

## СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПАПОРОТНИКОВ

Храпко О.В.

Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток

В настоящее время изучение модульного строения живых организмов все больше интересует исследователей. Многие из них пришли к мнению, что проблема выяснения специфики модульной организации многоаспектна, ее решение предполагает структурные, функциональные исследования, изучение особенностей онтогенеза, эволюции и экологии модульных объектов (Нотов, 2001).

Анализ строения представителей основных групп модульных организмов показал, что они состоят из набора основных конструктивных элементов, число которых изменчиво. Развитие модульных организмов не определяется четкой программой, а во многом зависит от влияния окружающей среды (Бигон и др., 1989). Модульное строение является результатом открытого роста (циклического морфогенеза), многократного формирования в течение всей жизни у объекта сходных структурных блоков – модулей. Для модульных объектов характерна унификация модулей, их равноценность, взаимозаменяемость (Нотов, 1999).

При изучении модульного строения растений были определены следующие основные принципы их организации (Шафранова, 1980; Шафранова, Гатцук, 1994):

- повторяемость строения;
- непрерывность;
- упорядоченность расположения: а) линейная метамерия; б) метамерия разветвленных систем;
- метамерное (модульное) строение тела растения - результат присущих ему особенностей роста и формообразования.

Было показано, что метамерия растений иерархична, тело растений представляет собой систему соподчиненных метамеров разного иерархического уровня. Эта иерархия характеризует как органы растений (побеги: 1-3 уровни), так и целые растения (организмы: 4-7 уровни). Последние уровни особенно ценны для характеристики внешнего облика (габитуса), или жизненной формы (Гатцук, 1974 а, б).

Говоря об исследованиях, анализирующих модульное (метамерное) строение растений, следует отметить, что значительная часть работ в этой области посвящена изучению цветковых (Шафранова, 1980; Савиных 1999, 2007; Хохряков, 1997; Хохряков, Мазуренко, 1997; и др.). Однако в качестве объектов нередко выступают и представители такой своеобразной группы как папоротники (Державина, 1993; Шорина, 1988, 1993, 2001, 2007; Шорина, 1993, 2001, 2007; Романова, Борисовская, 2003; и др.). Авторами неоднократно освещались как особенности морфологических структур, так и разнообразие жизненных форм папоротников (Хохряков, 1979; Шорина, 1994, 1995; Храпко, 2004; и др.). В настоящей статье мы постараемся показать многообразие метамеров, их роль в формировании морфологической структуры, жизненных форм папоротников. В основу анализа положены результаты изучения морфологического строения 94 видов 43 родов из 21 семейства папоротников юга российского Дальнего Востока (Храпко, 1984, 1989, 1996).

Габитус и жизненная форма папоротников во многом определяются особенностями их корневищ - величиной ежегодного прироста, направлением роста, характером и активностью ветвления. Используя подходы Е.Л. Любарского (1973) к выделению коротко- и длиннокорневищных растений и Е.С.Смирновой (по Серебряковой, 1972) к определению способа формирования оси корневища (длиннометамерными или короткометамерными побегами), мы относим изученные виды к трем группам: длиннокорневищные, короткокорневищные, плотнокорневищные. Плотнокорневищные (*Lunathyrium pycnosorum* (Christ) Koidz., *Polystichum subtripteron* Tzvel., *Protowoodsia manchuriensis* (Hook.) Ching и др.) - ежегодные приросты корневищ настолько незначительны, что практически незаметны, в результате чего формируются короткие корневища. Плеть корневища практически неразличима, основания черешков и корни располагаются очень плотно, образуя вокруг оси своеобразный "чехол". На растущем (апикальном) конце корневища зачатки и сами вайи собраны пучком или розеткой. Направление роста корневищ косо-восходящее или вертикальное. Короткокорневищные (*Cornopteris crenuloserrulata* (Makino) Nakai, *Onoclea sensibilis* L., *Coniogramme intermedia* Hieron. и др.) -

