

УДК 582.772.1.

О ГОМОЛОГИЯХ ПОЧЕК POLYPODIOPHYTA и ANGIOSPERMAE

Н.И. Шорина

Московский педагогический государственный университет, Москва

Исследованы почки у 25 видов папоротников, произрастающих в разных регионах РФ. Выделены два типа: осевые и листовые, и несколько их вариантов, продемонстрирована их связь с жизненными формами папоротников. Специфические для папоротников особенности почек сопоставлены с морфологией почек покрытосеменных.

Современная экологическая морфология растений все больше сосредотачивается на углубленном изучении жизненных форм (биоморф). Основателем этого направления ботаники, которое с 80-х гг. XX в. называется биоморфологией, был И.Г. Серебряков. Под жизненной формой он понимал «своеобразие групп растений, выраженное в специфике их ежегодного нарастания и возобновления, в их внутренней и внешней структуре и в конечном итоге во внешнем облике, или габитусе, исторически возникшем в определенных почвенно-климатических и ценологических условиях и отражающем приспособленность растений к этим условиям.» [10, с. 57 – 58]. Жизненная форма – узловое понятие для множества ботанических дисциплин (морфологии, анатомии, систематики, физиологии растений, фитоценологии, ботанической географии и т.д.). Соответственно жизненные формы исследуют в разных аспектах, один из важнейших – эволюционный, когда исследователи сопоставляют жизненные формы у представителей разных таксонов, относящихся к разным филумам генеалогического древа растений, находящихся на разных уровнях структурной организации. Пока наиболее полно исследована биоморфология Angiospermae и отчасти Gymnospermae (преимущественно Pinopsida), другие крупные таксоны высших растений (Bryophyta, Lycophyta, Sphenophyta и Polypodiophyta), а также Algae изучены крайне слабо, хотя на рубеже XX – XXI вв. интерес к их биоморфологии явно возрос. Определенные успехи достигнуты в исследованиях биоморфологии Polypodiophyta, о чем свидетельствует «Труды Первой российской птеридологической конференции» [5].

Polypodiophyta интересны своеобразной морфологией вегетативных органов и двойственностью популяционной жизни, связанной с антитетическим чередованием двух гетероморфных поколений, находящихся на разных уровнях морфологической организации. Своеобразие морфологии Polypodiophyta по сравнению с таковой у Angiospermae проявляется в структуре проводящей системы, которая в осевых органах представлена диктиостелой, состоящей из концентрических пучков – меристел; в длительном верхушечном нарастании фотосинтезирующих органов, т.е. листьев, получивших особое название вайи и образно называемых также плоскостелками [9], что подчеркивает их синтеломное происхождение; в отсутствии пазушных почек и аксиллярного комплекса [9]; и, наконец, в униполярности [2]. Все изложенное доказывает, что по уровню морфологической организации надземные вегетативные органы Polypodiophyta намного примитивнее побегов Angiospermae. Подчеркивая эту особенность, А.П. Хохряков [6] назвал Polypodiophyta предпобегами высших растений. Однако это не означает, что в процессе филогенеза предпобеги папоротников предшествовали побегам семенных, как пишут Г.М. Борисовская и Н.А. Романова [2]. Вегетативные органы представителей этих двух филумов растительного царства эволюционировали независимо, а иногда – параллельно друг другу.

Модульные организмы с открытым незавершенным ростом, к которым принадлежат растения, независимо от уровня их морфологической организации (теломного, слоевцового или корнепобегового) обладают множеством меристематических морфогенетических центров, за счет которых происходит процесс возобновления, смены органов (или частей тела), роста и размножения. Эти центры обычно называют почками, хотя относительно мхов говорят также о выводковых телах и веточках [1, с. 81 – 82].

