



ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ АНАТОМИЯ ВАЙ ПАПОРТНИКОВ

НИНА М. ДЕРЖАВИНА

Аннотация. На основе исследования 30 видов равноспоровых папоротников и с учетом литературных данных выделены структурные типы анатомии вай: гидроморфный, гигроморфный, мезоморфный, субксероморфный и субсуккулентный (скрыто суккулентный). Наибольшую адаптивную ценность имели следующие характеристики вай: их площадь и толщина, тип мезофилла, сухой вес единицы площади – удельная поверхностная плотность, объем одной клетки, число клеток в единице площади вай.

Ключевые слова: структурные типы вай, пикнофиты, субксерофиты, скрытые суккуленты, пойкилогидричность

Кафедра ботаники, физиологии и биохимии растений, Орловский государственный университет, ул. Комсомольская, 95, Орел, 302015, Россия;: d-nt@mail.ru

Введение

Если судить по литературным данным, вайи папоротников, по сравнению с листьями цветковых растений, не отличаются многообразием типов мезофилла. У них обнаружен мезофилл только равномерно-губчатого (гомогенный) (широко представлен) и дорсивентрального или бифациального (реже встречающийся) типов. Первый тип, как известно, характерен для растений, обитающих в условиях достаточного увлажнения и слабого освещения. Второй встречается у растений умеренной зоны, субтропиков и тропиков, а также обеспеченных влагой растений аридной зоны.

В этой связи целью работы явилось выявление разнообразия структурных типов вай у равноспоровых папоротников, живущих в разных экологических условиях (эпифитов, эпилитов, гелофитов и гидрофитов).

Материалы и методы исследований

Исследованы 30 видов папоротников из 9 семейств. Выбор объектов связан преимущественно с видами сем. Polypodiaceae. Представители других семейств подобраны с таким расчетом, чтобы

отразить многообразие папоротников, живущих в разных экологических условиях. Срезы вай сделаны по общепринятой методике (БАРЬКИНА и др. 2004). Анатомические рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата. Поверхность вай изучена на сканирующем микроскопе JEOL JSM 35C. Применен лабораторный комплекс анализа морфологии и структуры фотосинтетического аппарата растений – Siams Mesoplant (г. Екатеринбург, Уральский госуниверситет, кафедра физиологии растений). Выделение структурных типов проведено на основе гистологического обзора вай, включающего следующие параметры: тип мезофилла, число его слоев; тип вайи в связи с распределением устьиц; тип устьичного аппарата и число устьиц на 1 мм² площади вайи; встречаемость волокон склеренхимы; особенности жилкования; тип черешка и др. Кроме этого учтены особенности фотосинтетического аппарата и привлечен анализ наиболее ярких функциональных особенностей вай этих папоротников.

Результаты исследований

В итоге исследования и с учетом литературных данных выделены: гидроморфный, гигроморфный,

мезоморфный, субсероморфный и субскукулентный структурные типы анатомии вай (DERZHAVINA 2008). Наибольшую адаптивную ценность имеют следующие характеристики вай: их площадь и толщина, тип мезофилла, сухой вес единицы площади или удельная поверхностная плотность (УППВ), объем одной клетки, число клеток в единице площади – это основные признаки (Табл. 1).

Основные структурные типы вай

I. Гидроморфный (Рис. 1, I_{1,2}). Редкий тип.

I_{1,2}. Представляют его теневые гидрофиты, отличающиеся: тонкими пластинками вай – от 107 до 170 мкм, площадью в среднем 122,7 см²; гомогенным мезофиллом из 2-4 слоев клеток с крупными межклетниками и воздушными каналами в черешках; амфи- и эпистоматичностью; однорядными двуклеточными или многоклеточными трихомами в нижней и верхней эпидерме. Устьичный аппарат – полоцитный. У *Ceratopteris thalictroides* (L.) Brongniart число устьиц на 1 мм² площади вайи от 52 до 64 (PAL & PAL 1962). Устьица сравнительно крупные и возвышаются над покровными клетками. УППВ имеет низкие значения – 100,6 мг/дм² (Табл. 2). Жилкование стерильных вай близко к сетчатому, включенные жилки отсутствуют. Фертильные вайи имеют 3-7 параллельных жилок с редкими ареолами. Эпидерма с хлоропластами. Их среднее число в одной клетке *Ceratopteris cornuta* (P. Beauv.) Lepr. – 57,5. Черешок многопучковый. Вайи гомойогидричные. Механические ткани не развиты.