деятельность апикальных меристем у этих видов активнее, чем у плотнокорневищных папоротников, в результате чего приросты корневищ несколько больше. Петь корневища утолщенная, приросты выраженные, вайи располагаются одиночно. На апикальном конце корневища зачатки вай сближены, но четкой верхушечной почки не образуют. Рост корневищ этого типа направлен плагиотропно. Длиннокорневищные (*Gymnocarpium jessoense* (Koidz.) Koidz., *Phegopteris connectilis* (Michx.) Watt., *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn и др.) характеризуются более активной деятельностью апикальных меристем, чем у папоротников предыдущих групп, в результате чего приросты их корневищ больше, корни располагаются рассеянно, вайи - одиночно. Верхушечные почки у длинокорневищных видов не формируются, на растущем конце корневища хорошо различимо несколько зачатков вай различной степени дифференциации. Корневища плагиотропные, активно ветвятся.

Следует также остановиться на особенностях ветвления корневищ папоротников, т.к. этот признак вносит определенный вклад в структуру тела этой группы растений. Характер ветвления, его особенности уже рассматривались в работах различных авторов (Серебряков, 1952; Храпко, 1996; Шорина, 2007; и др.). Не останавливаясь на детальном описании способов формирования ответвлений, подробной характеристике способов ветвления, мы остановимся только на основных типах ветвления. Боковые побеги корневищ у папоротников могут образовываться на внешней стороне нижней части черешка (филлогенно – плотнокорневищные папоротники: *Athyrium filix-femina* (L.) Roth и др.), непосредственно на апексе корневища (акрогенно – длинокорневищные и короткокорневищные папоротники: *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm., *Lepisorus ussuriensis* (Regel et Maack) Ching и др.), на внешней стороне черешка, близко к пазухе вай - аксиллярно. Филлогенно возникшие боковые ответвления значительно меньше основных корневищ и 2-3 года развиваются подземно, продуцируя только видоизмененные (без зеленых пластинок) вайи. Они не выходят из области фитогенного влияния корневища материнской особи. При акрогенном ветвлении система ветвления вильчатая, боковые образующиеся ответвления в большинстве случаев более или менее одинаковы, по внешнему облику они сходны с материнским корневищем. Множество ответвлений создают разветвленную систему корневищ, как правило, особи таких видов занимают достаточно значительную площадь. Своеобразная, не отмеченная у других изученных видов, система ветвления характерна для корневищ представителей сем. *Hymenophyllaceae*. Боковые ответвления, образующиеся у *Mecodium wrightii* (Bosch) Copel. в пазухах вай, а у *Gonocormus minutus* (Blume) Bosch - на внутренней поверхности черешков, можно рассматривать как проявление аксиллярного ветвления (Серебряков, 1952). При этом ветвлении боковые ответвления сходны с материнским корневищем.

Схематично построение тела папоротников можно представить следующим образом – это более или менее длинное корневище, на котором располагаются придаточные корни, от него отходят основания черешков вай (филлоподии), несущие пластинки вай. В представленной обобщенной схеме можно выделить повторяющиеся элементы, структурные единицы, которые соответствуют понятию «модуль» или «метамер» - это участки корневища с располагающимися на них вайями и корнями. В зависимости от принадлежности папоротников к той или иной группе по длине корневищ, участки (метамеры) будут очень короткими или длинными. Так, у плотнокорневищных папоротников метамеры очень короткие, и, по сути, представляют собой вайю (В) с придаточными корнем (корнями) (Кп). Такой элемент (В+Кп; рис. 1А) полностью соответствует понятию «филлориза», данному в работе К.И. Мейера (1958). У короткокорневищных и длинокорневищных папоротников приросты корневищ довольно заметны, поэтому метамером можно считать участок корневища с располагающейся на нем вайей и корнями (В+Р+Кп; рис. 1Б).

Как было показано выше, для папоротников характерно 3 основных типа ветвления. При анализе морфологической структуры корневищ папоротников было выявлено различие метамеров боковых побегов, связанное с типом ветвления. Метамером филлогенно образующихся побегов является участок корневища с редуцированной или нормально развитой вайей, следовательно, выделяются два типа метамеров, в состав одного из них входит нормально развитая вайя (В+Кп), второго – редуцированная (Вр+Кп). Число таких побегов, и, соответственно, метамеров не так велико, ветвление мало влияет на габитус и ценотическую роль отдельной особи. При акрогенном и аксиллярном ветвлениях боковые ответвления, как уже отмечалось, сходны с материнским корневищем, метамерами на таких участках будут являться участки корневищ с вайями и корнями (В+Р+Кп). Для структуры таких папоротников характерно большое число метамеров, и, как результат, сложная система соподчиненных единиц.