К определению понятия «почка» обычно подходят чисто морфологически и считают почками «зачаточные не развернувшиеся побеги, состоящие из зачаточной оси, заканчивающейся в вегетативных почках апикальными меристемами, зачаточных листьев и пазушных почек» [12, с. 191 – 92]. Это определение вполне соответствует строению почек *Angiospermae*, которые с эволюционной точки зрения представляют собой крупный ароморфоз, обеспечивший покрытосеменным господство в современном растительном покрове суши. Однако для других групп высших растений, и в частности для *Polypodiophyta* с их предпобеговой организацией и тем более для слоевцовых, вышеприведенное определение почки явно неприемлемо. Это вовсе не означает отсутствия в данных таксонах функциональных гомологов почек. Очевидно, что к понятию «почка» следует подходить не столько с морфологических, сколько с биологических и физиологических позиций. Такие попытки предпринимал О. Schuerpp (1938), который считал «почками крупные ростовые единицы, объединяющие рост собственно конуса нарастания и молодых фитонов (фитомеров) и являющиеся высшей ступенью формообразования» (цит. по: [11, с. 108]). Почки как ростовые единицы, т.е. почки s.l., можно выделить не только у всех кormофитов, но и у слоевцовых растений – водорослей, печеночников, мхов, гаметофитов *Pteridophyta*. Определение почки, даваемое современными школьными и вузовскими учебниками, относятся к почкам лишь семенных растений, т.е. почками s. str.

Монограф Filicales F.O. Bower [23] не сомневался в наличии у них почек. Он различал у папоротников терминальные почки, обеспечивающие моноподиальное нарастание корневищ, и боковые – ветвление. Боковые почки внепазушные, очень редко расположены близко к пазухам, и производят впечатление пазушных (у некоторых *Hymenophyllaceae*). Особую группу образуют адвентивные (придаточные) почки, формирующиеся на пластинках и рахисах вайи (*Asplenium viviparum*, *Woodwardia radicans*, *Ceratopteris talietroides* и др.) и на корнях у видов *Platyserium* и *Ophioglossum*.

Боковые почки папоротников имеют разную топографию и морфологическую организацию в зависимости от биоморфы. У длиннокорневищных безрозеточных папоротников (*Pteridium*, *Gymnocarpium*, *Phegopteris*, *Polypodium*) они формируются на верхушечной части корневищ вблизи их апекса. W. Troll [29] назвал такие почки (и соответственно способ ветвления корневищ) акрогенными, при этом подчеркивал, что они не являются истинно верхушечными, поскольку возникают ниже апикальной инициали корневища. У короткокорневищных розеточных видов (*Dryopteris*, *Osmundastum Matteuccia*) боковые почки располагаются на филлоподиях (чаще на их абаксиальной поверхности), т. е. на основаниях вайи, после опадения пластинок и черешка превращающихся в запасающие корневищные чешуи и составляющие основную массу коротких корневищ. Подобный способ образования почек (и соответственно ветвления) К. Goebel [24] назвал филлогенным, а Troop and Mickel [30] – эпипетиолярным.

Таким образом, заложение и топография боковых почек у *Polypodiophyta* принципиально иные, чем у геммаксилярных (имеющих пазушные почки – термин [3] *Angiospermae*).

Сравнительное изучение органо- и морфогенеза и биоморфологии помогает понять фундаментальные проблемы биологии, в том числе проблему биоразнообразия жизни в ее широком понимании, включающем таксономическое, морфологическое, эволюционное, биоморфологическое и экологическое разнообразие. С этих позиций особенно перспективно сопоставление представителей разных филумов растительного царства и углубленное изучение пока еще недостаточно исследованных групп, к каковым относятся папоротники – Polypodiophyta. В настоящее время они активно изучаются с использованием современных методик (световой, сканирующей и трансмиссионной, электронной) [8; 26], что позволило продемонстрировать топологическое сходство зональности их апикальных меристем с таковыми у семенных растений, а также установить функциональные различия. В настоящей работе мы попытались выявить морфологические и физиологические особенности почек Polypodiophyta и проследить их гомологии (главным образом функциональные) с почками Angiospermae в зависимости от структуры биоморф.

С 1979 г. в разных районах РФ и бывшего СССР (средняя полоса и север Европейской части, Западное Закавказье, западная Сибирь, Алтай, Приморский край, острова Сахалин и Кунашир) мы исследовали 25 видов папоротников подклассов Polypodiidae и Osmundiidae из 18 родов и 9 семейств. Изучили онтогенез спорофитов, структуру корневищ и почек методами, принятыми в популяционной экологии растений [5]. Корневища анализировали путем препаровки на составляющие их филлоподии, почки исследовали под биноклем, вычлняя с помощью препаровальных игл улитки вайи на разных фазах развития. Повторность наблюдений по каждому виду 12–50 кратная [19].

