

О модусах ритмологической эволюции папоротников

On mode of rythmological evolution of ferns

Н.И. Шорина¹, Н.М. Державина²

N.I. Shorina¹, N.M. Derzhavina²

¹ Московский педагогический государственный университет, ул. Кибальчича, 6/5, Москва, 129164, Россия

¹ Moscow State Pedagogical University, Kibalchicha 6/5, Moscow 129164, Russia. E-mail: ninshorina@yandex.ru

² Орловский государственный университет, ул. Комсомольская, 95, Орел, 302026, Россия

² Orel State University, Komsomolskaya, 95, Orel, 302026, Russia. E-mail: d-nm@mail.ru

Ключевые слова: феноритмотип, вечнозеленость, летнезеленость, летне-зимнезеленость, зимнезеленость, этиномные ритмы.

Key words: phenorhythmotype, evergreen, summergreen, summer-wintergreen, wintergreen, etionomic rhythms.

Аннотация. Намечены возможные пути ритмологической эволюции папоротников на основе сравнения исходного вечнозеленого феноритмотипа с производными ритмами, присущими папоротникам умеренных широт. Проанализированы последние этапы внутривершинного морфогенеза и вневершинного морфогенеза вай у короткокорневищных хамефитов и гемикриптофитов (*Athyrium*, *Polypodium* sp. div., *Lepisorus*, *Pyrrosia*, *Nephrolepis*, *Asplenium bulbiferum*, *A. viviparum*, *A. trichomanes*), длиннокорневищных безрозеточных гемикриптофитов (*Gymnocarpium*) и геофитов (*Pteridium*). Выявлены модусы биоморфологической эволюции, в результате которых осуществлялась смена феноритмотипов.

Abstract. Possible ways of rhythmological evolution of ferns are outlined on the basis of comparison of basal evergreen phenorhythmotype with derived rhythms occurring in temperate ferns. Terminal stages of intra-bud morphogenesis and extra-bud morphogenesis of fronds of short-rhizomatous chamephytes and hemicryptophytes (*Athyrium*, *Polypodium* sp. div., *Lepisorus*, *Pyrrosia*, *Nephrolepis*, *Asplenium bulbiferum*, *A. viviparum*, *A. trichomanes*), long-rhizomatous erosulate hemicryptophytes (*Gymnocarpium*) and geophytes (*Pteridium*) are analyzed. Modes of biomorphological evolution resulting in change of phenorhythmotypes are detected.

Введение

Ритмология – наука о периодических изменениях живой природы – активно развивается в

наши дни, вовлекая в круг своих интересов медицину, биологию, экологию, агрономию и т. д. Выявленные ритмологией закономерности находят все больше практических и теоретических применений. В биологии и, в частности, в ботанике это ритмологическое направление долгое время было представлено фенологией – наукой о сезонных изменениях живых организмов и их сообществ. Изучая растительный мир, фенологи выявляли характерные этапы сезонного развития (фенологические фазы) как отдельных видов растений, так и целых растительных сообществ (фитоценозов). Для растений указывали фазы раскрытия почек, роста побегов, цветения, плодоношения, обсеменения, для сообществ – начало вегетации, отрастание вегетативных побегов, зацветание отдельных видов, массовое цветение и плодоношение, осеннее отмирание надземных побегов трав и осенний листопад у деревьев.

Сезонную динамику сообществ фенологи традиционно характеризуют понятием «аспект» – внешний облик и окраска сообщества, определяемые сроками массового цветения растений, а также осеннего изменения окраски их листьев в период листопада. В ботанике изучению аспектов растительных сообществ (особенно степных) уделяли большое внимание. Описания

аспектов красочных луговых степей под городом Курском, выполненные в 20–30-х гг. XX в. профессором В.В. Алехиным (1882–1946), вошли в золотой фонд классических исследований по биогеографии (Walter, 1968). Ученику А.А. Алехина А.В. Кожевникову (1906–1938) принадлежит идея о связи морфогенеза почек (т. е. внутрпочечных, невидимых невооруженным глазом этапов развития побегов) с сезонными ритмами и фенологическими фазами растений. А.В. Кожевников предложил также составлять кривые цветения фитоценозов, т. е. графически изображать, как меняется по сезонам года число видов, цветущих в том или ином сообществе.

Эти два подхода к изучению сезонных ритмов объединил профессор И.Г. Серебряков (1914–1969), под руководством которого в 50–60-е гг. XX в. были исследованы ритмы сезонного развития большинства видов растений, характерных для растительных сообществ разных природных зон от тундр – на севере, до пустынь – на юге. Принципиально новыми в этом цикле работ И.Г. Серебрякова и его учеников были методики исследований. Они включали наблюдения не только за сезонным ходом внешних изменений (фенологических фаз), но и подробный анализ морфогенетических процессов в почках возобновления, что дало возможность прогнозировать сезонную динамику растений (и целых фитоценозов) в будущем году. Большой объем фактических данных о ритмах сезонного развития многих видов позволил выделить и классифицировать разные феноритмотипы растений, характерные для отдельных таксонов. Оказалось, что в растительных сообществах, как правило, объединены виды разных феноритмотипов, которые отражают не только приспособления растений к современным климатическим, почвенно-эдафическим и фитоценотическим условиям, но и эволюционную историю таксонов. Как показали исследования R. Scharfetter (1953) и И.Г. Серебрякова (Serebryakov, 1947, 1955, 1964, 1966), феноритмотипы необходимо учитывать при изучении эволюционных преобразований таксонов и формировании разных жизненных форм (биоморф). В эколого-морфологической системе жизненных форм семянных растений, разработанной И.Г. Серебряковым (Serebryakov, 1964), признак ритма сезонного развития используется как один из ведущих.

В настоящее время опубликовано большое число работ по ритмологии растений: И.Г. Серебряков (Serebryakov, 1947, 1955, 1964, 1966),

Т.И. Серебрякова (Serebryakova, 1956), М.А. Гуленкова (Gulenkova, 1960), Т.Г. Полозова (Polozova, 1981), Н.В. Шилова (Shilova, 1988) и др., но все они рассматривают семянные растения, споровые (в том числе папоротниковидные – Polypodiophyta) в этом аспекте изучены очень слабо. Имеющиеся публикации (Gureyeva, 2001; Khrapko, 1997; Kotukhov, 1974; Yershova, 1984) опираются главным образом на фенологические наблюдения и не используют морфогенетический подход.

Мы предприняли попытку проанализировать ритмы сезонного развития папоротников, опираясь как на классические фенологические наблюдения, так на морфогенетические, адаптированные к папоротникам методики И.Г. Серебрякова.

Общепринято считать, что наиболее древние группы Philicopsida обитают в тропических областях с влажным бессезонным климатом. Отсюда они расселялись в субтропические, умеренные и холодные районы, а также поднимались в горы. В процессе миграции ритмы их роста перестраивались и адаптировались к сезонному климату и экологическим стрессам. Эти перестройки играли существенную роль в видообразовании, что было показано на примерах родов *Polypodium* (Maleyev, 1927; Shivas, 1961) и *Pteridium* (Page, 1990; Perestoronina, 1999; Tryon, 1941).

Мы попытались наметить возможные пути ритмологической эволюции папоротников путем сравнения исходного феноритмотипа, характерного для растений влажных тропиков, с производными ритмами, свойственными папоротникам умеренных широт.

Материал и методика

Полевые исследования проведены в 1988–2003 гг. в природных местообитаниях средней полосы России, на Северо-Западном Кавказе и Российском Дальнем Востоке. Следили за ритмом развития 15–20 экземпляров папоротников одного вида в каждый срок наблюдений, повторность лабораторных исследований – 5–8-кратная.

Исследования Н.И. Шориной (Shorina, 1994a, 1994b) и её учеников (Denisova, 2002; Derzhavina, 1983, 2006; Fadeyeva, 1999) охватили 2 последних этапа внутрпочечного морфогенеза и внепочечный морфогенез вай у короткокорневищных папоротников хамефитов и гемикриптофитов (*Athyrium filix-femina*, *Polypodium vulgare*, *P. australe*, *P. interjectum*, *Lepisorus thunbergianus*, *Pyrrosia petiolosa*, *Asplenium bulbiferum*, *A. viviparum*,

A. septentrionale, *A. trichomanes*, *Nephrolepis exaltata*, *Ceterach officinarum*), длиннокорневищных безрозеточных гемикриптофитов (*Gymnocarpium dryopteris*) и геофитов (*Pteridium aquilinum*).

Используя разработанные Т.И. Серебряковой (Serebryakova, 1971) и Н.В. Шиловой (Shilova, 1988) принципы периодизации морфогенеза вегетативных органов растений (почек, побегов) начальные этапы формирования вай (т. е. внутривершинное развитие) разделяли на 5 этапов: 1) инициация; 2) возникновение инициали вай; 3) появление примордия; 4) образование зачатка вайи (незрелой «улитки»); 5) формирование зрелой «улитки».

Результаты и их обсуждение

Листья папоротников, получившие особое название «вайи», во многом отличаются от листьев растений других систематических групп. Важнейшие отличия проявляются в длительном верхушечном росте вай и в их улиткообразном листосложении.