II. Гигроморфный тип (Рис. 1, II₃, II₄).

Широко распространен.

В его рамках отдельно выделяю

II₃. **Нутенофиллацеае-тип.** По строению вайи гименофилловых уникальны, такой тип не встречается у других папоротников и не свойственен цветковым растениям. Их пластинки без устьиц и межклетников состоят из одного слоя паренхимных,

плотно расположенных клеток (в виде исключения, из двух слоев – *Hymenophyllum australe* Willd.; трех – *H. dilatatum* Sw., *H. scabrum* A.Rich., *Trichomanes elegans* Rich.; четырех – *Cardiomanes reniforme* (G. Forst.) C. Presl) (СУРОВА 1978). Этот тип проанализирован на примере теневого гигрофита *Crepidomanes latealatum* (Bosch) Copel. (Табл. 2), у которого сравнительно небольшие трижды-перисто-рассеченные вайи, тонкие, пойкилогидричные, с открытым дихотомическим жилкованием. В промежутках между жилками – один слой клеток. Толщина вайи и УППВ минимальны по сравнению со всеми другими типами строения. Все клетки с хлоропластами (среднее их число в одной клетке – 49,7), занимающими апострофное и эпистрофное положение. Хлоропласты при обезвоживании сохраняются и не изменяют цвет, т.е. эти папоротники являются гомойохлорофитами. Черешок однопучковый. Жилки состоят из трахеид прото- и метаксилемы, ситовидных клеток и клеток паренхимы. Механические ткани имеются только в ризомах и черешках (DERZHAVIN *et al.* 2004).

II₄. Типичный представитель – *Adiantum capillus-veneris* L. Пластинки вайи тонкие (BURROWS 2001): толщиной 135,5 мкм, площадью – до 51,1 см² (Табл. 1). Мезофилл гомогенный, 2-3-слойный, с крупными межклетниками. Вайи гипостоматические, устьица несколько углублены. Устьичный аппарат – аномо- и полоцитный. Число устьиц на 1 мм² площади вайи – до 80. Жилкование открытое, веерно-дихотомическое. Значения УППВ невелики – 106,6 мг/дм² (Табл. 1). Верхняя и нижняя эпидермы отличаются сравнительно крупными клетками с хлоропластами, среднее число которых – 78,7, в губчатой ткани – 61,6. Вайи гомойогидричные. Хотя G. WALTER (1968) называет *A. capillus-veneris* в числе пойкилогидричных папоротников, но у меня нет оснований для таких суждений. В тоже время, KESSLER & SIORAK (2007) полагают, что он занимает промежуточное положение между пойкилогидричными и мезоморфными видами. Интересно, что у *Asplenium*

Табл. 1. Средние арифметические значения основных показателей структуры фотосинтетического аппарата папоротников – эпилитов, гелофитов и гидрофитов с разными структурными типами вайй.

Table 1. Arithmetic mean values of main indices of structure of photosynthetic apparatus of ferns – epilithophytes, helophytes, and hydrophytes with different structural types of fronds.