У исследованных папоротников, обнаружены верхушечные и боковые почки [20]. Первые располагаются на верхушках корневищ, вторые – на осях длинных гипогенных и на основаниях филлоподиев коротких эпигенных корневищ. Верхушечные почки коротких вертикальных корневищ представляют собой скопление улиток вайи, находящихся на разных этапах морфогенеза. Число улиток в таких почках варьирует от 9– (15) (*Dryopteris expansa*) до 35–40 (*Osmundastrum asiaticum*)¹. Каждую улитку в подобных почках можно рассматривать как особую ростовую единицу, поэтому А.П. Хохряков [16] назвал такие почки сложными или «почками вдвойне». Емкость верхушечных почек длинных горизонтальных корневищ мала и колеблется от 0 (лидирующие корневища *Pteridium aquilinum*) до 2–4 зачатков улиток (виды *Polypodium*, столоновидные корневища *Matteuccia struthiopteris*). Иными словами, в верхушечных почках длинных гипогенных корневищ по массе преобладает зачаток оси, т.е. стебля.

Боковые почки филлогенно ветвящихся видов (*Dryopteris*) закладываются рано, еще внутри материнской почки, на основаниях ее зачаточных улиток, но не на всех, а примерно на каждой девятой – двенадцатой. Число боковых почек зависит от онтогенетического и жизненного состояния спорофита, его видовой принадлежности. Интересно, что филлогенные почки закладываются не регулярно, а, как правило, группами, т.е. у нескольких улиток подряд. Их число, положение на филлоподиях и приуроченность к развитым и абортивным вайям характерно для видов. Например, у щитовника мужского закладывается по одной почке в середине абаксиальной поверхности филлоподия, у щитовника распростертого и шартского – по две в основании филлоподия. Число и расположение филлогенных боковых почек рассматривают как весомый таксономический признак. [25]. По мере формирования материнского корневища филлогенные почки оказываются на поверхности его

¹ Для *O. cinnamomea* T. Steeves [28] указывает до 60–90 зачатков.

запасующих чешуй-филлоподиев и в средней части уже сформированного материнского корневища трогаются в рост, образуя подземные отбеги катафиллами.

У акрогенно ветвящихся безрозеточных папоротников (виды *Polypodium*, *Pleopeltis*, *Pyrrosia*) боковые почки бывают двух типов – зачатки боковых корневищ, строение которых очень похоже на верхушечные почки гипогеегенных длинных корневищ, и улитка одиночных вай, т. е. листовые почки. Последние размещаются на корневищах по законам филлотаксиса. Зачатки же боковых корневищ образуются закономерно по отношению к вайям. Они располагаются не обязательно у каждой вайи, но всегда вне пазух вай, выше, ниже или напротив их. У *Polypodium vulgare*, напротив, один зачаток корневища приходится на 2 – 3 вайи, у *Pyrrosia* же число вай и боковых корневищ совпадают, но боковые корневища образуются не в пазухах, а напротив вайи. Любопытно, что листовые почки-улитки развертываются на прошлогодних и позапрошлогодных приростах корневищ. Иными словами, формирование оси корневища на один – два года опережает развертывание его вайи [21].

Описанные выше типы почек в онтогенезе спорофитов взаимосвязаны. С точки зрения современной модульной концепции морфогенеза основных конструктивных единиц растений [12] терминальные почки гипогеегенных корневищ гомологичны их начальным почкам, а сложные верхушечные почки относятся к завершающим (финальным). Модульный подход позволяет установить взаимосвязь столоновидных подземных и коротких надземных корневищ у филлогенно ветвящихся папоротников, рассматривая их как этапы формирования одних и тех же модулей, а не в качестве разных типов корневищ у одного вида, как это делают Г.М. Борисовская и М.А. Романова [2].

Оценивая морфологическую структуру почек папоротников, следует прежде всего подчеркнуть своеобразие листовых почек-улиток. Это – уникальные структуры, их емкость минимальна – всего одна вайя. Защита апикальной и краевых меристем от внешних воздействий реализуется двумя способами – улиткообразным, спиральным листосложением, причем как всей вайи в целом, так и ее перьев и перышек, и покровом из пленчатых чешуй – эмергенцев, который у папоротников, особенно обитающих в экстремальных условиях, например у литофитов (*Pyrrosia*, *Pleopeltis*) может быть очень густым, войлочным.

