархичной и по степени гетерономности подобна *P. vulgare*.

Сравнительно-морфогенетическая характеристика *Lepisorus ussuriensis* (Regel et Maack) Ching и *Pyrocladia lingua* (Thunb.) Farw.

а) *Lepisorus ussuriensis* в Приморском крае преимущественно скальный вид (эпилит), изредка ведущий эпифитный образ жизни. Встречается в основном в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах нижнего и среднего поясов и лишь как исключение - на открытых скалах в однотипных моховых синузиях, сходных по видовому составу с кавказскими папоротниками.

По отношению к фактору влажности леписорус - мезоксерофит с тенденцией к пойкилогидричности. По отношению к свету имеет широкую экологическую амплитуду и потому охарактеризован как теневыносливое растение.

Средневозрастное растение *L. ussuriensis* по жизненной форме представляет собой безрозеточный, ползучий, короткокорневищный вечнозеленый травянистый гемикриптофит.

В онтогенезе *L. ussuriensis* наблюдается смена формы роста от розеточной ортотропной к розеточной плагиотропной.

Леписорус уссурийский имеет по сравнению с описанными видами менее детерминированную модель ветвления корневищ, поскольку у него нет строгой закономерности в расположении боковых корневищ по отношению к филлоподиям вай. Такую модель тоже можно считать модификацией Polypodiium - типа ветвления.

Как и у видов Polypodiium, вегетативное тело леписоруса уссурийского испытывает наиболее резкую трансформацию на первых этапах развития спорофита, в ювенильном возрастном состоянии.

Гетерономность метамерии менее выражена у этого вида по сравнению с видами многоножек, т.к. у него замирающие зачатки вай образуются реже (около 16% от всех заложившихся зачатков).

У этого вида, так же как у *P. virginianum*, некоторые зачатки вай замирают на два года и являются аналогами спящих почек, но встречаются они гораздо реже, чем у многоножки.

#### б) *Pyrrosia lingua* Mirb.

На территории нашей страны этот вид произрастает исключительно на выходах скал (известняковых, базальтовых, гранитных) в тенистых и открытых местообитаниях в составе моховых синузий, избегая конкуренции как с цветковыми растениями, так и с другими папоротниками. Для мест ее обитания характерно чередование влажного и сухого сезонов, высоких и низких температур, сильная инсоляция. В этой связи обнаруживается ряд адаптивных черт, позволяющих характеризовать это растение как факультативный гелиофит, пойкилоксерофит.

Пиррозия, как и леписорус, имеет цельные вай, что рассматривается многими птеридологами как подвинутый признак. Продолжительность жизни ее вай по сравнению с другими исследованными папоротниками самая большая - более двух лет.

По своей жизненной форме *P. lingua* - длиннокорневищный, безрозеточный, ползучий, вечнозеленый травянистый гемикриптофит. У

корневищ пиррозии, в отличие от корневищ многоножек, менее развита запасающая функция, они тонки и склеренхиматизированы, что рассматривается нами как примитивный признак.

Ветвление у этого вида также является модификацией Polypodiium - типа ветвления. Модель роста более жестко детерминирована по сравнению с другими исследованными папоротниками; у пиррозии наблюдается тенденция к функциональной дифференциации корневищ.

#### ОБЩИЕ ВЫВОДЫ

1. Все исследованные растения относятся к группе протоэпифитов или эпилитов, избегающих конкуренции с цветковыми растениями и живущих в сходных моховых синузиях.
2. В эволюции изученных папоротников намечаются две линии: мезофитная и ксерофитная. Первая, по-видимому, сопровождалась совершенствованием структуры корневищ и усилением их запасающих функций (виды многоножек), ассимилирующие же органы сохраняли черты относительной примитивности. Во второй, ксерофитной линии, эволюция, вероятно, шла по пути специализации вай (пиррозия, леписорус).
3. Сходные фазы морфогенеза у спорофитов изученных папоротников имеют место в начале и конце онтогенеза. Возникновение новых фаз (длиннокорневищного ветвящегося и неветвящегося растений) у многоножек обыкновенной и кембрийской на средних этапах онтогенеза предположительно оценено как медиальная девиация.
4. Наибольшую онтогенетическую трансформацию жизненные формы изученных видов испытывают на первых этапах развития спорофита: в ювенильном возрастном состоянии, когда вертикально-розеточная жизненная форма сменяется ползучерозеточной. Именно в этом возрастном состоянии намечается переход от структуры филлогенных к структуре акрогенных папоротников.
5. Одновременно у ювенильных растений изменяется характер метамерности: филлориза уступает место простому метамеру, структура которого приближается к структуре метамеров геммаксиллярных растений.
6. В ходе онтогенеза метамерность вегетативного тела папоротников переходит от простой к сложной, иерархичной, от гомономной к гетерономной. Усложнение метамерности связано с усилением торможения зачатков вай.
7. Применительно к акрогенным папоротникам предлагается дополнить кодексы D. Bierhorst и W. Wagner такими частями:

Примитивные

- а) отсутствие строгой фиксации боковых корневищ на несущей оси;
- б) несовершенное сочленение черешка вай с филлоподием; обламывающийся черешок вай;
- в) гомономная метамерность вегетативного тела;
- г) стабильная жизненная форма на протяжении всего онтогенеза.

Подвинутые

- а) строгая фиксация боковых корневищ на несущей оси;
- б) образование плотного четкого рубца на месте сочленения;
- в) гетерономная метамерность вегетативного тела;
- г) смена ряда жизненных форм в онтогенезе.

8. Анализ примитивных и подвинутых признаков исследованных видов позволил установить среди них гетеробатию и изучение виды трудно выстроить в единый морфогенетический ряд. Вероятно, представители *Polypodium s.l.* в пределах изученной группы в ходе эволюции развивались от общих предков независимо друг от друга.

Данное исследование позволило прийти к некоторым выводам относительно папоротников в целом:

1. Исходной, первичной формой роста в эволюции папоротников, судя по особенностям онтогенеза, была форма небольшого ортотропного розеточного растения.

2. Осевые части ризома возникали разными путями: как результат срастания оснований вай (филлогенные папоротники) и путем новообразования (акрогенные).

3. Морфологическая эволюция вегетативного тела папоротников сопряжена с усилением роста одних органов и коррелятивным торможением других, что внешне проявилось в усложнении метамерности тела.

4. Длиннокорневищные папоротники в ходе морфологической эволюции возникали конвергентно на основе разных морфологических структур.

По материалам диссертации опубликованы следующие работы:

1. Державина Н.М., Шорина Н.И. Модели роста и особенности метамерии некоторых папоротников и возможные модусы их морфологической эволюции. В кн.: Морфологическая эволюция высших растений: Тез. докл. на 6 Моск. совещ. по филог. раст. - М.: Наука, 1981, с.144-147.

2. Державина Н.М. Онтогенез и структура спорофита *Polypodium cambricum* L. Бюл. МОИП. Отд. биол., 1982, т.87, вып.5, с.89-101

*Державина*