№	Виды	Экологические группы*, структурные типы вайй**	Площадь вайи, см ²	Толщина вайи, мкм	Показатели				
					Удельная поверхностная плотность вайи, мг/дм ² (УППВ)	Объем 1 клетки, тыс./мкм ³		Число клеток в единице площади, тыс./см ²	
1	<i>Phyllitis scolopendrium</i>	М, III тип	83,7	357,1	346,6	э***	г	59,6	
						<u>49,1</u>	<u>78,5</u>		
2	<i>Cyrtomium falcatum</i>	КМ, III-IV тип	199,4	<u>455,0</u>	<u>714,2</u>	-	-	-	
3	<i>Ceterach officinarum</i>	СК п, IV тип	16,6	<u>445,4</u>	<u>1040,0</u>	п	г	п	г
						39,3	57,9	<u>115,8</u>	<u>170,2</u>
4	<i>Aleuritopteris argentea</i>	СК п, IV тип	<u>3,8</u>	243,8	787,4	-	-	-	
5	<i>Woodsia glabella</i>	ГМ, II-III типы	<u>3,8</u>	147,8	150,7	-	-	-	
6	<i>Adiantum capillus-veneris</i>	Г, II тип	51,1	<u>135,5</u>	<u>106,6</u>	э	г	э	г
						52,1	15,8	<u>28,4</u>	<u>15,2</u>
7	<i>Asplenium septentrionale</i>	СК, IV тип	<u>0,7</u>	268,4	533,0	<u>17,8</u>		<u>186,3</u>	
8	<i>Asplenium trichomanes</i>	М, III тип	10,2	206,8	320,0	31,6		54,4	
9	<i>Asplenium adiantum-nigrum</i>	М, III тип	33,8	288,0	437,5	22,7		112,9	
10	<i>Asplenium ruta-muraria</i>	МК, III-IV типы	5,1	190,0	314,9	-		-	
11	<i>Microsorium pteropus</i>	ГГ, I-II типы	89,0	<u>151,2</u>	226,6	э	г	97,7	
						26,2	23,7		
12	<i>Bolbitis subcordata</i>	ГМ, II-III типы	<u>215,8</u>	375,5	400,0	-		-	
13-	<i>Ceratopteris cornuta</i> ,	ГД, I тип	122,7	<u>151,6</u>	<u>100,6</u>	-		-	
14	<i>Ceratopteris thalictroides</i>								

Примечание: - – отсутствие достоверных данных. *: М – мезофит; КМ – ксеромезофит; СК – субксерофит (п) пойкилогидричный; СС – субсуккулент; ГМ – гигромезофит; ГГ – гигрогелофит; Г – гигрофит (п) пойкилогидричный; ГД – гидрофит. **: I, II, III, IV, V – структурные типы вайй. *** – ткани: г – губчатая; п – палисадная; э – эпидерма. С 11 по 14 пункты – папоротники гелофиты и гидрофиты. Подчеркнуты максимальные и минимальные значения показателей у исследованных видов.

Note: - - absence of reliable data. *: М – mesophyte; КМ – xeromesophyte; СК – subxerophyte (п) poikilohydric; СС – subsucculent; ГМ – hygromesophyte; ГГ – hygrophelophyte; Г – hygrophyte (п) poikilohydric; ГД – hydrophyte. **: I, II, III, IV, V – frond structural types. *** – tissues: г – spongy; п – palisade; э – epidermis. Points from 11 to 14 – helophyte and hydrophyte ferns. Maximum and minimum values of indices in studied species are underlined.

trichomanes L., имеющего мезоморфные вайи, в случае обитания в пещерах редуцируется мезофилл, грушевидные клетки эпидермы, содержащие хлоропласты, приобретают способность фокусировать свет (SINGH 1963), т. е. по строению мезофилла он максимально приближается к гигроморфному типу.

III. Мезоморфный тип (Рис. 1, III₅₋₈). Наиболее широко представлен среди папоротников. Имеет большой диапазон фенотипической изменчивости.

Толщина пластинок более 200 мкм (до 400 у *Asplenium nidus* L.). УППВ и число клеток в единице площади вайи имеют средние значения (Табл. 2) по сравнению со вторым и четвертым типами. Мезофилл – от гомогенного (*Microgramma vacciniifolia* (Langsd. et Fisch.) Copel.) крупноклеточного (*A. nidus*) до дорсивентрального с более мелкими клетками (*Polypodium australe* Fée, *Asplenium adiantum-nigrum* L.). Число слоев слабо выраженной палисадной ткани – от 2 до 3 (*P. australe*, *A. adiantum-nigrum*), губчатой паренхимы – 3-7 (10-12 у *Phyllitis scolopendrium* (L.) Newman). У *Platyserium grande* J. Sm., *P. coronarium* (Mull.) Desv., *P. andinum* Baker (STRASZEWSKI 1915) дорсивентральность обеспечивают два ряда гиподермы и губчатая паренхима. Эпидерма обычно крупноклеточная (*Polypodium vulgare* L., *P. fauriei* (Copel.) Makino et Nemoto, *P. australe*). У *Asplenium trichomanes* крупные клетки верхней эпидермы своеобразны, похожи на дланевидные. У сциофитов (*Phyllitis scolopendrium*) эпидерма с хлоропластами, четко выявляемыми под световым микроскопом. У *Asplenium nidus* верхняя эпидерма мелкоклеточная с кристаллами оксалата Са (OGURA 1972). Эти кристаллы есть и на эпидерме *Polypodium vulgare* и, по-видимому, судя по микроморфологии поверхности вайи, характерны для многих видов папоротников. Жилки заканчиваются в верхней эпидерме у всех видов, кроме видов рода *Asplenium*, гидатодами. В нижней эпидерме встречаются двухклеточные трихомы (*Polypodium vulgare*,