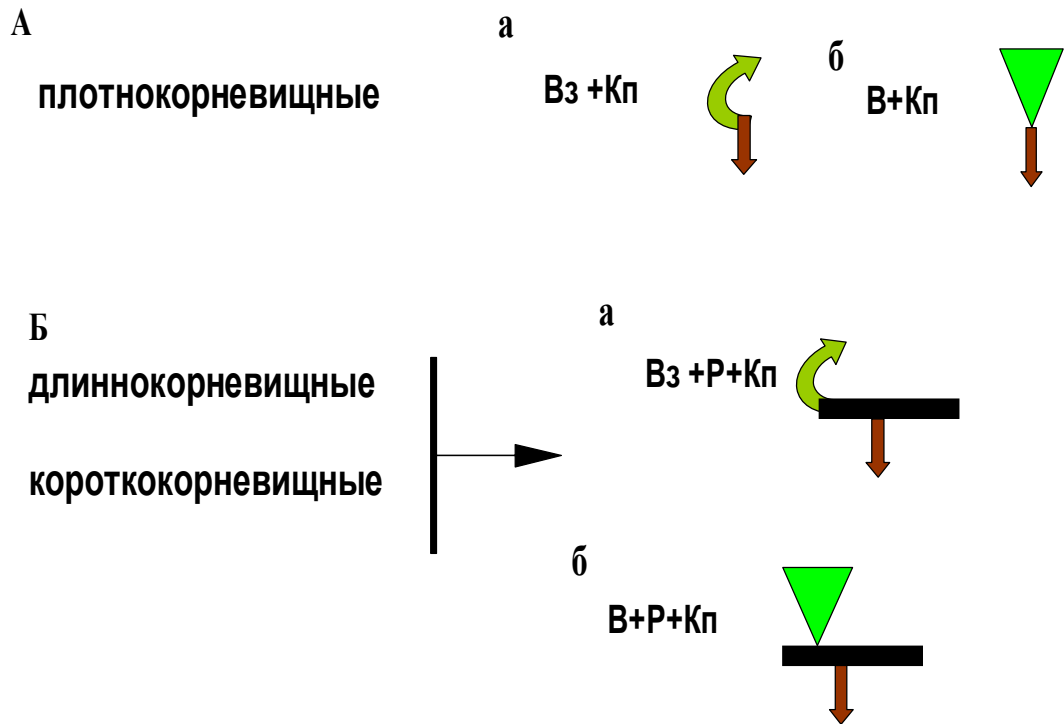


Рис. 1. Основные типы модулей плотнокорневищных (А), длиннокорневищных и коротkokорневищных (Б) папоротников: а – модуль с зачатками вай; б – модуль с развитой вайей:



Почти у всех папоротников, помимо аксиллярно ветвящихся видов, на апикальном конце корневища имеются зачатки вай, в связи с чем можно выделить еще два типа метамера: зачаток вайи с зачатком или развитым корнем (плотнокорневищные) (Vз+Кп; рис. 1) и более или менее короткий участок корневища с зачатком вайи и зачатками или развитыми корнями (коротkokорневищные и длиннокорневищные папоротники) (Vз+P+Кп).

Изложенный выше краткий обзор структуры подземных органов – корневищ – папоротников уже позволил выявить определенную степень неоднородности метамеров. Однако участок корневища – только один из элементов метамера. Еще один элемент – корни - не оказывают определяющего влияния на габитус, жизненную форму растений, но и их строение вносит вклад в неодинаковость элементарных метамеров. У преимущественного числа папоротников имеются корни только одного типа – питающие. Однако, у отдельных видов, имеющих плотные корневища (*Athyrium sinense* Rupr., *Osmundastrum asiaticum* (Fern.) Tagawa), наблюдается различия в строении корней и выполняемых ими функциям, в связи с чем было выделено несколько типов корней папоротников: питающие (Кп), дыхательные (Кд) и корни переходного типа (Кпр). В зависимости от того, имеются ли у особи только один (питающие), или несколько типов корней, изменяется и структура корневищ, строение самого метамера (например: V+Кп; V+Кп+Кд).

