

УДК 582.35

КОНВЕРГЕНЦИЯ И ПАРАЛЛЕЛИЗМ В ЭВОЛЮЦИИ СТРУКТУР И ФУНКЦИЙ ПАПОРОТНИКОВ И ЦВЕТКОВЫХ

Н.М. Державина

Орловский государственный университет, Орел

Проведен анализ конвергентного сходства морфологических, анатомических структур и функциональных особенностей папоротников, плауновидных и цветковых. Приведены примеры параллелизма в эволюции.

У папоротников в ходе адаптациогенеза развилось вторичное, т.е. не унаследованное от общих предков, сходство структур и функций с неродственными и родственными видами в связи с их приспособлением к сходному образу жизни. Традиционно это сходство связывают с явлениями **конвергенции и параллелизма**.

Конвергенции, а также структурные и функциональные аналогии проявляются как на эпиморфологическом, так и на анатомическом уровнях:

А. Морфологические структуры – внешнее сходство:

1) длинных ризомов папоротников, одетых чешуями-энациями, с осями *Lycopodiophyta*, покрытыми микрофиллами;

2) дерновинных биоморф папоротников (виды *Woodsia*, *Asplenium*, *Aleuritopteris*) и цветковых (термин «дерновина» применительно к папоротникам весьма условен и предложен А.П. Хохряковым [8] по принципу внешнего сходства плотного расположения вайй папоротников с плотным расположением побегов цветковых);

3) вместилищ для муравьев (в случае мирмекофилии) у эпифитных папоротников из родов *Solenopteris* и *Lecanopteris* [11] и эпифитных цветковых *Myrmecodia*, *Hydnophytum*, *Myrmedoma*, *Myrmephytum* и *Squamellaria* (Rubiaceae), *Dischidia* (Asclepiadaceae), *Tillandsia* (Bromeliaceae) [10];

4) вместилищ для накопления гумуса у гнездовых и нишевых папоротников из родов *Asplenium*, *Drynaria*, *Platycerium* и др. и цветковых из семейств Agaceae, Orchidaceae, Asclepiadaceae и др.;

5) луковиц цветковых и чешуйчатых корневищ папоротников, т.е. коротких ризомов, оси которых покрыты многолетними, выполняющими запасную функцию, основаниями вайй (филлоподиями) [9];

6) абсорбирующих чешуй на вайях некоторых папоротников из сем. Polypodiaceae (*Polypodium hirsutissimum*, *P. squalidum*, *P. polypodioides*, *Pleopeltis angusta*) [14] и на листьях цветковых Bromeliaceae;

7) выводковых почек (гемм) мхов и гаметофитов папоротников из сем. Hypnophyllaceae, Vittariaceae [5].

Как видно из приведенных примеров, внешнее сходство возникает нередко на базе разных морфологических структур (2-й, 3-й, 5-й).

Б. Анатомические структуры – внешнее сходство:

1) спиральных утолщений клеток коры корней эпифитных Polypodiaceae [16] и веламена Orchidaceae;

2) многослойной водозапасающей (специализированной и неспециализированной) паренхимы в вайях [1], ризомах, клубнях папоротников и аналогичной ткани у цветковых;

3) дланевидных клеток эпидермы и мезофилла у папоротников-сциофитов и у цветковых-сциофитов; грушевидных клеток эпидермы у папоротников и у мхов-сциофитов [4; 17];

4) защитных экранирующих структур в эпидерме папоротников (кристаллов солей Са, как у Aizoaceae) [14] и разнообразных трихомов и железок (трихомы на нижней стороне в родах *Ceterach*, *Pyrrosia*, *Platyserium*; железки у видов из родов *Aleuritopteris*, *Cheilanthes* и др.) подобных таковым у цветковых.

В. Функциональные особенности, сходство:

1) непрямого паразитизма за счет грибного симбионта некоторых эпифитных Polypodiaceae (*Pyrrosia piloselloides* и *P. nummulariifolia*) и Orchidaceae [15]; опасность эпифитной инвазии заключается не только в покрытии стволов и ветвей форофитов корнями, ризомами и ризоидами эпифитов, но и в инфекции микоризными грибами, которые становятся паразитами нового хозяина. По наблюдениям J. Ruinen, заражение форофитов грибами-симбионтами (эпифитная инвазия) осуществляется в ризосфере и чем большая поверхность ствола и ветвей покрыта корнями, тем выше возможность инфицирования грибами – симбионтами. Инфицирование обычно ведет к умеренному и все более серьезному трахеомикозу (поражению трахей гифами грибов), сопровождаемому тилозисом и блокированием сосудов камедями.

2) САМ-типа фотосинтеза некоторых эпифитных Polypodiaceae и Orchidaceae и др.; САМ характеризуется, как известно, временным разделением процессов акцепции и ассимиляции CO₂ и периодическим депонированием дикарбоновых кислот в клетках мезофилла. Этот тип метаболизма коррелирует с развитием крупных вакуолизованных клеток хлоренхимы. Акцепция CO₂ происходит в ночные часы при открытых устьицах, фотоассимиляция – днем при закрытых устьицах. Таким образом уменьшаются потери воды за счет устьичной транспирации.

3) микотрофии (мутуалистического взаимного паразитизма) папоротников из сем. Polypodiaceae, Huperiidae и др. и цветковых из семейств Ericaceae, Orchidaceae и др., а также плаунов. Известно, что все уховниковые – облигатные микотрофы [6], хотя по-разному зависят от микоризы. Гаметофиты гименофилловых в природных условиях являются факультативными микотрофами (Сурова, 1978), гаметофиты плаунов – облигатными микотрофами [7].