Phyllitis scolopendrium) или вся нижняя поверхность вайи одета густыми защитными трихомами (виды рода *Platyserium*). Вайи гипостоматические. Устьица расположены вровень с покровными клетками или чуть выше них. Устьичные аппараты ставро-, поло-, кополо-, аномоцитные (*Polypodium* sp., *Phyllitis scolopendrium*) или аномо- и диацитные (*Asplenium nidus*). Среднее число устьиц на 1мм₂ – 60. Продольные оси устьиц могут быть в разной степени ориентированы относительно продольной оси перышка и пластинки вайи. У *Asplenium nidus* и *Phyllitis scolopendrium* устьица более крупные по сравнению с другими видами. Жилкование от открытого дихотомического (виды рода *Polypodium*, *Phyllitis scolopendrium*, *Asplenium trichomanes*, *A. adiantum-nigrum*) до близкого к сетчатому (*Platyserium* sp., см далее). У *Asplenium nidus* дихотомирующие жилки второго порядка соединены по краю вайи общей волнистой жилкой. Субэпидермально над жилками сверху и снизу расположены тяжи склеренхимы с одревесневшими оболочками клеток (у *Asplenium trichomanes* – с неодревесневшими). Особенность *Asplenium nidus* – армированность жилок. У всех видов жилки типичного для родов строения. Межклетники у теневыносливых видов и подустьичные полости небольшие, кроме сциофита *Phyllitis scolopendrium*. Среднее число хлоропластов в клетках от 35 до 60 и более.

IV. Субксероморфный тип (Рис. 1, IV_{9,12}). Довольно редкий тип.

Пластинки вайи толстые по сравнению с выше названными типами: от 350-370 мкм (*Pyrrosia mannii* (Giesenh.) Ching по NAYAR 1961), до 400 мкм (*Ceterach officinarum* DC.) и более 500 мкм (*Lepisorus thunbergianus* (Kaulf.) Ching, *Pyrrosia petiolosa* (H. Christ) Ching). УППВ (Табл. 1-2) и число клеток палисадной ткани максимально среди всех выделенных типов (*Ceterach officinarum*, *Lepisorus ussuriensis* (Regel & Maack) Ching, *L. thunbergianus*, *Pyrrosia petiolosa*) и приближаются к таким же показателям у цветковых ксерофитов.

Табл. 2. Средние арифметические значения основных показателей структуры фотосинтетического аппарата папоротников – эпифитов с разными структурными типами вайй.

Table 2. Arithmetic mean values of main indices of structure of photosynthetic apparatus of ferns – epiphytes with different structural types of fronds.