Более заметное разнообразие в строение метамеров вносят особенности вай – еще одного из элементов метамера. Строение вай (надземных органов папоротников) наряду с корневищами (подземными органами) определяют габитус, жизненную форму папоротников. Особенности морфологической структуры вай проявляются в степени рассечения пластинки, ее форме и размерах, наличии или отсутствии опушения и т.д. (морфологический полиморфизм). Учитывая эти особенности, мы попытались систематизировать многообразие надземных органов дальневосточных папоротников и выделили 23 морфологических типа вай (Храпко, 1996). Каждый из них, несомненно, вносит вклад в разнообразие метамеров, но в настоящей статье мы не будем отражать это разнообразие в полной мере, чтобы излишне не перегружать текст.

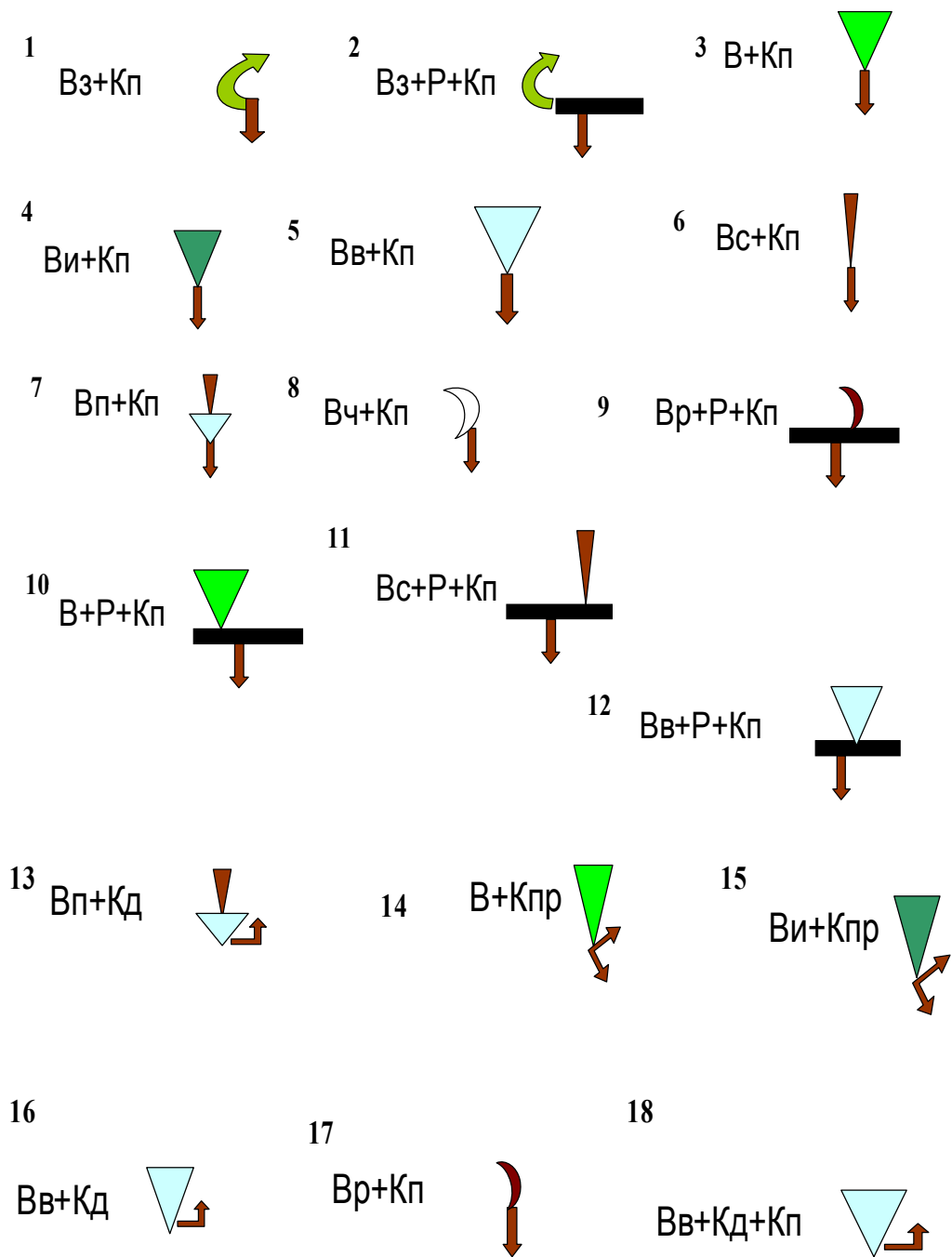


Рис. 2. Основные типы модулей дальневосточных папоротников:

*ризом* - P

*зачатки вай* -  $V_3$

*Корни:*

питающие -  $K_{п}$

переходного  
типа -  $K_{пр}$

дыхательные -  $K_{д}$

*Вайи:*

редуцированные -  $V_{р}$

чешуевидные -  $V_{ч}$

выполняющие  
функции  
спороношения и  
фотосинтеза -  $V$

спорофиллы -  $V_{с}$

частично  
измененные -  $V_{и}$

вегетативная -  $V_{в}$

со спороносными  
сегментами -  $V_{п}$

У папоротников неоднородность в строении вай связана и с функциями, выполняемых ими (функциональный полиморфизм), в первую очередь, функцией спороношения. Вайи в пределах одной особи у большинства папоротников в равной степени выполняют функцию спороношения и питания (В). У ряда представителей можно проследить постепенное увеличение степени различия между спороносными и стерильными вайями - от видов, у которых эта разница выражена очень слабо (*Thelypteris thelypteroides* (Michx.) Holub и др.) к видам с более значительными различиями (род *Athyrium* и др.). Такие вайи мы обозначим как тип Ви.