4) пойкилогидричности папоротников из сем. Polypodiaceae (*Pyrrosia*, *Platyserium* и др.), Hymenophyllaceae, Cheilantheae, Aspleniaceae (*Ceterach officinarum*), Schizaeaceae (*Anemia rotundifolia*, *A. tomentosa*) и др. и цветковых из родов *Ramondia*, *Haberlea* (Gesneriaceae), *Myrothamnus* (Myrothamnaceae), *Chamaeigios* (Scrophulariaceae) и др., плауновидных (*Selaginella trisulcata*), мхов и др. организмов [18;12].

Отбор может быть направлен не только на совершенствование главной адаптивной роли структуры, что происходит в большинстве случаев, но и на замену ее новой ролью. В связи с этим у папоротников, вероятно, можно говорить еще об одном пути приобретения вторичного сходства у папоротников – **параконвергенции**, как сходстве гомологичных и негомологичных органов и структур при их различной адаптивной роли [3].

Так, например, развитие гидатод у папоротников, правда, более примитивного строения, чем у большинства цветковых, предназначенных для выведения избытка воды из вайй, можно рассматривать как пример конвергенции, а появление у гидатод

эпифитных папоротников новой адаптивной роли – поглощения воды – как пример параконвергенции. Смена запасающей функции ризомов на функцию поглощения питательных веществ и воды при переходе папоротников к мирмекофилии делает эти структуры параконвергентными запасающим структурам цветковых – ризомам, клубням, луковицам и др.

Примеров **параллелизма** множество: например, развитие сходных биоморф у папоротников в пределах сем. Polypodiaceae, Aspleniaceae, Woodsiaceae, занимающих сходные экологические ниши; наличие одинаковых структурных типов вайий у родов и видов одного семейства, обитателей сходных биотопов; САМ-тип фотосинтеза у видов одного рода *Pyrrosia* и др.

Расширение экологической экспансии данной группы организмов шло, вероятно, за счет **эпектоморфозов** – развития таких адаптаций широкого профиля, которые оказывали существенное влияние на расселение (увеличение ареалов) и расширение экологической амплитуды папоротников. Причем их структурно-функциональный уровень не изменялся, т.е. эпектоморфозы не вели ни к морфофизиологическому прогрессу, ни к регрессу, но позволили папоротникам расширить старые или занять новые экологические ниши [2].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *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.
2. *Иорданский Н.Н.* Эволюция комплексных адаптаций. М., 1990.
3. *Иорданский Н.Н.* Макроэволюция системная теория. М., 1994.
4. *Раздорский В.Ф.* Анатомия растений. М., 1949.
5. *Сурова Т.Д.* Нупенophyllaceae // Жизнь растений: В 6 т. / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. М., 1978. Т. 4. С. 218 – 222.
6. *Филин В.Р.* Орфоглоссациеae // Жизнь растений: В 6 т. / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. М., 1978. Т. 4. С. 171 – 175.
7. *Филин В.Р.* Лусородиациеae // Жизнь растений: В 6 т. / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. М., 1978. Т. 4. С. 104 – 112.
8. *Хохряков А.П.* Жизненные формы папоротникообразных, их происхождение и эволюция // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1979. № 2. С. 251 – 264.
9. *Шорина Н.И.* Морфология почек и корневищ папоротников // Растения в природе и культуре. Владивосток, 2000. Т. 2 С. 124 – 138.
10. *Huxley C.* Symbiosis between ants and epiphytes // Biol. Rev. 1980. V. 55. P. 321 – 340.
11. *Johns R.J.* Lecanopteris lomarioides (Polypodiaceae) // Bot. mag. 1995. V.12. P. 89 – 95.
12. *Kessler M, Siorak Y.* Desiccation and rehydration Experiments on Leaves of 43 Pteridophyte Species // Amer. Fern J. 2007. V. 97, № 4. P. 175 – 185.
13. *Müller L., Starnecker G., Winkler S.* Zur Oekologie epiphytischer Farne in Südbrasilien I. Saugschüppen // Flora. 1981. V. 171. P. 55 – 63.
14. *Ogura Y.* Comparative anatomy of vegetative organs of the Pteridophytes. Berlin; Stuttgart, 1972.
15. *Ruinen J.* Epiphytosis. A second view on epiphytism // Ann. Bogoriensis. 1953. V. 1, № 2. P. 101 – 157.
16. *Schneider H.* The Root Anatomie of Ferns: a comparative Study // Pteridology in Perspective. Kew, 1996. P. 271 – 283.

17. *Singh T.C.N.* An anatomical and ecological study of some ferns from Mussoorie (North – Western Himalayas) // *J. Indian Bot. Soc.* 1963. V. 42, № 4. P. 475 – 543.

18. *Stuart Tim S.* Revival of Respiration and Photosynthesis in Dried Leaves of *Polypodium polypodioides* // *Planta (Berl.)*. 1968. V. 83. P. 185 – 206.

**CONVERGENCE AND PARALLELISM IN EVOLUTION OF STRUCTURES
AND FUNCTIONS OF FERNS AND FLOWERING PLANTS**

N.M.Derzhavina

Orel State University; Orel

Convergence similarity of morphological, anatomical structures and functional patterns ferns, lycophytes and flowering plants are analyzed. Some examples of parallelism in evolution are illustrated.