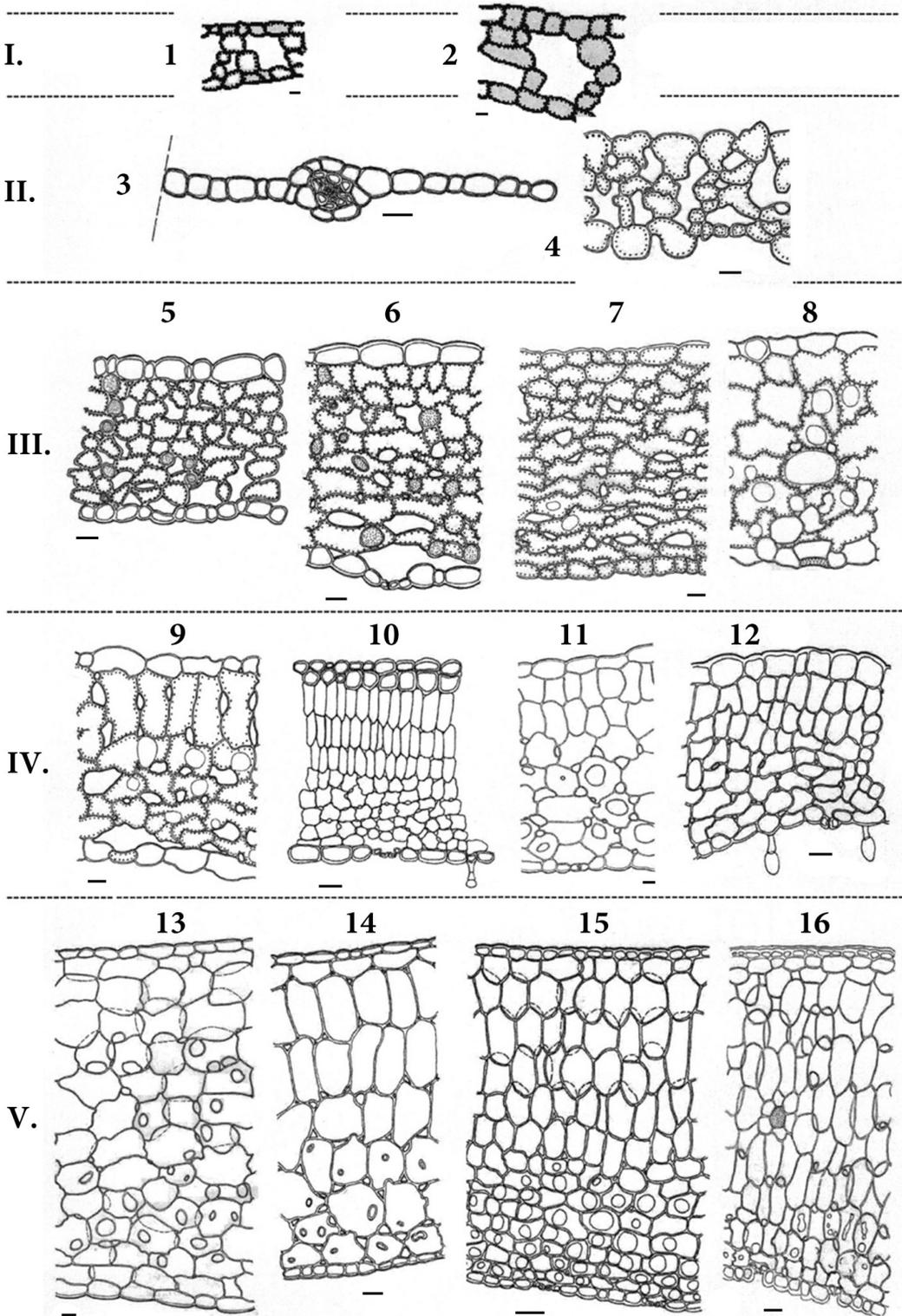
№	Виды	Экологическая группа, структурный тип вайй	Площадь вайй, см ²	Показатели					
				Толщина вайй, мкм	Удельная поверхностная плотность вайй, мг/дм ² (УППВ)	Объем I клетки, тыс./мкм ³		Число клеток на единицу площади, тыс./см ²	
1	<i>Crepidomanes latealatum</i>	Г, II тип	11,5	<u>69,3</u>	<u>74,1</u>	<u>24,2</u>		<u>16,9</u>	
2	<i>Polypodium vulgare</i>	М, III тип	64,4	261,0	412,8	34,8		65,8	
3	<i>P. australe</i>	М, III тип	145,6	300,1	480,0	44,7		82,2	
4	<i>P. sibiricum</i>	М, III тип	52,3	210,7	416,6	-		-	
5	<i>P. fauriei</i>	М, III тип	45,2	243,6	453,0	-		-	
6	<i>Microgramma vacciniifolia</i>	М, III тип	<u>2,6</u>	193,5	300,0	-		-	
7	<i>Microgramma piloselloides</i>	М, III тип	3,7	301,0	430,0	-		-	
8	<i>Asplenium nidus</i>	М, III тип	248,0	391,1	654,8	-		-	
9	<i>Lepisorus thunbergianus</i>	СК, IV тип	4,9	520,2	773,3	п	г	п	г
						45,0	99,3	44,1	61,4
10	<i>Lepisorus ussuriensis</i>	СК, IV тип	11,1	317,9	1093,3	п	г	п	г
						11,1	23,6	<u>87,3</u>	<u>221,2</u>
11	<i>Pyrrosia petiolosa</i>	СК п, IV тип	8,25	556,6	<u>1200,0</u>	п	г	п	г
						40,6	39,0	74,5	118,4
12	<i>Pyrrosia longifolia</i>	СС, V тип	19,7	<u>1650,0</u>	<u>1200,0</u>	-		-	
13	<i>Lemmaphyllum microphyllum</i>	СС, V тип	<u>1,1</u>	587,9	426,6	<u>386,4</u>		47,4	
14	<i>Microsorium punctatum</i>	СС, V тип	81,0	795,9	613,3	266,0		41,7	
15	<i>Platyserium willinckii</i>	СС, V тип	<u>584,0</u>	<u>1062,0</u>	886,8	-		-	