Сформированные вайи большинства папоротников имеют основание (называемое филлоподием или трофоподием), черешок и перистую либо тройчатую, многократно рассеченную пластинку. Реже встречаются однажды перистые (у *Polypodium* sp. div.) и даже цельные пластинки (виды *Lepisorus*, *Pyrrosia*). Филлоподии обычно служат местом отложения запасных питательных веществ и после опадения черешка и пластинки долгие годы (до 10 и более лет) сохраняются в составе корневища, что особенно характерно для короткорневищных розеточных папоротников (виды *Athyrium*, *Dryopteris*, *Polystichum*).

Закладываются вайи на верхушках корневищ либо группами-скоплениями из 25–35 (до 60) вай, находящихся на разных этапах развития (у розеточных папоротников), либо поодиночке (у безрозеточных длиннокорневищных, например, *Pteridium*, *Polypodium*).

О двух начальных этапах заложения вай можно судить по литературе (Nagemann, 1984). Инициация вай начинается с ускорения клеточных делений во фланговых меристемах апекса корневищ. Инициали вай представляют собой едва заметные под бинокляром бугорки, в центральной части которых можно обнаружить характерную двускатную инициальную клетку, от которой берут начало краевые меристемы в виде слоя клеток, вытянутых перпендикулярно поверхности бугорка и делящихся преимущественно антиклинально. Примордий вайи – это обра-

зование, уже хорошо заметное под бинокляром. На этом этапе, согласно W. Nagemann (1984), двускатная инициаль исчезает, а краевые меристемы разрастаются вширь, вследствие чего примордий приобретает форму уплощенного бугорка-валика. Его верхушка остается гладкой, а проваскулярные тяжи еще не выражены. На этапе зачатка вай, по нашим наблюдениям (рис. 1, 1–20), полностью формируется нижняя часть филлоподия. Она достигает своей окончательной ширины и обладает развитой системой проваскулярных тяжей (рис. 1, 21). Верхняя же часть филлоподия еще продолжает верхушечный рост. На ней закладываются черешок и пластинка, вследствие чего верхушка зачатка приобретает улиткообразную форму. Зрелые «улитки» вай (рис. 1, 21–23) у розеточных папоротников располагаются снаружи скоплений зачаточных вай (рис. 1, 4–20) и находятся на разных этапах развития – их возраст варьирует от 1 до 4 лет. Эти скопления разновозрастных вай часто считают (Khokhryakov, 1979) своеобразными сложными почками, поскольку каждая вайя в известном смысле представляет собой самостоятельный центр формообразования и роста.

У зрелых «улиток» филлоподий сформирован полностью, четко выражена нижняя часть черешка, но его верхняя часть и пластинка вайи все еще свернута «улиткой». У большинства папоротников зрелые «улитки» защищены густым покровом пленчатых чешуй-эмергенцев. Исключение составляют папоротники-геофиты, в частности, орляк – *Pteridium aquilinum*, у которых этот покров выражен относительно слабо.

Общая продолжительность внутривершинного этапа морфогенеза вай варьирует от 1,5–3,0 (безрозеточные длиннокорневищные геофиты) до 4–5 лет (розеточные короткорневищные гемикриптофиты). У последних ежегодно разворачивается лишь часть «улиток», заложенных на верхушках корневищ. Большинство же этих «улиток» представляют будущие поколения вай, которые развернутся в ближайшие 2–4 года.

Внепочечный этап морфогенеза вай, включающий рост черешка и развертывание пластинки, проходит относительно быстро и длится, по нашим наблюдениям, от 2–3 недель (*Athyrium filix-femina*) до 1–3,5 месяцев (*Pteridium aquilinum*).

В средней полосе Европейской России вайи орляка начинают разворачиваться во второй половине мая – начале июня после установления устойчиво теплой погоды. Черешок и пластинка вайи формируются последовательно (рис. 2).

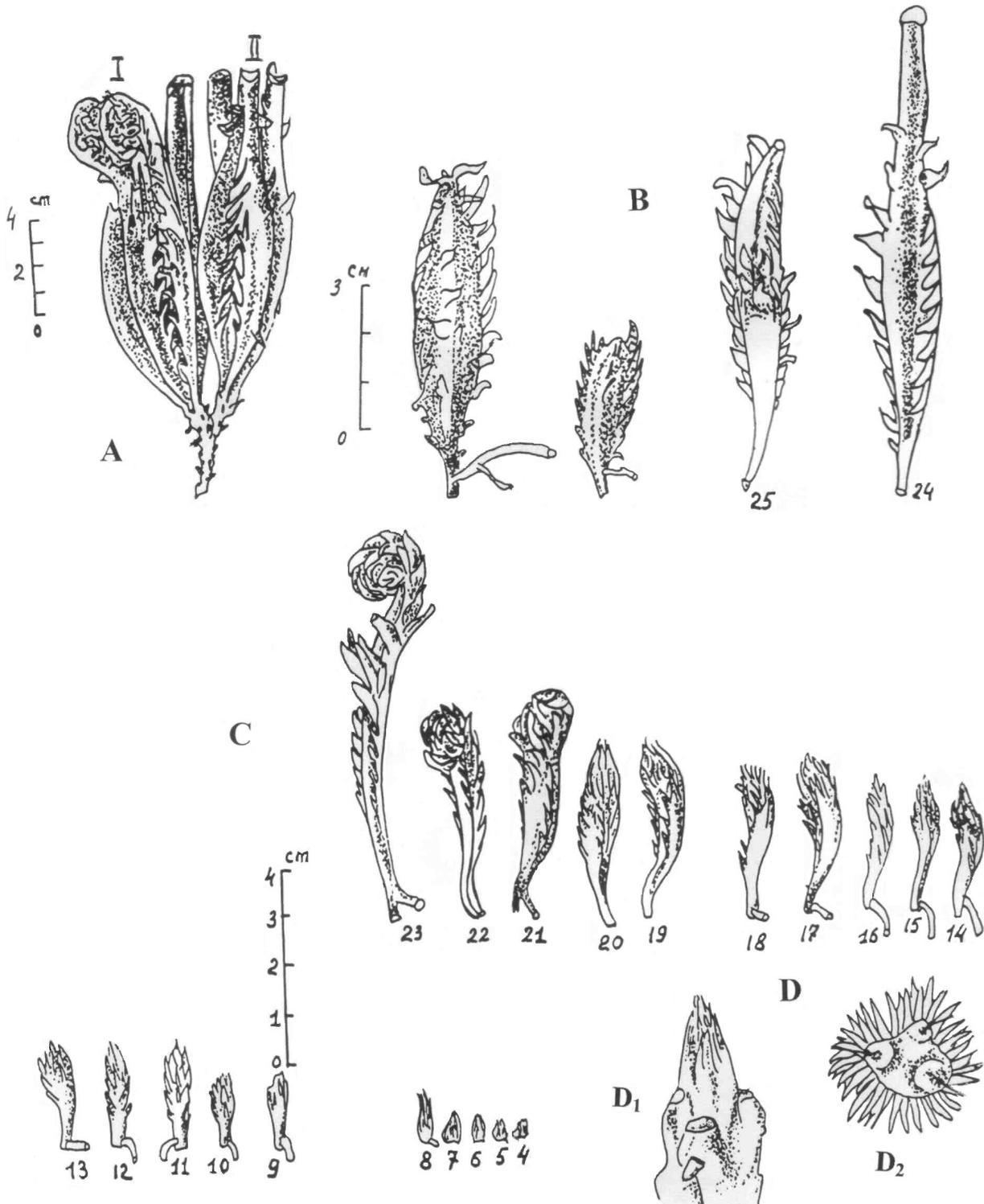


Рис. 1. Структура верхушечной почки *Athyrium filix-femina*: А – общий вид; В – наружные чешуи почки II; С – «улитки» разного возраста и наружные чешуи почки I; D – апекс ризома: D1 – вид сбоку, D2 – вид сверху. I – верхушечная, II – боковая почки. Арабские цифры означают пластохронный возраст «улиток» и вай.

Сначала со скоростью 5–10 см в сутки растет черешок (Yershova, 1984), пластинка в это время свернута улиткообразно. В случае теплой и влажной погоды черешок достигает окончательной высоты примерно за неделю, после чего начинают разворачиваться перья вай, сначала нижние,

потом – верхние (рис. 2, 6, 7). При прохладной погоде рост замедляется. В целом внепочечный этап морфогенеза вай *Pteridium aquilinum* длится в средней России около месяца и заканчивается в конце июня – начале июля. В более южных районах, например, в Краснодарском крае на северо-