Крайняя степень специализации вай, связанной с функцией спороношения, известна у *Osmunda japonica* Thunb., *Osmundastrum asiaticum* и видов сем. *Onocleaceae*. Их спороносные вайи (спорофиллы - Вс) почти полностью утрачивают функцию фотосинтеза, размеры таких вай значительно меньше, чем вегетативных, а их перья и перышки редуцированы. Зеленый цвет спорофиллы сохраняют только на первых стадиях развития, после созревания спор они буреют. Изменение морфологической структуры, связанное с выполнением функций спороношения и питания, можно проследить не только на примере целых вай, но также у их пластинок. Так, у *Osmundastrum claytonianum* (L.) Tagawa видоизмененные спороносные перья располагаются в середине пластинки, у видов родов *Botrychium* и *Ophioglossum* видоизменяется, как правило, верхняя часть пластинки вайи. Такие вайи мы обозначим в нашей схеме как Вп.

У вай дальневосточных папоротников отмечена структурная перестройка, связанная не только с функциями спороношения и питания. Так, в верхушечных почках *Matteuccia struthiopteris* (L.) Todaro и *Osmundastrum asiaticum* имеются видоизмененные редуцированные вайи, которые играют роль защитных чешуй (Вч). Наличие таких вай не ведет к изменению внешнего облика особей, т.е. изменению жизненной формы, но оно в целом увеличивает разнообразие структурных элементов (метамеров). Все перечисленные видоизменения вай приводят к различиям в структуре метамеров, в связи с чем можно выделить несколько типов метамера: метамер с вегетативной вайей и корнем (Вв+Кп), со спороносной вайей и корнем (Вс+Кп), частично измененной вайей и корнем (Ви+Кп), вайей со спороносными сегментами на пластинке (Впл+Кп), вайей в виде чешуи и корнем (Вч+Кп).