Примечание: Обозначения как в Табл. 1.

Note: Explanations see in Table 1.

Мезофилл дорсивентральный, столбчатая паренхима двурядная, 2-3-рядная (у *Pyrrosia mannii* по НАУАР 1961); губчатая – 4-5-рядная, из округлых или овальных клеток с большим числом отростков. Имеется гиподерма из 1-2 слоев живых волокон (виды рода *Pyrrosia*).

Эпидерма крупноклеточная, нижняя обычно с более крупными клетками. В ней встречаются редкие двухклеточные трихомы (*Lepisorus ussuriensis*), верхняя сторона вайй видов рода *Pyrrosia* и *Platyserium* одета редкими, а нижняя – густыми



(слой толщиной до 1 мм) звездчатыми трихомами; у *Aleuritopteris argentea* (S.G. Gmel.) Fée – секреторными трихомами, у *Ceterach officinarum* – клатратными чешуями. Ваи только гипостоматические. Устьица расположены вровень спокровными клетками или погружены (*Pyrrosia petiolosa*), или располагаются в углублениях между жилами (*Asplenium septentrionale*). Устьичный аппарат перичитный (*P. petiolosa*), аномоцитный (виды родов *Asplenium* и *Ceterach*), от полоцитного до аномоцитного (*Aleuritopteris argentea*). Устьица ориентированные, их среднее число – около 100 на 1 мм². У видов рода *Lepisorus* и *Asplenium* по краю ваи субэпидермально расположены неодревесневшие волокна склеренхимы, ориентированные параллельно жилкам и, вероятно, обеспечивающие скручивание ваий.

В пределах этого типа встречаются пойкилогидричные папоротники, способные переносить не меньший водный дефицит, чем атмосферные Bromeliaceae. Это *Pleopeltis angusta* Humb. et Bonpl. ex Willd., *Polypodium hirsutissimum* Raddi, *P. squalidum* Vell. (MÜLLER et al. 1981), *Polypodium polypodioides* (L.) Watt (STUART 1968). Они могут быстро поглощать воду во время коротких ливней за счет абсорбирующих чешуй, функциональных аналогов чешуй Bromeliaceae. Жилкование как открытое (виды родов *Asplenium* и *Aleuritopteris*), переходное к закрытому (*Ceterach officinarum*), так и закрытое, с густыми ареолами; включенные рекуррентные жилки 3-4-го порядка заканчиваются гидатодами (виды родов *Pyrrosia*, *Lepisorus*). Под центральной жилкой у видов рода *Pyrrosia* и над и под ней у видов рода *Lepisorus* находятся

тяжи склеренхимы с одревесневшими оболочками. Клетки эндодермы у многих видов с флобафенами. Межклетники маленькие, выражены в основном в губчатом мезофилле. Подустьичные полости имеются.

V. Субсуккулентный тип (Рис. 1, V₁₃₋₁₆). Довольно редкий тип, встречающийся в основном в родах *Antrophyum* (Vittariaceae) (ГЛАДКОВА 1978), *Pyrrosia*, *Platyserium*, *Lemmaphyllum*, *Microsorium* (Polypodiaceae).