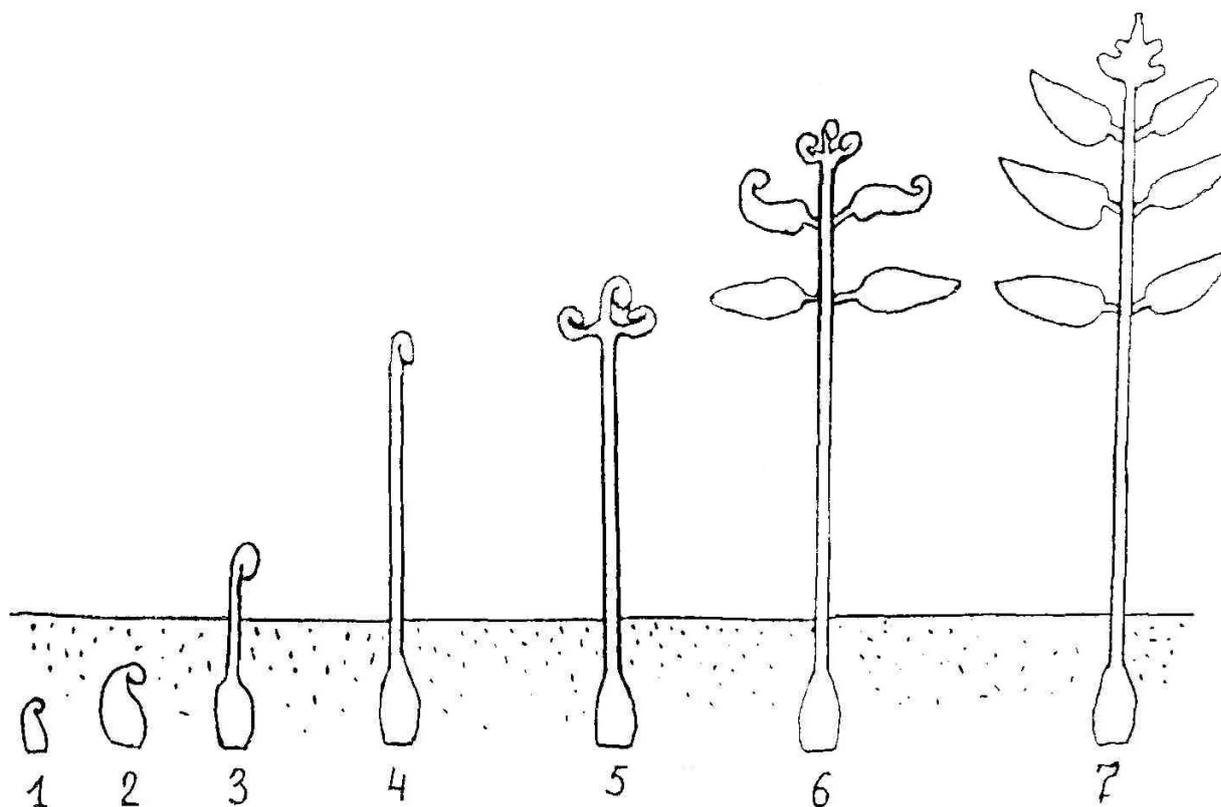


Рис. 2. Рост вайи *Pteridium*: 1–7 – фазы сезонного развития. 1–2 – подземная (внутрипочечная) фаза – 8–12 месяцев. Внепочечные (надземные) фазы: 3–4 – рост черешка («крючок») – 4–6 дней; 5 – начало роста пластинки («тройничок») – 2–4 дня; 6–7 – рост пластинки – 10–15 дней.

западе Кавказа в окрестностях Большого Сочи внепочечный рост вай более продолжителен и длится около 2,5 месяцев (с конца апреля до середины июля), а севернее, например, в Кировской области на границе с республикой Коми – сокращается до 3 недель (Perestoronina, 1999).

Таким образом, окончательное формирование и разворачивание функционально наиболее значимой части вайи – её пластинки, обеспечивающей фотосинтез и спороношение, происходит в условиях прямой зависимости от воздействия факторов внешней среды.

В результате изучения морфо- и гистогенеза вай W. Hagemann (1965, 1984) отмечает их следующие особенности в сравнении с листьями семянных: 1) на этапах инициации и заложения вайи обладают двускатной инициальной, что не обнаружено у семянных; 2) размеры вай увеличиваются только в результате краевого и верхушечного роста. Интеркалярный и поверхностный (линейный в понимании И.Г. Серебрякова (Serebryakov, 1952)) рост, характерный для семянных, у папоротников отсутствует; 3) в процессе морфогенеза вай краевой плоскостной рост опережает развитие проваскулярной системы, в то время как у семянных сначала формируются

зачатки жилок, а затем уже на них начинается краевой рост; 4) степень рассечения пластинки вайи определяется у папоротников процессом фракционирования (понятие и термин W. Hagemann (1984)) краевых меристем, т. е. разделения их на порции-участки, одни из которых продолжают рост, а другие его прекращают (рис. 3). Ингибирование краевых меристем отмечается в местах так называемых межжилковых полей, которые расположены над разветвлениями жилок при открытом жилковании. Фракционирование меристем – процесс противоположный их инкорпорации (термин W. Hagemann (1989)), т. е. слиянию которое часто отмечается в морфогенезе листьев семянных. Инкорпорация возможна и у папоротников, обладающих цельными пластинками вай.

Внепочечный этап морфогенеза вай, на наш взгляд, интегрирован намного слабее, чем у листьев семянных, у которых все части листа сформированы уже на эмбриональном этапе, т. е. в почке, а по выходе из нее быстро увеличивают свои размеры за счет интеркалярного и поверхностного роста. У преобладающего же большинства папоротников разные части вай (филлоподий, черешок, перья и перышки) формируются

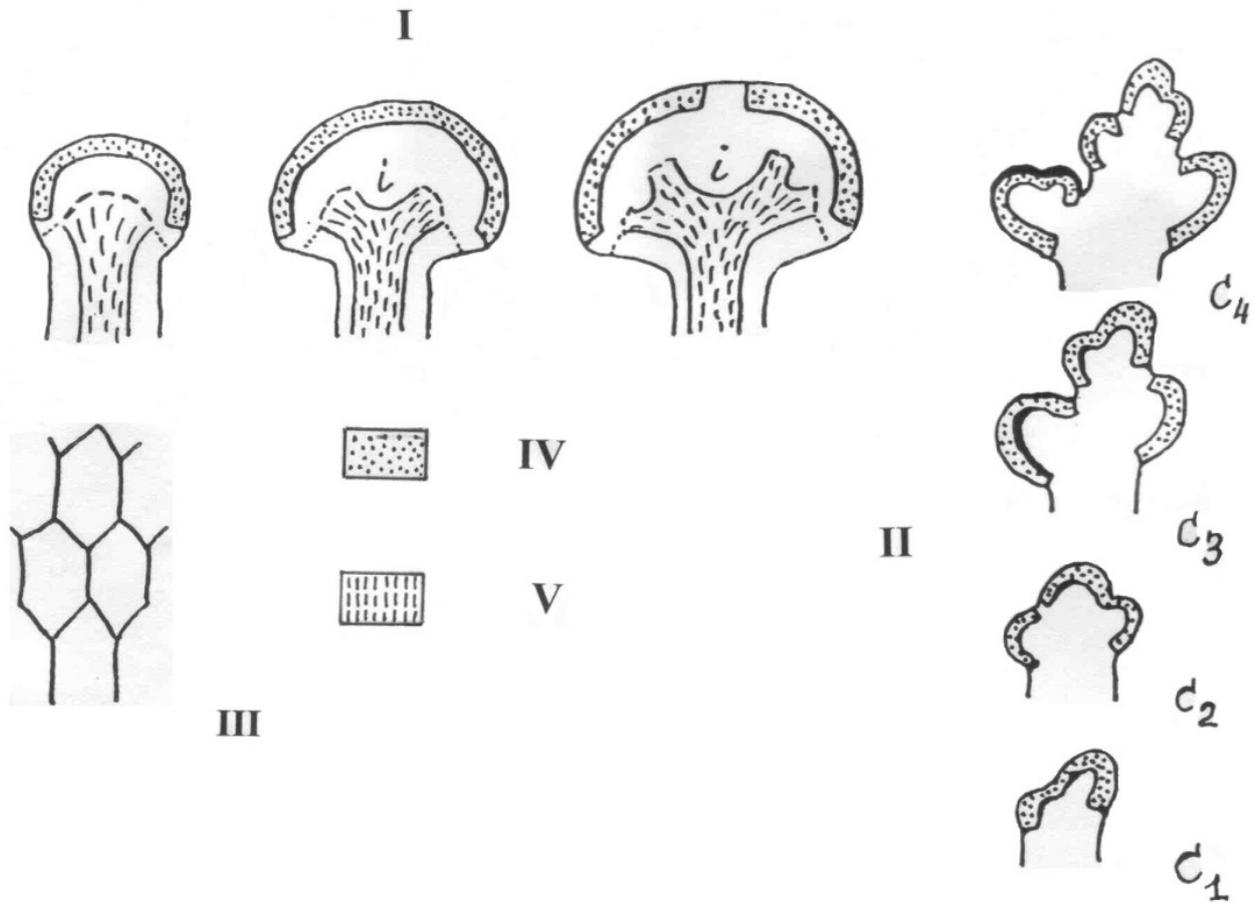


Рис. 3. Формирование проводящей системы вайи у папоротников (по Nagemann, 1984): I – краевой рост пластинки, II – этапы фракционирования краевой меристемы, III – закрытое жилкование, IV – краевые меристемы, V – прокамбиальные тяжи.