Сложные двойные почки могут иметь дополнительную защиту в виде специализированных вай – катафиллов. Они защищают уже не отдельные вайи, а всю их совокупность в почке. Такой защитный покров имеют виды с триморфными вайями – *Matteuccia*, *Osmundastrum*. У некоторых папоротников (например, *Athyrium filix femina*) катафиллы отсутствуют, но почки защищены снаружи совокупностью филлоподиев фотосинтезирующих вай, плотно соединенных друг с другом крупными эмергенцами, расположенными на ребрах филлоподиев (так называемый «замковый механизм»), [19]).

Возникает вопрос: можно ли почки папоротников подразделить на открытые и закрытые, как это делают у *Angiospermae*? Формально к закрытым можно отнести только почки, защищенные катафиллами. Вариант, описанный у *Athyrium*, гомологичен морфологически открытым, но биологически закрытым почкам *Angiospermae* [12], как у *Trifolium*, *Alchemilla*, *Ficus*. У этих видов открытые почки защищены прилистниками фотосинтезирующих листьев. Остальные варианты гомологичны открытым почкам, хотя у папоротников они имеют специфическую защиту в форме спирального листосложения и покрова из эмергенцев. Надо подчеркнуть, что минимально защищены почки (как листовые, так и осевые) у акрогенно ветвящихся безрозеточных папоротников-геофитов, например у *Pteridium aquilinum*. Меристематические участки на верхушках его лидирующих корневищ

защищены только сравнительно тонким слоем пробкоподобной паренхимы и редкими слипшимися железистыми волосками, а листовые почки-улитки – только спиральным листосложением. Максимальную защиту из катафиллов имеют сложные верхушечные почки на вертикальных корневищах папоротников-хамеорофитов (*Matteuccia*, *Osmundastum*). Иными словами, структура почек папоротников зависит от их биоморф.

Функционально почки Polypodiophyta и Angiospermae сходны: и те, и другие обеспечивают процессы возобновления растений, смену их органов, рост, расселение, размножение и регенерацию. И у Polypodiophyta, и у Angiospermae существует морфологическая и функциональная дифференциация почек, в результате которой каждое растение обладает набором различных вариантов почек, так называемым «почечным ансамблем». Так, боковые почки (в том числе и филлогенные) выполняют главным образом функции ветвления корневищ, расселения растений, освоения ими пространства ценозов. Верхушечные же почки розеточных, напротив, обеспечивают нарастание, увеличение числа, размеров и смену вай, а кроме того их регенерацию в случае гибели после заморозков, пожаров, механических повреждений. При регенерации трогаются в рост наиболее развитые уже сформированные в почке наружные улитки, которые в обычных обстоятельствах начали бы расти только в следующем году. Иными словами, регенерацию реализуют терминальные почки папоротников, преждевременно трогающиеся в рост, т. е. пролептические. Крупные почки с большой емкостью у некоторых видов (например, *Athyrium filix-femina*) формируют за один вегетационный сезон не одну, а две генерации вай [22], т.е. ведут себя как силлептические. Таким образом, терминальные почки розеточных папоротников полифункциональны и в зависимости от внешних воздействий и жизненного состояния спорофитов проявляют себя то как почки регулярного возобновления, то как регенерационные – пролептические, то как силлептические.

Морфогенез почек идет намного медленнее, чем примордиев вай, хотя боковые почки, как и вайи, возникают экзогенно из производных апикальной инициали. У щитовников примордии боковых филлогенных почек закладываются внутри сложной верхушечной почки между ее зачаточными улитками. По мере их развития зачатки филлогенных почек смещаются на их нижнюю поверхность, а когда улитки развертываются, эти почки оказываются на абаксиальной поверхности филлоподиев. Такая картина морфогенеза филлогенных почек, подробно исследованных С.В. Wardlow [31], наглядно демонстрирует их гомологию с пазушными (а отнюдь не с придаточными, как пишут Т.М. Борисовская и Н.А. Романова, [2]) почками Angiospermae. Эти боковые почки морфологически выражены, но имеют очень малую емкость (всего 2 – 3 примордия). В дальнейшем из них развиваются столоновидные корневища с катафиллами. С.В. Wardlow (1943) подчеркивает, что боковые почки никогда не формируются заново в проксимальной части корневища.