Пластинки ваий плоские и самые толстые среди выделенных типов: от 587 мкм (*Lemmaphyllum microphyllum* C. Presl) до 1500 (*Pyrrosia nummulariifolia* (Sw.) Ching – по NAYAR & CHANDRA 1965) и 1650 (2000) мкм (*Pyrrosia longifolia* (Burm. f.) C.V. Morton). УППВ выше, чем у мезофитов, но ниже, чем у субсерофитов и колеблется от 426 (*L. microphyllum*) до 886 мг/дм² (*Platyserium willinckii* T. Moore) (DERZHAVINA 2012). Исключение составляет, пожалуй, только *P. longifolia* (1200 мг/дм²) (Табл. 2). Число клеток в единице площади ваий в несколько раз меньше, чем у сравниваемых групп (Табл. 2). Межклетники и подустьичные полости небольшие. Отношение поверхности клеток к объему (F/V) минимально и коррелирует с размерами клеток – самых крупных из всех выделенных типов (*Lemmaphyllum microphyllum*, *Microsorium punctatum* (L.) Copel.). Мезофилл от гомогенного (*M. punctatum*; *Pyrrosia* – группа *Pyrrosia piloselloides* (L.) M.G. Price – по NOVENSAMP 1986) до дорсивентрального (*Lemmaphyllum microphyllum*, *Platyserium willinckii*, *Pyrrosia longifolia*) из 6-13 слоев клеток.

◀ **Рис. 1.** Структурные типы анатомии ваий: I – гидроморфный; II – гигроморфный; III – мезоморфный; IV – субсероморфный; V – субсуккулентный. 1 – *Ceratopteris cornuta*; 2 – *Ceratopteris thalictroides*; 3 – *Crepidomanes latealatum*; 4 – *Adiantum capillus-veneris*; 5 – *Polypodium vulgare*; 6 – *Polypodium australe*; 7 – *Phyllitis scolopendrium*; 8 – *Microgramma piloselloides*; 9 – *Ceterach officinarum*; 10 – *Pyrrosia petiolosa*; 11 – *Lepisorus thunbergianus*; 12 – *Aleuritopteris argentea*; 13 – *Microsorium punctatum*; 14 – *Lemmaphyllum microphyllum*; 15 – *Platyserium willinckii*; 16 – *Pyrrosia longifolia*. Масштаб: 0,01 мм.

◀ **Fig. 1.** Structural types of frond anatomy: I – hydromorphic; II – hygromorphic; III – mesomorphic; IV – subseromorphic; V – subsucculent. 1 – *Ceratopteris cornuta*; 2 – *Ceratopteris thalictroides*; 3 – *Crepidomanes latealatum*; 4 – *Adiantum capillus-veneris*; 5 – *Polypodium vulgare*; 6 – *Polypodium australe*; 7 – *Phyllitis scolopendrium*; 8 – *Microgramma piloselloides*; 9 – *Ceterach officinarum*; 10 – *Pyrrosia petiolosa*; 11 – *Lepisorus thunbergianus*; 12 – *Aleuritopteris argentea*; 13 – *Microsorium punctatum*; 14 – *Lemmaphyllum microphyllum*; 15 – *Platyserium willinckii*; 16 – *Pyrrosia longifolia*. Scale: 0.01 mm.

Заключение

Если попытаться обобщить наиболее значимые для экологической диагностики структурных типов вайй анатомические признаки, то **для субсерофитов** это будут, прежде всего, явная дорсивентральность мезофилла – его дифференцировка на палисадную (четко идентифицируемую) и губчатую ткани, иногда, еще и гиподерму, а затем – высокие значения сухого веса единицы площади вайи (УППВ) – пикноз; **для субсуккулентов** – крупноклеточность дорсивентрального или гомогенного мезофилла при относительно большой толщине пластинок (отличие папоротников от суккулентных цветковых, у которых на первый план выходят высокая плотность сложения мезофилла и его дифференцировка на несколько специализированных тканей); **для гигрофитов** – низкие значения УППВ при минимальной толщине пластинок с гомогенным мезофиллом; **для гидрофитов** – кроме перечисленных для гигрофитов признаков – развитая система крупных межклетников и воздушных каналов.