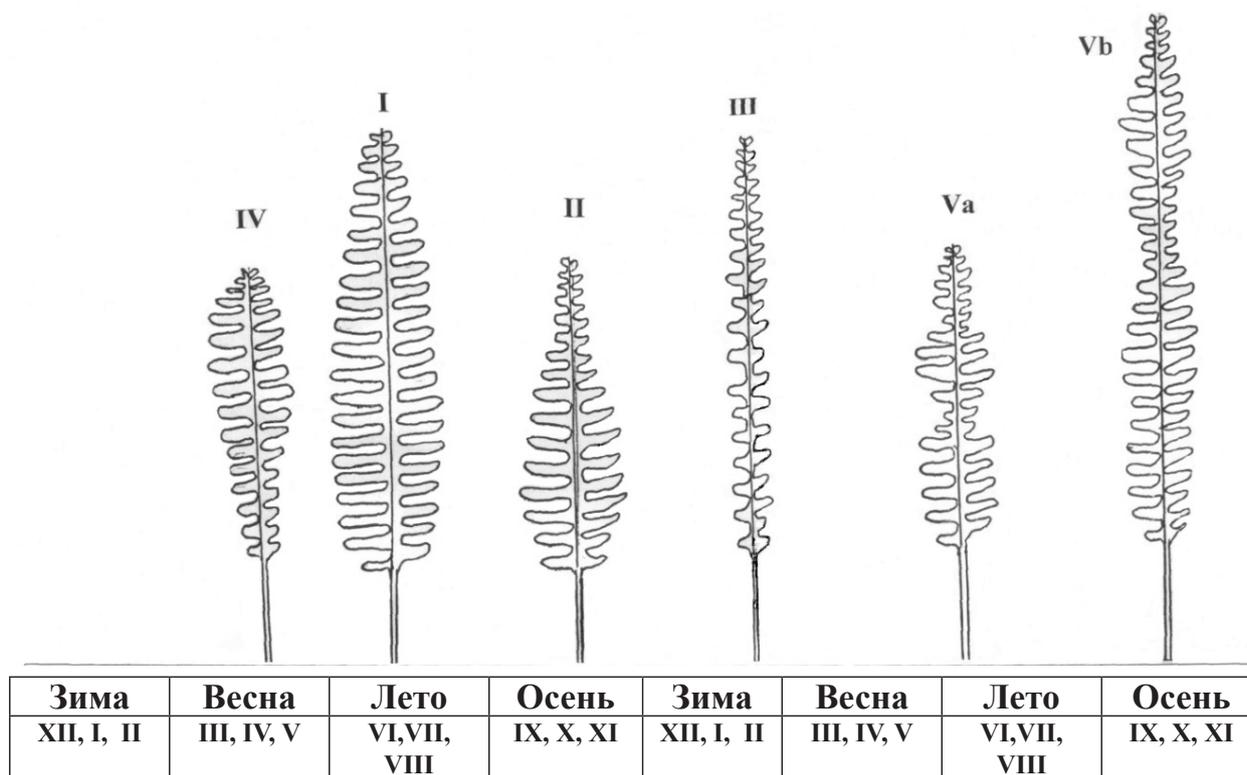
и растут не одновременно, а последовательно с разной скоростью и в разных условиях. Медленные темпы морфогенеза вай на внутрипочечном этапе и сильная зависимость их роста от факторов внешней среды на внепочечном этапе существенно ограничивают регенерационные возможности папоротников. В случае массовой гибели вай от естественных причин (пожаров, заморозков) или в результате их заготовок в качестве лекарственных или пищевых растений, в рост трогаются молодые «улитки», которые в нормальных условиях обеспечили бы возобновление растений в будущем году. Трех-четырёхкратное удаление вай за один вегетационный сезон полностью истощает почки папоротников и ведет к гибели растений, что доказано И. Науялисом (Nauyalis, 1980) на примере *Athyrium filix-femina* и Э.А. Ершовой (Yershova, 1984) на примере *Pteridium aquilinum*.

Исходным феноритмотипом обладают вечнозеленые непрерывно растущие папоротники, у которых вайи разворачиваются в течение всего года и живут от 1,5 до 3 лет. В континентальном

климате Замбии примерно 40 % всех видов папоротников имеют вечнозеленый феноритмотип и приурочены к влажным вечнозеленым лесам (Cornaš, 1977).

Примером служат тропические короткокорневищные вертикально-розеточные вид *Nephrolepis exaltata* (изучен Н.И. Шориной в комнатной культуре) и 2 вида рода *Asplenium* – *A. bulbiferum* и *A. viviparum* (изучены в оранжерее Главного Ботанического сада г. Москвы, данные Е.В. Денисовой (Denisova, 2002)).

У *Nephrolepis exaltata* обнаружена морфологическая неоднородность пластинок вай и выделено 5 их морфотипов (рис. 4): I – широкие длинные с однократным ростом, II – с широким основанием и суженной верхушкой, двукратные, III – узкие и длинные, однократные, IV – с суженным основанием, двукратные, V – многукратные, на которых чередуются порции (кванты) длинных и коротких перышек. Наблюдения показали, что пластинки вай интенсивно растут 40–45 дней (Saakov 1983) и, кроме того, возможен замедленный остаточный рост, длящийся от 2–3

Рис. 4. Морфотипы вай у *Nephrolepis*.

недель до нескольких месяцев. Разные морфотипы вай *Nephrolepis exaltata* разворачиваются и растут в разные сезоны года: первый морфотип – летом, т. е. в оптимальных условиях; второй – в конце лета и осенью, когда условия ухудшаются; третий – зимой, в самых неблагоприятных условиях; четвертый – весной и летом; пятый формируется в двух случаях – во-первых, когда растение в период роста пластинок испытывает кратковременные периодические стрессы, и, во-вторых, если пластинка растет более года, образуя два летних относительно мощных кванта роста.

Спорофит *Nephrolepis exaltata* имеет обычно 30–40 разновозрастных вай. На одном экземпляре этого вида можно обнаружить все морфотипы вай (табл. 1).

Как видно из табл. 1, преобладают морфотипы I, II, V, наиболее редок морфотип IV, морфотип III занимает по числу вай промежуточное положение. Эти результаты свидетельствуют о том, что в условиях комнатной культуры осе-

нью и зимой вайи отрастают намного реже, чем в остальные сезоны года, т. е. у вечнозеленого тропического папоротника наблюдается сезонная ритмичность роста, проявляющаяся в смене морфотипов вай и в разной скорости их формирования.

Иными словами, формы пластинок вай *Nephrolepis exaltata* отражают условия, в которых они растут и возникновение разных морфотипов вызвано внешними экзогенными факторами. Ритмика роста вай имеет модификационный характер и может быть отнесена к этиономной.

У *Asplenium bulbiferum* и *A. viviparum* обнаружено разворачивание вай в течение всего года, сопровождающееся морфофункциональной (эндогенной) периодичностью – закономерным чередованием вай разных формаций – стерильных, фертильных и переходных с преобладанием фертильных. По данным Е.В. Денисовой (Denisova, 2002), у *A. bulbiferum* внепочечный рост вай длится 64–91 день, а общая продолжительность их жизни – 1,5–2 г., у *A. viviparum* – 50–75 дней

Таблица 1
Число вай на одном спорофите *Nephrolepis exaltata* (%). I–V – морфотипы вай (пояснение в тексте).

I	II	III	IV	V
23.5	23.5	18/6	6.9	26.5

и не более 1,5 лет соответственно. В ритме роста спорофитов у обоих видов выделено 2 периода: усиление роста, когда вайи разворачиваются непрерывно (10–10,5 месяцев) и замедление роста, когда новые «улитки» не разворачиваются, а в неблагоприятных условиях часть вай отмирает (1,5–2 месяца, обычно с конца декабря по начало февраля). Е.В. Денисова считает, что это замедление роста вынужденное и вызвано плохим освещением и неблагоприятным температурным режимом.

Среди папоротников, обитающих в умеренных широтах, также есть вечнозеленые виды, например, коротко- и длиннокорневищные диффузнодорозеточные – папоротники, у которых вайи расположены в 2 параллельных ортостихах на верхней поверхности дорсивентральных ризомов (рис. 5) – виды родов *Polypodium* s. str., *Pleopeltis* (*Lepisorus*), *Pyrrosia*. Эти папоротники, в отличие от тропических, обладают не непрерывным, а толчкообразным квантированным ростом, т. е. их «улитки» разворачиваются и вайи отрастают не в течение всего периода вегетации, а за сравнительно короткое время – от 2–3 недель до 2–2,5 месяцев. Этот феноритмотип составляет 18,6 % дальневосточной птеридофлоры. По мнению О.В. Храпко (Храпко, 1997), он не соответствует современным климатическим условиям умеренной зоны и является реликтовым.

В нижнем и среднем горных поясах Западного Закавказья вайи *Polypodium vulgare* начина-

ют отрастать весной в апреле и растут до конца мая, причем их рост не вполне синхронен: одни «улитки» разворачиваются раньше, другие – позднее (Derzhavina, Shorina, 1985). Каждая вайя живет более года – 14–18 месяцев. В верхнем лесном и субальпийском поясах длительность жизни одной вайи сокращается до 12–13 месяцев, их весеннее отрастание происходит дружно и относительно быстро – за 3–4 недели, обычно в мае. Таким образом, этот высокогорный вариант ритма роста дает пример перехода от вечнозеленого феноритмотипа с квантированным ростом – к летнезеленому.

Подобные же тенденции изменения ритмов, т. е. синхронизация и ускорение отрастания, наблюдаются в популяциях *P. vulgare*, обитающих на открытых скальных участках, где растения часто испытывают стресс из-за недостатка влаги, резких перепадов температур, перегрева и сухости воздуха. Интересно, что в подобных условиях у *P. vulgare* отмечены случаи вторичного покоя, когда вайи вообще не отрастают и длительное время (по году и более) спорофиты представлены покоящимися в земле корневищами и не имеют надземных органов. Эти факты описаны Ю.А. Котуховым (Kotukhov, 1974) на Алтае и наблюдались нами в Западной Сибири на Салаирском кряже.