Иногда морфогенез боковых почек, едва начавшись, задерживается на фазе инициации, и они превращаются в остаточные (спящие) меристемы [31] – топологически определенные участки субэпидермальных тканей, способные к пролиферации. Остаточные меристемы располагаются обычно в основании филлоподиев над анастомозами диктиостелы. Эти меристемы могут начать пролиферацию на уже сформированных взрослых корневищах (у *Onoclea*, *Matteuccia*). Тогда создается иллюзия отсутствия покоящихся почек и новообразования боковых побегов. Однако топографическая определенность этих структур (они всегда формируются в основаниях их запасующих чешуй – филлоподиев) свидетельствует об их происхождении от ранее заложившихся остаточных меристем. Эти меристемы в какой-то степени являются функциональными гомологами спящих почек. Любопытно, что они могут формировать почки и у акрогенно ветвящихся папоротников, например

Gymnocarpium dryopteris. У этого вида можно наблюдать на небольших фрагментах корневища почки и розетки из улиток и ювенилоподобных вайй по бокам пеньков от отмерших прошлогодних вайй – ближе к их адаксиальной поверхности, как бы в «пазухах» [18]. Иными словами, *Gymnocarpium* способен ветвиться не только акрогенно (или дихотомически) [7], но и филлогенно, за счет остаточных меристем. Это возможно в критических для вида ситуациях при сильном антропогенном стрессе (вытаптывании), приводящем к деформации и разрывам корневищ.

Спящими почками у папоротников (например, у орляка – *Pteridium aquilinum*) можно считать также специализированные короткие корневища в фазе их ростового покоя. У орляка корневища четко дифференцированы на длинные скелетные многолетние, лишенные вайй, и короткие, недолговечные, несущие вайй. Их иногда рассматривают как аналоги почек возобновления [2]. Короткие корневища живут 10 – 12 (редко до 17 лет), в то время как условный возраст длинных может достигать 60 – 70 лет [17]. Однако вайй разворачиваются на коротких корневищах не ежегодно, а через 2 – 3 года. По этой причине часть живых коротких корневищ в зарослях орляка не имеют зеленых вайй, и образуют резервный запас точек роста, функционально соответствуя спящим почкам.

Как уже отмечено, Bower [23] относил к адвентивным (придаточным) у папоротников почки на корнях и на листьях, точнее – на рахисах и пластинках вайй. Почки на корнях встречаются редко и обнаружены только у видов *Ophioglossum* и *Platycerium*, а на вайях встречаются у многих (более 200) видов. Детальные исследования этих почек показали, что они закладываются очень рано. На корнях образуются в результате деления единственной материнской инициали материнского корня [27], на вайях – на ранних этапах морфогенеза их улиток из субэпидермальных клеток в непосредственной близости от апикальной инициали или краевых меристем. Говоря об «адвентивных почках» у папоротников, W. Troll [29] подчеркивал, что они всегда формируются из клеток, еще сохраняющих меристематический характер, и этим отличаются от придаточных почек покрытосеменных, возникающих как новообразование из вторичных меристем. С.W. Wordlow [31] также считал, что у папоротников придаточных почек нет вообще, как нет и способности к дедифференциации клеток постоянных тканей. Зато папоротники, по Wordlow, обладают остаточными меристемами, являющимися дериватами апикальных и сохраняющимися в определенных местах стеблей и листьев. При снятии апикального доминирования (или доминирования крупных вайй, например, у орляка), клетки покоящихся остаточных меристем начинают делиться, образуются почки и розетки вайй. Пролиферация остаточных меристем, вероятно, связана с перестройкой гормонального фона в тканях спорофита. Морфологически эпифильные почки папоротников разнообразны и представлены луковичками, клубеньками, листовыми зародышами и растеньицами (plantlets), которые обеспечивают вегетативную вивапарию и рассеивание диаспор. Этот способ вегетативного размножения назван вегетативной диаспорицей [6]. Проводящая система эпифильных почек папоротников развивается центростремительно и в конце концов соединяется со стелой стеблей, но иногда не достигает ее, зависая в коре. [4].

Понятие «адвентивные (т.е. придаточные) почки» применительно к папоротникам некоторые авторы расширяют и включают в него филлогенные почки [25; 2; 7]. Логическим следствием такой трактовки становится, как ни странно, отрицание способности к ветвлению некоторых папоротников, например у *Dryopteris carthusiana* и *Matteuccia struthiopteris*, на том основании, что ветвление – «это образование одноименных членов ...» и образование почек на листьях нельзя называть ветвлением [7; 2]. Авторы пришли к выводу об отсутствии ветвления у щитовников и страустника, допустив методологическую ошибку, а именно приписав доминирующую роль закономерностей клеточного уровня существования жизни

(морфофункциональной структуры апикального морфогенеза) биоморфологическому организменному (ветвление спорофита) и даже популяционному (адаптивной стратегии вида).