Цитируемые источники

- БАРЫКИНА Р.П., ВЕСЕЛОВА Т.Д., ДЕВЯТОВ А.Г., ДЖАЛИЛОВА Х.Х., ИЛЬИНА Г.М., ЧУБАТОВА Н.В. 2004. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. Изд-во МГУ, Москва.
- ГЛАДКОВА В.Н. 1978. Семейство Vittarioideae В кн.: ТАХТАДЖЯН А.А. (ред.). Жизнь растений. Т. 4: 194–195. Просвещение, Москва.

- СУРОВА Т.Д. 1978. Семейство Нуменоphyllaceae. В кн.: ТАХТАДЖЯН А.А. (ред.). Жизнь растений. Т. 4: 218–222. Просвещение, Москва.
- BURROWS G.E. 2001. Comparative anatomy of the photosynthetic organs of 39 xeromorphic species from subhumid new South Wales, Australia. *Int. J. Plant Sci.* **162** (2): 411–430.
- DERZHAVINA N. 2008. Types of mesophyll in fern fronds and variants of their structural variability. In: VERMA S.C., KHULLAR S.P., CHEENIA H.K. (eds). Perspectives in Pteridophytes: 227–241. Bishen Singh Mahendra Pal Singh, Dehradun, India.
- DERZHAVINA N.M. 2012. Adaptation of ferns to epiphytic mode of life: a case of *Platyserium willinckii* and *Asplenium nidus*. *Indian Fern J.* **29**: 164–182.
- DERZHAVINA N.M., SHORINA N.I., KONDO K. 2004. A comparison of structural adaptation in three petrophyte ferns. *J. Phytogeogr. Taxon., Japan* **52**: 143–158.
- HOVENKAMP P. 1986. A monograph of the genus *Pyrrosia* (Polypodiaceae): 55–56. Brill Leiden Univ. Press, Leiden.
- KESSLER M., SIOURAK Y. 2007. Desiccation and rehydration experiments on leaves of 43 Pteridophyte species. *Amer. Fern J.* **97** (4): 175–185.
- MÜLLER L., STARNECKER G., WINKLER S. 1981. Zur Oekologie epiphytischer Farne in Südbrasilien I. Saugschuppen. *Flora* **171**: 55–63.
- NAYAR B.K. 1961. Ferns of India. Studies in Polypodiaceae. VII. *Pyrrosia* Mirbel. *J. Indian Bot. Soc.* **40**: 144–186.
- NAYAR B.K., CHANDRA S. 1965. *Pyrrosia* Mirbel. Ferns of India – XV. *Bull. Nat. Bot. Gard.* **117**: 1–98.
- OGURA Y. 1972. Comparative anatomy of vegetative organs of the Pteridophytes. Borntraeger, Berlin – Stuttgart.
- PAL N., PAL S. 1962. Studies on morphology and affinity of the Parkeriaceae. I. Morphological observations of *Ceratopteris thalictroides*. *Bot. Gaz.* **124**: 132–143.
- SINGH T.C.N. 1963. An anatomical and ecological study of some ferns from Mussoorie (North-Wester Himalayas). *J. Indian Bot. Soc.* **42** (4): 475–543.
- STRASZEWSKI H.R. 1915. Die Farnattung *Platyserium*. *Flora* **108**: 271–310.
- STUART T.S. 1968. Revival of respiration and photosynthesis in dried leaves of *Polypodium polypodioides*. *Planta (Berl.)* **83**: 185–206.
- WALTER H. 1968. The global vegetation. Vol. 1 & 2. Progress, Moscow.

ECOLOGICAL ANATOMY OF FERNS FRONDS

NINA M. DERZHAVINA

Abstract. Structural types of frond anatomy are distinguished on the basis of investigation of 30 species of homosporous ferns and with regard for literature: hydromorphic, hygromorphic, mesomorphic, subxeromorphic, and subsucculent (cryptic succulent). Following frond traits are of highest adaptive value: their area and thickness, type of mesophyll, dry weight of an area unit – specific superficial density, cellular volume, and number of cells per unit of frond area.

Key words: frond structural types, pycnophytes, subxerophytes, cryptic succulents, poikilohydricity