У эпилита *Asplenium trichomanes* в природных местообитаниях Северо-Западного Кавказа

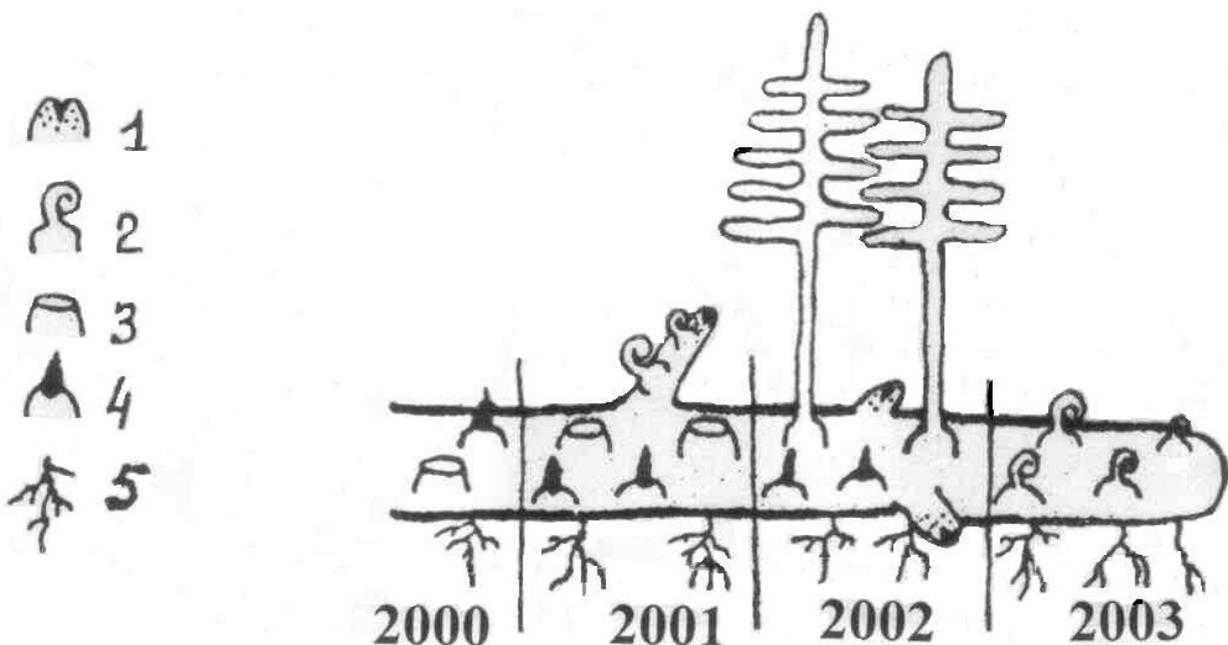


Рис. 5. Опережающее развитие ризома у диффузнодорозеточного папоротника *Polypodium vulgare*: 1 – зачатки корневищ, 2 – «улитки», 3 – основания отмерших вай, 4 – замершие «улитки», 5 – корни.

вайи живут более 1 календарного года и представлены двумя генерациями: весенней и летней.

Весной разворачиваются относительно крупные вайи, несущие широкие округлые перышки. К середине лета начинают отрастать летние меньших размеров вайи второй генерации. Одновременно продолжают верхушечный рост весенние вайи, но в это время года у них на верхней части рахиса формируются гораздо более мелкие овалы перышки (рис. 6: 1). Когда наступает осенне-зимний листопад, первыми опадают мелкие перышки в верхней части весенней вайи, перезимовавшие вайи на втором году своей жизни несут наверху оголенный участок рахиса («волос», за что вид и получил свое название «trichomanes» – волосовидный). Нижние же перышки опадают лишь у вай третьелетних, а черешок и нижний участок рахиса содержат живые ткани еще 2–3 года. Такое длительное постепенное отмирание вайи и поэтапное опадание её перышек было названо порционным листопадом (Shorina, Silantieva, 1998).

Подобная картина наблюдается и у *Asplenium septentrionale*, замечательного в том отношении, что у него пластинка вайи подверглась сильной редукции. Фактически от пластинки остались только жилки с прилегающими к ним узкими кантами мезофилла. Однако эти своеобразные вайи *A. septentrionale* отмирают так же, как и у *Asplenium trichomanes*, в течение 3–4 лет (рис. 6: 2).

У других эпилитных и эпифитных вечнозеленых папоротников адаптации к частым стрессам проявляются в пойкилогидричности, т. е. способности в случае обезвоживания впадать в криптобиоз (*Pyrrosia petiolosa*, *Ceterach officinarum*, *Lepisorus thunbergianus*), а также в ксероморфозе вай, который выражается в сокращении транспирационной поверхности пластинок. Они становятся цельными (*Pyrrosia*, *Lepisorus*) или дихотомически рассеченными на узкие линейные доли (*Asplenium septentrionale*) (рис. 6: 2). По нашим наблюдениям, в таких вайях *A. septentrionale* редуцирован мезофилл, он становится плотным, объем межклетников сокращается. У других видов (*Pyrrosia*) возникает хорошо развитое сетчатое жилкование и густое войлочное опушение.

Показано (Boyer, 1964; Cornaș, 1977; Schimper, 1935), что у папоротников сезонных тропических лесов, например, видов *Platyserium*, ритмы развития синхронизированы с распределением сухих и влажных сезонов. С наступлени-

ем длительного сухого сезона в Береге Слоновой Кости, в субэкваториальном муссонном климате (Boyer, 1964), начинается спороношение *P. stemaria* и *P. angolense*. Одновременно вайи теряют хлорофилл и засыхают. Растения впадают в криптобиоз – водный дефицит в вайях составляет 95 %. С наступлением сезона дождей тургор восстанавливается и рост растений продолжается (пойкилогидричность). Споры дают начало гаметофитам. Причем гаметофиты могут без ущерба переносить обезвоживание (Boyer, 1964). Затем следует 2-ой короткий сухой сезон и т.д. Таким образом, речь здесь идет также об этиономных ритмах – множественных остановках роста, контролируемых внешними факторами.

У оранжерейных растений в условиях постоянно высоких температур и влажности подобная ритмика не обнаруживается, их вайи разворачиваются непрерывно, но активизируют рост в весенний период и замедляют – в зимний, как это отмечено у *Asplenium viviparum* и *A. bubiferum* Е.В. Денисовой (Denisova, 2002) и Н.М. Державиной у *A. nidus*, *Platyserium wilhelminae-reginae* и *Cyrtomium falcatum* (Derzhavina, 2002, 2005).

Переход между вечно- и летнезеленым феноритмотипом также обнаружен у *Polypodium interjectum* (Derzhavina, 1983). Этот вид в лесах Западного Закавказья формирует в течение года две генерации вай, одна отрастает весной – в начале лета (май-июнь), другая – в конце лета (июль-август). Каждая вайя живет менее года – 9–10 месяцев, но поскольку генераций две, растение круглый год остается зеленым. Этот своеобразный зимне-летнезеленый феноритмотип оценен птеридологами как существенный диагностический признак, который учтен М. Shivas (1961) при выделении *P. vulgare* ssp. *prionodes* Rothm. в самостоятельный вид – *P. interjectum* Shivas.

Особый зимнезеленый феноритмотип с летним покоем сформировался у папоротников в условиях средиземноморского субтропического климата с жарким сухим летом. Этот феноритмотип характерен для *Polypodium australe*, который имеет одну генерацию вай. Их рост в условиях Северо-Западного Кавказа, по нашим наблюдениям, начинается в сентябре-октябре, а продолжительность жизни – 8–10 месяцев. Летом, в июне-июле, растения не имеют зеленых вай и находятся в состоянии летнего покоя. В.П. Малеев (Maleyev, 1927) относил *P. australe* к средиземноморскому флористическому элементу и считал своеобразие его ритмики одним из важных видовых отличий.