**Вз+Кп)+(В+Кп)+(Ви+Кп)+(В+Кпр)+(Ви+Кпр)**

Рис. 3. Структура особи *Athyrium sinense*.  
В скобках – формулы отдельных модулей.  
Обозначения см. рис. 2

структуру особей папоротников, относящихся к одной жизненной формы (*Dryopteris crassirhizoma* Nakai, *Lunathyrium henryi* (Baker) Kurata). Мономорфную структуру особей *Dryopteris crassirhizoma* можно отобразить следующим образом [(Вз+Кп)+(В+Кп)], гетероморфная структура особей *Lunathyrium henryi* сложнее: [(Вз+Кп)+(В+Кп)+(Ви+Кп)]. Набор метамеров у папоротников данной жизненной формы с гетероморфной структурой особи (например: *Athyrium sinense*) возрастает, если имеется несколько типов корней (рис. 3). Достаточно сложна и структура гетероморфных особей папоротников (например: *Osmundastrum asiaticum*), имеющих 3 типа вай и 3 типа корней (рис. 4). Согласно разработанной нами классификации жизненных форм дальневосточных папоротников, основанной на классических подходах к классификации

Таким образом, особенности строения отдельных элементов (корневище, вайи, корни), слагающих метамеры тела папоротников, приводит к широкому ряду типов метамеров (18 типов; рис. 2). Ниже мы рассмотрим, как различные типы метамеров слагают структуру особей папоротников. Известно, что из элементарных метамеров, как из кирпичиков, строится все тело растения, разнообразие этих «кирпичиков» и обуславливает наблюдаемое нами у папоротников многообразие габитуса и жизненных форм. Изменения структур надземных органов приводит к различию во внешнем облике, структуры особи в целом. В зависимости от наличия у особей одного или нескольких типов вай можно говорить о мономорфной или гетероморфной структуре особи. В первом случае набор метамеров не отличается большим разнообразием в отличие от второго. В качестве примера приведем

жизненных форм растений (Серебряков, 1962, 1964 а) и, в частности, папоротникообразных (Хохряков, 1976, 1979), они были отнесены к 2 отделам, 3 типам, 5 классам, 17 группам (Храпко, 2004). В дальневосточной птеридофлоре почти равнозначное положение занимают группы дерновинных и диффузорозеточных восходящих папоротников, для которых характерны плотные филлогенно ветвящиеся корневища и поверхностные верхушечные почки.



**(Вч+Кп)+(Вз+Кп)+(Вв+Кд)+(Вс+Кп)+(Вв+Кп)+(Вс+Вд)**

Рис. 4. Структура особи *Osmundastrum asiaticum*.

В скобках – формулы отдельных модулей.

Условные обозначения см. рис. 2.

Иногда на корневищах образуются филлогенные побеги:  $(Вп_1+Кп_1)+(Вз_1+Кп_1)+(Вп_n+Кп_n)+(Вз_n+Кп_n)$ .

Наиболее сложную метамерную структуру особи можно отметить у *Matteuccia struthiopteris* - единственного из дальневосточных папоротников, относящихся к группе плотнорозеточных столонообразующих. Его корневище особого *Matteuccia*-типа, оно плотное, с длинными филлогенно образующимися боковыми побегами. Эти побеги довольно длинные, с редуцированными вайями на длинных участках, нормально развитыми вайями в укороченной его части и сформированной апикальной верхушечной почкой. Вайи трех типов – вегетативные, спорофиллы и видоизмененные, специализированные, защищающие верхушечную почку вайи, имеющие сходство с защитными чешуями. Таким образом, метамерная структура особи *Matteuccia struthiopteris* будет складываться из метамеров материнского корневища:  $(Вч+Кп)$   $(Вз+Кп)+(Вп+Кп)+(Вс+Кп)$  и структуры дочерних длинных подземных столонообразных корневищ, метамеры которых в средней части включают удлиненные участки корневища  $(Вр+КР+Кп)$ , ближе к апикальному концу прироста сокращаются и метамеры «теряют» удлиненные участки  $(Вп+Кп)$ , почки на апикальном конце дочерних побегов выражены  $(Вз+Кп)$ .