Проведенное нами сопоставление почек папоротников и покрытосеменных показывает их функциональное сходство, однако реализуется это сходство на иной структурной основе. Этот факт свидетельствует о независимом друг от друга возникновении и параллельной морфологической эволюции предпобегов *Polypodiophyta* и побегов *Angiospermae*. Как считает А.К. Тимонин [14], выявление своеобразия процессов морфогенеза и морфологических структур в далеких друг от друга таксонах помогает выявить имманентные законы теоретической морфологии и разработать общую концепцию онтогенетической и эволюционной трансформации модульных организмов.

Обобщая изложенное, подчеркнем, что морфологическое своеобразие почек папоротников кратко сводится к следующему:

1. Гораздо более слабой по сравнению с покрытосеменными интегрированности морфогенеза и роста осевых (стебли) и аксикулярных (листья-вайи) у безрозеточных длиннокорневищных папоротников, у которых формирование оси на 1,5 – 2 года опережает развертывание вайи.

2. В гораздо меньшем, по сравнению с семенными числе почек, что связано с отсутствием пазушных почек и аксилярного комплекса.

Почки папоротников по положению их на спорофите разделяются на верхушечные (терминальные) и боковые (латеральные), последние подразделяются на акрогенные (располагаются вблизи верхушек длинных корневищ) и филлогенные (образуются на филлоподиях вайи) короткокорневищных папоротников.

С морфологической точки зрения почки папоротников можно разделить на осевые (верхушки длинных корневищ) и листовые (улитки вайи). Листовые почки бывают простыми (одиночные улитки) и сложными – совокупностью многих улиток. Простые листовые почки располагаются на длинных гипогенных корневищах акрогенно ветвящихся папоротников, сложные почки – на верхушках коротких эпигенных корневищ филлогенных папоротников.

Настоящие придаточные почки у папоротников отсутствуют. Образование эпифильных почек на пластинках и черешках вайи происходит за счет остаточных (спящих) меристем. Способность к дедифференциации клеток постоянных тканей также отсутствует.

Спящие почки функционально заменены у папоротников специализированными короткими корневищами, находящимися в фазе ростового покоя, а также остаточными меристемами, локализованными в определенных местах корневищ.

Регенерация вайи происходит за счет сложных терминальных и простых листовых почек по типу пролепсиса – преждевременного развертывания улиток будущего года.

Сложные верхушечные почки полифункциональны: они обеспечивают регулярное ежегодное отрастание вайи (возобновление), регенерацию вайи путем пролепсиса, отрастания двух и более генераций вайи за один вегетационный сезон (силлепсис).

Основной конструктивный элемент (модуль) спорофитов папоротников – моноподиальные корневища. Они представлены короткими вертикальными и анизотропными чешуйчатыми корневищами (у розеточных видов) или длинными горизонтальными столоновидными (у безрозеточных видов). Эти варианты у некоторых видов представляют собой разные морфологические фазы одних и тех же модулей. В ходе онтогенеза таких модулей осевые терминальные почки сменяются на сложные.