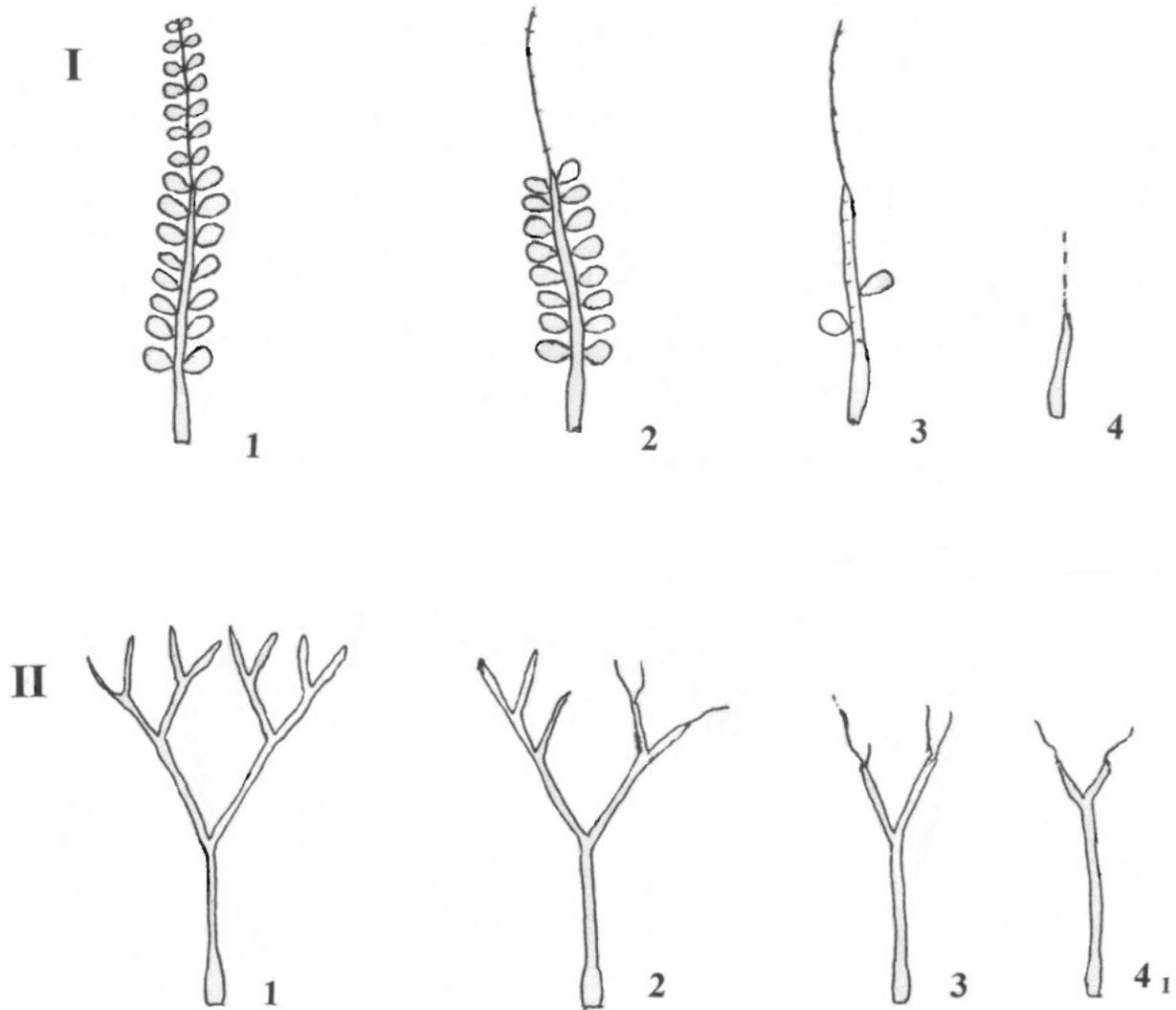


Рис. 6. Поэтапный (порционный) листопад у видов *Asplenium*: I – *Asplenium trichomanes*, II – *A. septentrionale*. 1 – 1 год, 2 – 2 год, 3 – 3 год, 4 – 4 год, 4₁ – 4–6 годы.

Большинство папоротников, обитающих в умеренном сезонном климате, относятся к летне-зеленым, т. е. имеют типичный квантированный рост, когда вайи более или менее одновременно и быстро отрастают весной и отмирают осенью. Однако и у этого феноритмотипа есть варианты. Например, короткокорневищный вертикально-розеточный *Athyrium filix-femina*, как показали исследования И.А. Фадеевой (Fadeyeva, 1999), в условиях средней полосы Европейской России за один вегетационный сезон формирует 2 генерации вай: весеннюю (в апреле-мае) и ранне-летнюю (в мае-июне). Периоды активного роста, т. е. разворачивания пластинок у этих двух генераций вай отчасти перекрываются, но максимумы не совпадают: максимум 1 первой генерации приходится на середину мая, у второй – на первую декаду июня. Начало активного роста второй генерации задерживается на 1–1,5

недели по сравнению с первой. Интересно, что сезонный ритм *A. filix-femina* меняется в онтогенезе спорофитов. Молодые, ювенильные и им-матурные спорофиты формируют не две, а три генерации вай: две весенние и одну позднелетнюю. Весенняя ростовая пауза длится примерно 7–8 дней, летняя – в 2–4 раза продолжительнее – 15–25 дней. Периодичность (квантированность) роста *A. filix-femina* обусловлена периодичностью деятельности апикальной меристемы в верхушечной почке корневища. В течение вегетационного сезона на конусе нарастания корневища, согласно исследованиям И.А. Фадеевой (Fadeyeva, 1999), вычлняются с интервалами около 2 недель три порции примордиев по 3–4 зачатка в каждой. Через 5–6 лет из этих примордиев формируются зрелые «улитки», которые разворачиваются не одновременно, а последовательно, порциями – 4–6 наружных образуют

вайи весенней генерации (они соответствуют двум порциям примордиев), а 2–3 внутренних образуют вайи весенне-летней генерации и соответствуют третьей порции примордиев (рис. 1). Интересно, что у взрослых спорофитов вайи весенней и весенне-летней генераций отличаются морфологически. Первые – короткочерешковые, с продолговато-овальной пластинкой, распростерты, вторые – длинночерешковые с продолговато-треугольной пластинкой, вертикально стоящие. Эти отличия дали даже повод говорить о диморфизме вай кочедыжника (Khrapko, 1997). Отмирают вайи поздней осенью в конце октября, когда средняя суточная температура воздуха снижается до +3... +5 °C (Fadeyeva, 1999).

У *Pteridium aquilinum* – типичного летнезеленого длиннокорневищного безрозеточного папоротника с однократным относительно поздним отрастанием вай в конце весны – начале лета, когда минует опасность весенних заморозков, длительность активного роста вай и общая продолжительность вегетации сильно варьируют по площади ареала. По данным О.Н. Пересторониной (Perestoronina, 1999), активный рост вай *Pteridium aquilinum* продолжается в Западном Закавказье около 14 недель (3,5 месяца), в Крыму – 10 недель (2,5 месяца), а на Европейской равнине – 4 (до 6) недели (1–1,5 месяца), причем на севере в подзоне северной тайги (Кировская область) он сокращается до 3 недель. Длительность разворачивания пластинок коррелирует с продолжительностью работы краевых меристем, что влияет на размеры и форму, а также биологические особенности вай. В Крыму и на Кавказе вайи перистые с 17–19 парами более или менее одинаковых по размерам перьев первого порядка. На Восточно-Европейской равнине вайи с 11–12 парами перьев первого порядка, причем нижние намного крупнее верхних, так что пластинка в целом производит впечатление тройчато-рассеченной. Размеры вай у крымских и особенно у кавказских экземпляров *Pteridium* намного крупнее, чем у среднерусских, высота вай которых варьирует от 50–60 до 100–120 см. В Туапсинском районе Краснодарского края О.Н. Пересторонина обнаружила по опушкам дубово-грабовых лесов среди кустарников вайи орляка высотой 3,75 м. Такие гиганты не могут сами себя поддерживать в вертикальном положении. Они имеют лиановидную форму роста. Их рахис сильно вытянут, а в качестве опоры они используют ветви кустарников, на которые опираются своими перьями. Таким образом, особен-

ности сезонного ритма роста вай отражаются в их морфологии. Неудивительно поэтому, что систематики при таксономической обработке рода *Pteridium* обращают внимание и на их ритмологические особенности. Так, С.Н. Page и R.R. Mill (Page, Mill, 1995) выделяют для Британии 2 вида *Pteridium*: *P. aquilinum* и *P. pinetorum*. Наряду с другими отличиями они характеризуются разной скоростью и разной степенью синхронности отрастания вай: у *P. pinetorum*, по сравнению с *P. aquilinum*, вайи отрастают быстрее и дружнее, а общая длительность их вегетации короче. О.Н. Пересторонина (Perestoronina, 1999), изучавшая таксономию орляка в Восточной Европе, выделяет здесь 3 подвида *P. aquilinum*: ssp. *aquilinum*, обитающий на Восточно-Европейской равнине, ssp. *brevipes* – в Крыму, ssp. *transcaucasica* – на Кавказе. Она обращает внимание на то, что при длительном отрастании рост вай идет асинхронно, а при дружном, характерном для северных популяций, – рост, напротив, синхронизируется.

Вайи орляка чувствительны к низким температурам, как уже отмечено, они начинают расти поздно, после окончания весенних заморозков. Осенью же они засыхают и отмирают после первых заморозков, в средней России это часто случается в конце августа – середине сентября. Чем севернее обитают популяции орляка, тем короче их вегетация.

Из исследованных папоротников наиболее адаптирован к сезонному умеренному климату *Gymnocarpium dryopteris*, относящийся, как и орляк, к длиннокорневищной безрозеточной биоморфе. У этого вида, по данным И.А. Фадеевой (Fadeyeva, 1999), в условиях средней полосы Европейской России вайи отрастают весной в конце апреля – мае. «Улитки» разворачиваются дружно, а пластинки вай растут быстро (1,5–2 недели) и к началу июня достигают окончательных размеров. Вегетация *G. dryopteris* заканчивается рано: в конце лета – начале осени (август–сентябрь), еще до заморозков. Общая длительность вегетации *G. dryopteris* примерно на месяц короче, чем у других летнезеленых папоротников наших лесов. И.А. Фадеева (Fadeyeva, 1999) объясняет этот факт способностью голокучника к фотопериодической реакции, в то время как у других наших папоротников такая реакция отсутствует и продолжительность их вегетации регулируется температурой воздуха.