Значительно проще устроены особи папоротников, имеющие корневище с выраженными приростами и акрогенно образующиеся побеги. Примерами таких папоротников являются представители групп длиннокорневищных (*Gymnocarpium dryopteris* и др.) и диффузорозеточных плагиотропных (*Onoclea sensibilis* и др.). Они характеризуются выраженными приростами, одиночным расположением вай, верхушечные почки не выражены. Структура основного корневища  $(Вз+КР+Кп)+(Вп+КР+Кп)$  и боковых  $(Вп+КР+Кп) + (Вз+КР+Кп)$ .

Рассмотрение модулярного строения тела представителей каждой из жизненных форм делает статью громоздкой, поэтому мы остановимся только на нескольких примерах. Самую простую структуру имеют особи плотнорозеточных восходящих папоротников (*Dryopteris crassirhizoma* и др.). Они характеризуются плотными короткими корневищами, которые обычно не ветвятся. Верхушечные почки хорошо выражены, крупные. Вайи одного функционального типа, в связи с этим структура особи мономорфная. Общую метамерную структуру особи в этом случае можно характеризовать следующим образом:  $(Вз+Кп)+(Вп+Кп)$ .

Несколько усложняется структура особей дерновинных папоротников (*Woodsia ilvensis* (L.) R. Br.). Их корневища также короткие, но отличаются более или менее активным филлогенным ветвлением. Вайи одного функционального типа, в связи с этим структура особи мономорфная. Учитывая наличие боковых ответвлений корневища, метамерную структуру особей можно описать так:  $Вз+Кп)+(Вп+Кп)+(Вп_1+Кп_1)+(Вз_1+Кп_1)+(Вп_n+Кп_n)+(Вз_n+Кп_n)$ .

Еще более сложная структура у особей диффузорозеточных восходящих папоротников (*Athyrium sinense* и др.). Корневища представителей плотные, филлогенно ветвящиеся. Верхушечная почка выражена, имеются корни нескольких типов. Вайи нескольких функциональных типов, поэтому структура особи гетероморфная. Строение основного корневища можно отобразить так:

$(Вз+Кп)+(Вп+Кп)+(Вп+Кп)+(Вп+Кпр)+(Вп+Кд)+Ви+Кп)$ .

Таким образом, изложенные выше материалы показывают разнообразие структурных элементов строения тела папоротников. Это разнообразие связано с особенностями строения входящих в метамер составляющих (вайи, корневище, корни). Многообразие метамеров вызывает и достаточно широкий спектр жизненных форм дальневосточных папоротников. Наиболее проста метамерная структура особей, имеющих плотные неветвящиеся корневища и один функциональный тип вай (плотнорозеточные восходящие и др.). Самая сложная структура характерна для особей, имеющих плотное корневище с длинными боковыми побегами и вайи трех функциональных типов (плотнорозеточные столонообразующие)