Работа поддержана грантом НШ-4243.2008.4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Абрамов И.И., Абрамова Л.А.* Вегетативное размножение мхов // Жизнь растений. М., 1978. Т.4. с. 81 – 82.
2. *Борисовская Г.М., Романова М.А.* Закономерности организации спорофита папоротников – основа для формирования биоморф // Тр. первой Рос. птеридологической конф.. Томск. С. 30 – 40.
3. *Гатиук Л.Е.* Геммаксилярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. № 1. С. 100 – 113.
4. *Денисова Е.В.* Морфология и морфогенез вегетативных диаспор (выводковых почек) двух видов *Asplenium* в связи с проблемой эмбриоидогении: Автореф. дисс канд. биол. наук. М., 2002
5. Изучение структуры и взаимоотношений ценопопуляций. М., 1986.
6. *Лотова Л.И.* Морфология и анатомия высших растений. М., 2000.
7. *Романова М.А., Борисовская Г.М.* Принцип структурной организации вегетативного тела папоротников: онтогенетический подход // Ботан. журн. Т. 89, № 5. 2004. С. 705 – 717.
8. *Романова М.А. Науменко А.Н., Евкайкине А.И., Велле С.В.* Апикальные меристемы побега (АМП) и морфологическая эволюция растений: структура определяет морфогенез // Тр. первой Рос. птеридологической конф. Томск. 2007. С. 169 – 172.
9. *Серебряков И.Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. *Серебряков И.Г.* Экологическая морфология растений. М., 1962.
10. *Серебрякова Т.И.* Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., 1971.
11. *Серебрякова Т.И., Воронин Н.С., Еленевский А.Г. и др.* Ботаника с основами фитоценологии: анатомия и морфология растений. М., 2007. С. 191 – 192.
12. *Тахтаджян А.Л.* Происхождение листовых органов // Жизнь растений. М., 1978. Т.21. С. 12.
13. *Тимонин А.К.* Роль морфологии в ботанике // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексии. Тр. IX школы по теоретической морфологии растений. Спб., 2001. С. 10 – 22.
14. Труды первой Российской птеридологической конференции / Под ред И.И. Гуреевой. Томск. 2007 г.
15. *Хохряков А.П.* Эволюция биоморф растений. М., 1981.
16. *Шорина Н.И.* Строение зарослей папоротника орляка в связи с его морфологией //Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. М., 1981. С. 213 – 232.
17. *Шорина Н.И.* Морфология спорофита и популяционная экология голокучника трехраздельного // Науч. докл. высш. школы. Биол. наука. 1991. № 5. С. 87 – 95.
18. *Шорина Н.И.* Экологическая морфология и популяционная биология представителей подкл. Polypodiidae: Автореф. дисс. На ... д-ра. биол. наук. Москва, 1994.
19. *Шорина Н.И.* Морфология почек и корневищ папоротников // Растения в природе и культуре: Тр. Бот. садов ДВО РАН / Гл. ред. В.А. Недолужко. Владивосток, 2000. С. 124 – 138.

20. Шорина Н.И., Державина Н.М. Модели роста и особенности метамерии некоторых папоротников и возможные модусы их морфологической эволюции // Матер. VI Моск. совещ. по филогении растений. М., 1981. С. 144 – 147.
21. Шорина Н.И., Фадеева И.А. Морфогенез вайи, строение почек и ритм сезонного развития *Athyrium filix-femina* // Тр. Международ. конф. по анатомии и морфологии растений. Спб., 1997. С. 148 – 149.
22. Bower F.O. The Ferns (Filiaceales). Cambridge, 1923. V. 1.
23. Goebel K. Organographie der Pflanzen. Jena., 1930. Bd. I.
24. Imachi R., Darnaedi D., Kato M. Adventitious buds of *Dryopteris sparsa*-complex: development, anatomy and systematic implication. // Bot. Mag. Tokyo, 1987. V. 100. P. 365 – 372.
25. Romanova M., Jernstedt J. Morphogenetic events in the *Ceratopteris richardii* shoot apex // Fern. Gaz. 2005. V. 17. Part. 4. P. 204.
26. Rostowzew S. Beitrage zur Kenntniss der Gefasskryptogamen. I. Umbildung von Wurzeln in Spross // Flora. 1890, V. 48 (73). S. 155 – 168.
27. Steeves J.A.. Morphogenetic studies on *Osmunda cinnamomea*. I. The shoot apex // I. Ind. Bot. Soc., 1963. V. 42, S. 225 – 236.
28. Troll W. Vergleichende Morphogie der hoheren Pflanzen. Berlin, 1937. S. 288 – 304, 499 – 511.
29. Troop J.I., Mickel J. Petiolar shoots in the Dennstaedtioid and related fern // Amer. Fern. J. 1968. V. 58. P. 64 – 70.
30. Wardlow C.W. Experimental observation on the development of buds in *Onoclea sensibilis* and species of *Dryopteris* // Ann. Bot. N.s. 1943. V. 7. P. 357 – 377.

GOMOLOGY ON BUDS POLYPODIOPHYTA AND ANGIOSPERMAE

N.I. Shorina

Moscow State Teachers Training University, Moscow

Bud structures 25 fern species have been studied. Two types and some subtypes of buds have been characterized. Development stages of buds have been retraced. Characteristic features of the fern buds in comparison with some buds of flowering plants are given.