Такой однократный феноритмотип папоротников наиболее распространен на Дальнем Востоке России (78,3 % видов папоротников, по-

Храпко (Khrapko, 1997)). В континентальном климате Замбии примерно 40 % всех папоротников (Cornaš, 1977) в сухой сезон теряют ассимилирующие органы (сбрасывают вайи, как *Elaphoglossum* sp., *Microgramma lycopodioides* и др.) или только часть перышек вай, как *Nephrolepis* sp., *Pellaea* sp., *Adiantum philipense*, или, если сочленение (отделительный слой в основании черешка) отсутствует, вайи после отмирания засыхают, но долго сохраняются на растениях и служат дополнительной защитой для почек.

Состояние покоя в сухой период явилось полезной преадаптацией, позволившей папоротникам легко приспосабливаться как к сухому сезонному климату, так и к климатам высокогорий и Арктики, и расширило их экологические ниши и географические ареалы. Например, дало возможность обитать в условиях частых пожаров в горных лесах Замбии (Cornaš, 1977).

Близость зимнезеленого и летнезеленого феноритмотипов проявляется в сокращении сроков вегетации до нескольких месяцев, а различие – в лимитирующих факторах: в одном случае – это низкие температуры и зимняя засуха, в другом – высокие температуры и летняя засуха.

J. Cornaš (1977) полагает, что летнезеленость – одна из стратегий папоротников при колонизации ими сезонных тропиков, а также, по нашему мнению, и областей с умеренным климатом. Правда, термин «летнезеленость», разработанный для умеренных широт, для тропиков неудачен. Лето и зима там, как известно, мало отличаются по температурному фактору, а лишь по влажности, и здесь лучше говорить не о «летне-», а о «влажнозелености».

К этому заключению можно добавить, что летнезеленый феноритмотип конвергентно оформился и под воздействием континентального климата умеренного пояса, высокогорий и Арктики (с отрицательными зимними температурами и снежным покровом в течение нескольких месяцев), а также и при адаптации папоротников к сухим микросредам обитания во всех климатах.

Выводы

На основе представленных материалов, можно полагать, что в процессе экологической эволюции папоротников сменялись следующие феноритмотипы:

I. Вечнозеленый – вайи живут от 1,5 до 5 лет:

1. Длительность жизни вай 2,0–2,5 года: а) вайя с однотактным ростом, б) вайя с многотактным ростом. Ритм спороношения нечеткий.

2. Вайи живут не более 1,5 лет. Ритм спороношения выражен.

3. Вайи живут 4–5 лет, их рост двухтактный, а отмирание (листопад) порционный (в течение 3–4 лет). Ритм спороношения выражен.

II. Летнезимнезеленый – вайи живут 8–10 месяцев (менее года).

За год образуются две перекрывающиеся генерации вай. Ритм спороношения выражен (лето, осень).

III. Зимнезеленый – вайи живут 8–10 месяцев, генерация вай одна, летний покой.

Ритм спороношения выражен.

IV. Летнезеленый – вайи живут 3–5 месяцев, генерация одна (или две). Ритм спороношения выражен (лето, осень).

1. Две генерации вай – весенняя и весенне-летняя.

2. Одна генерация вай: а) ритм не адаптирован к умеренному климату, отмирание вай вынужденное (от первых заморозков), б) ритм адаптирован к сезонному умеренному климату, листопад – до заморозков; фотопериодизм.

В стрессовых условиях у эпилитных и эпифитных папоротников проявляется ксероморфоз и пойкилогидричность.

Смена этих феноритмотипов осуществлялась в результате следующих эволюционных модусов:

1) Появления квантированного (неравномерного) роста на внепочечном этапе морфогенеза вай.

2) Синхронизации роста вай, составляющих один квант.

3) Сокращения длительности роста вай и общей длительности вегетации спорофитов.

4) Увеличения скорости роста вай на внепочечном этапе морфогенеза.

5) Возникновения фотопериодизма.

6) В экстремальных условиях – ксероморфоза вай и появления пойкилогидричных спорофитов.

7) Морфологической и морфофизиологической (морфофункциональной) дифференциации вай.

ЛИТЕРАТУРА

- Boyer Y.** Contribution a la `etude de l'ecophysiologi`e de deux foug`eres `epiphytiques: *Platyserium stemaria* et *P. angolense* // Ann. Sci. Nat., 1964. – Ser. 12, No. 5. – P. 87–228.
- Cornaš Jan.** Life-forms and seasonal patterns in the pteridophytes in Zambia // Acta soc. Bot. Pol., 1977. – V. XLXI, No. 4. – P. 669–690.
- Denisova E.V.** Morphology and morphogenesis of vegetative diaspores (gemmae) in two species of *Asplenium* L. in connection with the problem of embryoidogeny: Summary of Ph. D. Thesis [Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk.]. – Moscow, 2002. – 16 p. [in Russian]. (**Денисова Е.В.** Морфология и морфогенез вегетативных диаспор (выводковых почек) двух видов *Asplenium* L., в связи с проблемой эмбриоидогении: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 2002. – 16 с.).
- Derzhavina N.M.** Life forms and structure of vegetative organs of sporophytes in species of *Polypodium* L. s. l. of the flora of USSR; Summary of Ph D Thesis [Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk.]. – Moscow, 1983. – 16 p. [in Russian]. (**Державина Н.М.** Жизненные формы и строение вегетативных органов спорофитов у видов *Polypodium* L. s. l., обитающих в СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1983. – 16 с.).
- Derzhavina N.M.** Morphology and anatomy of the sporophyte *Cyrtomium falcatum* (L. fil.) C. Presl. (Aspidiaceae) // Byull. GBS., 2002. – Iss. 184. – P. 59–64 [in Russian]. (**Державина Н.М.** Морфология и анатомия спорофита *Cyrtomium falcatum* (L. fil.) C. Presl. (Aspidiaceae) // Бюлл. ГБС, 2002. – Вып. 184. – С. 59–64).
- Derzhavina N.M.** Adaptation of ferns to epiphytic lifestyle for example *Platyserium wilhelminae-reginae* и *Asplenium nidus* // Byull. GBS., 2005. – Iss. 189. – P. 208–225 [in Russian]. (**Державина Н.М.** Адаптации папоротников к эпифитному образу жизни на примере *Platyserium wilhelminae-reginae* и *Asplenium nidus* // Бюлл. ГБС, 2005. – Вып. 189. – С. 208–225).
- Derzhavina N.M.** Biomorphology and anatomy of homosporous ferns (epilithophytes, epiphytes, amphibians, and hydrophytes) in connection with adaptatiogenesis; Summary of D Biol Thesis [Avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk.] – Moscow, 2006. – 50 pp. [in Russian]. (**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.).
- Derzhavina N.M., Shorina N.I.** On peculiarities of ontogenesis and seasonal rhythm of development of *Polypodium vulgare* L. in different eco-phytocenotic conditions. In: Ecological and population ontogenetic investigations of plants. [Ehkologicheskie i populyatsionno-ontogeneticheskie issledovaniya rastenij]. – Saratov: SGPI im. K.A. Fedina., 1985. – P. 76–98. [in Russian]. (**Державина Н.М., Шорина Н.И.** Об особенностях онтогенеза и сезонного ритма развития многоножки обыкновенной (*Polypodium vulgare* L.) в разных эколого-фитоценологических условиях // Экологические и популяционно-онтогенетические исследования растений. – Саратов: СГПИ им. К.А. Федина., 1985. – С. 76–98).
- Fadeyeva I.A.** Rhythms of seasonal development in various fern biomorphs in conditions of Central Russia; Summary of Ph D Thesis [Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk.]. – Moscow, 1999. – 16 p. [in Russian]. (**Фадеева И.А.** Ритмы сезонного развития у разных биоморф папоротников в условиях средней России; Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1999. – 16 с.).
- Gulenkova M.A.** Rhythm of seasonal development of meadow steppe plants // Byull. MOIP. Otd. Biol., 1960. – Vol. LXV, No. 6. – P. 78–91 [in Russian]. (**Гулénkova М.А.** Ритм сезонного развития растений луговой степи // Бюлл. МОИП. Отд. Биол., 1960. – Т. LXV, № 6. – С. 78–91).
- Gureyeva I.I.** Homosporous Ferns of South Siberia (taxonomy, origin, biomorphology, population biology) – Tomsk; Tomsk State University Publishers, 2001. – 156 p. [in Russian] (**Гуреева И.И.** Равноспоровые папоротники Южной Сибири. – Томск: Изд-во Том. ун-та, 2001. – 156 с.).
- Hagemann W.** Die Bauplan der Pflanzen einer vergleichenden Darstellung ihrer Konstruktion. – Heidelberg, 1984. – 464 s.
- Hagemann W.** Vergleichen der Untersuchungen zur Entwicklungs geschichte der Farnspores. 11 Blattentwicklung in der Gattung Adiantum // Beitz. Biol. Pfl., 1965. – Vol. 41. – S. 405–468.
- Khokhryakov A.P.** Life forms of ferns, their origin and evolution // Izv. AN SSSR. Ser. biol., 1979. – No. 2. – P. 251–264. [in Russian]. (**Хохряков А.П.** Жизненные формы папоротникообразных, их происхождение и эволюция // Изв. АН СССР. Сер. биол., 1979. – № 2. – С. 251–264).
- Khrapko O.V.** Rhythms of seasonal development of Far Eastern ferns // Komarovskiye chtenia, 1997. – Iss. 43. – P. 245–260 [in Russian]. (**Храпко О.В.** Ритмы сезонного развития дальневосточных папоротников // Комаровские чтения. – Владивосток: Дальнаука, 1997. – Вып. 43. – С. 245–260).
- Kotukhov Yu.A.** Methods of observation of ferns of the family Polypodiaceae R. Br. // Byull. GBS., 1974. – Iss. 94. – P. 10–18 [in Russian]. (**Котухов Ю.А.** Методика наблюдения за папоротниками сем. Polypodiaceae R. Br. // Бюлл. ГБС., 1974. – Вып. 94. – С. 10–18).
- Maleyev V.P.** Observations on variability of *Polypodium vulgare* L. and *P. serratum* (Willd.) Futo in lower forest zone of Abkhazia // Tr. Leningr. ob. yestestvoisp. [Tr. Leningr. obsh. estestvoisp.] – 1927. – Vol. 57, iss. 3. – P.