## ЛИТЕРАТУРА

- Бигон М., Харпер Дж., Таусенд К. Экология. Особи, популяции, сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1. С. 176–233.
- Гатцук Л.Е. Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюлл. МОИП. Отдел. биол. 1974а. Т. 79. № 1. С. 100–113.
- Гатцук Л.Е. К методам описания и определения жизненных форм в сезонном климате // Бюлл. МОИП. Отдел. биол. 1974б. Т. 79. № 3. С. 84–100.
- Державина Н.М. Метамерность спорофитов *Polypodium* L. s.l. // Жизненные формы: онтогенез и структура. Межвузовский сб. научн. тр. М.: Прометей, 1993. С. 151–155.
- Любарский Е.Л. О биоморфологической границе между длиннокорневищными и короткочорневищными растениями // Экология. 1973. №2. С. 94–95
- Мейер К.И. Морфогения высших растений. М.: Изд. МГУ, 1958. С. 73–79.
- Нотов А.А. О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60. №1. С. 60–79.
- Нотов А.А. Концепция модульной организации и проблема организационного полиморфизма на разных уровнях структурной иерархии живых организмов // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия. Тр. школы по теорет. морфологии растений «Типы сходства и принципы гомологизации в морфологии растений». СПб., 2001. С. 119–128.
- Романова М.А., Борисовская Г.М. Три отличия элементарного метамера папоротников // Ботан. исследования в азиатской России: Матер. XI съезда Русского ботанического общества (18–22 августа 2003 г., Новосибирск-Барнаул. Т. 2. Барнаул: Изд-во «АзБука», 2003. С. 95–96.
- Савиных Н.П. О модульной организации *Veronica* L. // Матер. X Московского сов. по филогении растений М: Изд. секц. ботаники Моск. о-ва испытателей природы и каф. морфол. и систематики высших растений Моск. гос. ун-та им. М. В. Ломоносова, 1999. С. 144–147.
- Савиных Н.П. О модульной организации и исходной жизненной форме цветковых растений // Матер. конф. по морфологии и систематике растений, посв. 300-летию со дня рождения Карла Линнея (Москва, 16–19 мая 2007 г.). М.: Товарищество научн. изданий КМК, 2007. С. 209–211.
- Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Советская наука, 1952. 391 с.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высшая школа, 1962. 382 с.
- Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М., Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 146–205.
- Серебрякова Т.И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники. Сер. ботаника. ВИНТИ. - М., 1972. Т. 1. С. 84–169.
- Хохряков А.П. Жизненные формы папоротникообразных и возможные пути их эволюции // Матер. 5 Моск. совещ. по филогении растений. М.: Наука, 1976. С. 184–187.
- Хохряков А.П. Жизненные формы папоротникообразных, их происхождение и эволюция // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1979. №2. С. 251–264.
- Хохряков А.П. Растения как модульные организмы // Тр. междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб.: Диада, 1997. С.371–372.
- Хохряков А. П., Мазуренко М.Т. Основные типы модулей (метамеров) у многоклеточных растений // Тр. междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб.: Диада, 1997. С. 141–142.
- Храпко О.В. Особенности морфологии и развития подземных органов некоторых папоротников Приморского края // Ботан. журн. 1984. Т. 6, № 6. С. 861–866.

*Храпко О.В.* Папоротники хвойно-широколиственных лесов Приморского края (биология, экология, перспективы использования и задачи охраны генофонда). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1989. 124 с.

*Храпко О.В.* Папоротники юга российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 1996. 200 с.

*Храпко О.В.* Жизненные формы папоротников российского Дальнего Востока // Матер X школы по теорет. морфологии растений. Конструкционные единицы в морфологии растений (Киров, 2-4 мая 2004 г.). Киров, 2004. С. 231-232.

*Шафранова Л.М.* О метамерности и метамерах у растений // Журн. общ. биологии. 1980. Т. 41. № 3. С. 437-447.

*Шафранова Л.М., Гатиук Л.Е.* Растение как пространственно-временная метамерная (модульная) система // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. Межвузовский сб. научн. тр.: Издательство "Прометей" МПГУ им. В.И.Ленина, 1994. С. 6-8.

*Шорина Н.И.* Метамерия спорофитов папоротников в связи с их ветвлением // Актуальные вопросы ботаники в СССР: Тез. докл. VIII делегатского съезда Всесоюзного ботан. общества. Алма-Ата: Наука, 1988. С. 397.

*Шорина Н.И.* Особенности метамерии у спорофитов папоротников // Жизненные формы: онтогенез и структура. – М.: Прометей, 1993. С. 159-164.

*Шорина Н.И.* Опыт синтетического подхода к классификации биоморф папоротников // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. – М.: Прометей, 1994. С. 8-9.

*Шорина Н.И.* Из опыта синтетической классификации биоморф у спорофитов папоротников // Актуальные вопросы экологической морфологии растений. – М., Прометей, 1995. С. 24-30.

*Шорина Н.И.* Гомологии в модульной организации спорофитов папоротниковидных и семенных растений // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия. Тр. IX школы по теоретической морфологии растений "Типы сходства и принципы гомологизации в морфологии растений" (Санкт-Петербург, 31 января-3 февраля 2001 г.). СПб.: Санкт-Петербургский союз ученых, 2001. – С. 129-135.

*Шорина Н.И.* Биоморфологический и морфогенетический анализ модульной организации спорофитов и форм ветвления короткокорневищных папоротников // Биоморфологические исследования в современной ботанике: Матер. междунар. конф. «Биоморфологические исследования в современной ботанике». (Владивосток, 18-21 сентября 2007 г.). Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2007. С. 487-491.