95–120] [in Russian]. (**Малеев В.П.** Наблюдения над изменчивостью *Polypodium vulgare* L. и *P. serratum* (Willd.) Futo в нижней лесной зоне Абхазии // Тр. Ленингр. общ-ва естествоисп., 1927. – Т. 57, вып. 3. – С. 95–120).

Naulyalis I.I. Female fern and male fern as components of mixed coniferous-broad leaved forests of Moscow Region: Summary of Ph D Thesis [Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk]. – Moscow, 1980. – 16 p. [in Russian]. (**Науялис И.И.** Женский кочедыжник и щитовник мужской как компоненты хвойно-широколиственных лесов Подмосквья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1980. – 16 с.).

Page C.N. Taxonomic evolution of the fern genus *Pteridium* and its active evolutionary state // Bracken biology and management. Austr. Inst. of Agricult. science. – Sydney-Leeds: Alos. occ. Publ., 1990. – No. 40. – P. 23–34.

Page C.N., Mill R.R. Scottish bracken (*Pteridium*): new taxa and a new combination // Bot. J. of Scotland., 1995. – No. 47. – P. 139–140.

Perestoronina O.N. Ecological morphology and taxonomy of *Pteridium* Gled ex Scop in European part of Russia and adjacent areas; Summary of Ph D Thesis [Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk]. – Moscow, 1999. – 16 p.]. (**Пересторонина О.Н.** Экологическая морфология и таксономия *Pteridium* Gled. Ex Scop. Европейской России и сопредельных территорий: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1999. – 16 с.).

Polozova T.G. Life forms of vascular plants in different subzones of Taimyr tundra // Life Forms; Structure, Ranges, and Evolution. [Zhiznennye formy: struktura, spektry i yevolyucija]. – Moscow: Nauka, 1981. – P. 265–280] [in Russian] (**Полозова Т.Г.** Жизненные формы сосудистых растений в различных подзонах Таймырской тундры // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. – М.: Наука, 1981. – С. 265–280).

Saakov S.G. Greenhouse and house plants and handling of them. – Leningrad: Nauka, 1983. – 621 p. [in Russian]. (**Сааков С.Г.** Оранжерейные и комнатные растения и уход за ними. – Л.: Наука, 1983. – 621 с.).

Scharfetter R. Biographien von Pflanzenzippen. – Wien, 1953. – 368 s.

Schimper A.F.W. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. – Jena: Gustav Fischer, 1935. – 588 s.

Serebryakov I.G. On rhythm of seasonal development of plants of forests of Moscow Region // Vestn. Mosk. un-ta, 1947. – No. 6. – P. 75–108 [in Russian]. (**Серебряков И.Г.** О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов // Вестн. Моск. ун-та, 1947. – № 6. – С. 75–108).

Serebryakov I.G. Morphology of vegetative organs of higher plants. – Moscow; Sov. Nauka, 1952. – 391 pp. [in Russian]. (**Серебряков И.Г.** Морфология вегетативных органов высших растений. – М.: Сов. наука, 1952. – 391 с.).

Serebryakov I.G. Questions of phytomorphology at VIII International Botanical Congress at Paris (July 1954) // Bot. Zhurn. (Moscow & St. Petersburg), 1955. – Vol. 40, No. 4. – P. 630–635 [in Russian]. (**Серебряков И.Г.** Вопросы фитоморфологии на VIII Международном ботаническом конгрессе в Париже (июль 1954) // Бот. журн., 1955. – Т. 40, № 4. – С. 630–635).

Serebryakov I.G. Comparative analysis of some characters of rhythm of seasonal development of plants of various phytogeographical zones of USSR // Vyull. MOIP. Otd. Biol., 1964. – Vol. LX, iss. 5. – P. 62–75 [in Russian]. (**Серебряков И.Г.** Сравнительный анализ некоторых признаков ритма сезонного развития растений различных ботанико-географических зон СССР // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1964. – Т. LX, вып. 5. – С. 62–75).

Serebryakov I.G. A balance of external and internal factors in annual rhythm of plant development (historical background) // Bot. Zhurn. (Moscow & St. Petersburg), 1966. – Vol. LI, iss. 7. – P. 923–938 [in Russian]. (**Серебряков И.Г.** Соотношение внешних и внутренних факторов в годичном ритме развития растений (к истории вопроса) // Бот. журн., 1966. – Т. LI, № 7. – С. 923–938).

Serebryakova T.I. Shoot development and rhythm of seasonal development of floodplain meadow plants of Central Oka // Uch. Zapiski MGPI im. V. I. Lenina., 1956. – Vol. 97, iss. 3. – P. 45–120 [in Russian]. (**Серебрякова Т.И.** Побегообразование и ритм сезонного развития растений заливных лугов Средней Оки // Уч. записки МГПИ им. В.И. Ленина, 1956. – Т. 97, вып. 3. – С. 45–120).

Serebryakova T.I. Morphology of shoots and evolution of life forms of grasses. – Moscow: Nauka, 1971. – 359 pp. [in Russian]. (**Серебрякова Т.И.** Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. – М.: Наука, 1971. – 359 с.).

Shilova N.V. Rhythms of growth and routes of structural adaptations of tundra plants. – Leningrad: Nauka, 1988. – 211 p. [in Russian]. (**Шилова Н.В.** Ритмы роста и пути структурных адаптаций тундровых растений. – Л.: Наука, 1988. – 211 с.).

Shivas M.G. Contributionsto the cytology and taxonomy of species of *Polypodium* in Europe and America. I. Cytology. II. Taxonomy // J. Linn. Soc., Bot., 1961. – Vol. 58, No. 370. – P. 13–26, 27–38.

Shorina N.I. Sporophyte morphology and population ecology of *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Nevman // Nauchnye dokl. Vyssh. shk. Biol. nauki, 1991. – No. 5. – P. 87–95. [in Russian]. (**Шорина Н.И.** Морфология спорофита и популяционная экология голокучника трехраздельного (*Gymnocarpium dryopteris* (L.) Nevman) // Научн. докл. высш. шк. Биол. науки, 1991. – № 5. – С. 87–95).

Shorina N.I. Morphogenesis of fern fronds in connection with their use as edible plants // Nauchnye trudy MGPI im. V.I. Lenina. Serija estestv. nauki. Chast' 1. – Moscow; Prometei, 1994a. – P. 149–154]. [in Russian]. (**Шорина**

Н.И. Морфогенез вай папоротников в связи с их использованием в качестве пищевых растений // Научные труды МПГУ им. В.И. Ленина. Серия естеств. науки. Часть 1. – М.: Прометей, 1994а. – С. 149–154).

Shorina N.I. Ecological morphology and population biology of members of subclass Polypodiidae; Summary of Ph D Biol. Thesis [Avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk.] – Moscow, 1994b. – 34 p. [in Russian]. (**Шорина Н.И.** Экологическая морфология и популяционная биология представителей подкласса Polypodiidae: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – М., 1994b. – 34 с.).

Shorina N.I., Silantjeva L.A. Peculiarities of ontogenesis of several members of the genus *Asplenium* (Aspleniaceae) in connection with xerophilization // Problemy botaniki na rubezhe XX-XXI vekov: Tez. dokl., predstavlenykh II (X) s''ezdu Russkogo bot. o-va. – St. Peterburg, 1998. – Vol. 1. – P. 93 [in Russian]. (**Шорина Н.И., Силантьева Л.А.** Особенности онтогенеза некоторых представителей рода *Asplenium* (Aspleniaceae) в связи с их ксерофилизацией // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков: Тез. докл., представленных II (X) съезду Русского бот. о-ва. – СПб., 1998. – Т. 1. – С. 93).

Tryon R.M. A revision of the genus *Pteridium* // Rhodora, 1941. – No. 43. – P. 1–67.

Walter H. Die Vegetation der Erde in öko-physiologischen Betrachtung. Bd. II. – Jena: Veb. Gustav Fischer Verlag, 1968. – S. 83–92.

Yershova E.A. Influence of collection of young leaves of bracken on its growth // Izvestiya Sib. Otd. AN SSSR. Ser. biol., 1984. – No. 3. – P. 63–64. (**Ершова Э.А.** Влияние сбора молодых листьев орляка на его отрастание // Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол., 1984. – № 3. – С. 63–64).