



ОСОБЕННОСТИ БИОМОРФОЛОГИИ СПОРОФИТА *MATTEUCCIA STRUTHIOPTERIS* (L.) TOD.

Ирина И. Гуреева

Аннотация. Приведены данные по биоморфологии и анатомии спорофита равноспорового папоротника *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. Спорофит *M. struthiopteris* представляет собой летнезеленое полициклическое растение с моноподиально нарастающими ортотропными подземно-надземными розеточными ризомами, несущими вайи, расположенные розеткой, и моноподиально нарастающими длинными плагиотропными подземными безрозеточными отбегам, несущими катафиллы. Охарактеризована проводящая система розеточных ризомов и отбегов, приведены рисунки деталей анатомического и морфологического строения спорофита.

Ключевые слова: *Matteuccia struthiopteris*, спорофит, биоморфология

Томский государственный университет, Гербарий им. П.Н. Крылова; пр-т Ленина, 36, Томск, 634062, Россия; gureeva@yandex.ru

Введение

Matteuccia struthiopteris (L.) Tod. (Onocleaceae) – циркумбореальный папоротник, широко распространенный в Северном полушарии в лесной зоне и лесном поясе гор. Вид распространен в гумидных районах гор Южной Сибири (Алтае-Саянская горная область), нередко выступает доминантом и кодоминантом травяного покрова кедровых, пихтово-кедровых, пихтовых, сосново-пихтовых, сосновых, осиново-пихтовых, березово-осиновых, осиновых и березовых лесов; делит господство в травяном покрове лесов с крупными лесными папоротниками, особенно с *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, как доминант травяного покрова выступает также в приречных ивняках, рябиново-черемуховых зарослях (Гуреева 2001), является индикатором повышенного проточного постоянного увлажнения, связанного с почвенно-грунтовыми водами (Порфирьев 1975).

Материалы и методы исследований

Основные наблюдения и сбор материалов для изучения биоморфологических

особенностей проводились в период 1995-2000 гг. в северных низкогорьях Кузнецкого Алатау (Западная Сибирь, Кемеровская обл., окр. п. Новый Бериккуль) в осиново-пихтовых крупнопоротниковых лесах. Дополнительно наблюдали развитие спорофитов вида в парке «Университетская роща» (г. Томск) в 2009-2013 г. Для изучения строения ризомы спорофитов выкапывали, части ризома рассматривали под биноклем МБС-10 и зарисовывали. Для изучения строения проводящей системы ризомы очищали от почвы и «муфты» из корней, сочные ткани слегка раздавливали, затем осторожно снимали раздавленные ткани филоподиев и корней до проводящего цилиндра. Проводящая система прочная, поэтому при раздавливании она не повреждается, что делает возможным ее объемное рассмотрение. Все рисунки выполнены автором статьи.

Результаты и их обсуждение

Спорофит *M. struthiopteris* представляет собой летнезеленое полициклическое растение с ортотропными подземно-надземными розеточными ризомами, несущими вайи, расположенные розеткой,

и длинными плагиотропными подземными безрозеточными отбегами, несущими катафиллы.

Розеточные ризомы моноподиально нарастающие, радиально симметричные, в основной части ортотропные, напоминающие короткий ствол, увенчанный воронковидной розеткой из крупных (100-125 см дл.) вай. Вайи окружают крупную, плотную, вверх направленную верхушечную почку (Рис. 1 а). Верхушечная почка состоит из зачатков вай («улиток») разной степени зрелости, в центре почки находится апекс с единственной апикальной клеткой. Зональность апикальной меристемы и заложение вай описаны М.А. Романовой и В.Ю. Шалиско (2004): инициация вайи происходит в результате увеличения одной из клеток на наружной границе зоны поверхностных инициалей; вначале формируется основание вайи – филлоподий, затем зачаток вайи растет апикально и улиткообразно закручивается. То есть в онтогенезе вайи первым формируется ее основание – филлоподий, который остается живым еще долгое время после отмирания пластинки вайи и черешка и является неотъемлемой частью ризома, во многом определяя его габитус. Таким образом, филлоподий «старше» и намного долговечнее всей остальной вайи.

Зачатки вай в верхушечной почке (Рис. 1 а), вайи в розетке (Рис. 1 б) и филлоподии на ризоме располагаются очень плотно, по спирали, прикрепляясь к оси под одинаковым углом. Филлоподии уплощены в трансверсальной плоскости, по бокам с беловатыми пневматофорами (Рис. 1 f), дуговидно изогнутые (особенно у спорофиллов), у места прикрепления к ризому очень тонкие, в поперечном сечении ромбические, кверху расширяющиеся, в сечении треугольные, в самой широкой части плоско-треугольные, у перехода в черешок вновь сужающиеся (Рис. 1 g; Рис. 2 а, б). Такое строение филлоподиев дает возможность им полностью охватывать верхушечную почку, так что ее почти не видно, и создавать влажную «камеру», защищающую зачатки

вай от колебаний внешних условий. Влажность в «камере» поддерживается, кроме того, благодаря наличию на зачатках вай, особенно на самых молодых, трихом, вырабатывающих слизь. Дополнительная защита почки обеспечивается своеобразным развитием зачатков вай. На первых этапах зачатки вай развиваются одинаково: сначала закладывается и развивается филлоподий, затем – зачаток пластинки. У зачатков, оказавшихся в наружном круге после разворачивания вай текущего года развитие зачатка пластинки прекращается (абортированные зачатки – катафиллы), а боковые стороны верхней части филлоподия разрастаются (Рис. 1 h). При этом у зачатков внутреннего по отношению к ним круга зачаток пластинки развивается в обычном порядке. Таким образом, смыкающиеся своими расширенными частями abortированные зачатки являются как бы почечными чешуями, обеспечивающими дополнительную защиту внутренних зачатков. Весной у наружных зачатков отсыхает и отваливается недоразвитый зачаток пластинки, а из внутренних нормально развитых зачатков развиваются трофофиллы и, у взрослых спорофитов, – ещё и спорофиллы (Гуреева 2001). Развитие наружных зачатков с недоразвитой пластинкой (катафиллов) происходит регулярно, так что вайи *M. struthiopteris* триморфные – трофофиллы, спорофиллы и катафиллы. В розетке на периферии располагаются катафиллы, далее, по направлению к центру – трофофиллы и спорофиллы (Рис. 1 с). Ёмкость верхушечной почки весьма значительна – 30-57 зачатков, вайи образуются в довольно большом числе – 7-13 (до 18), спорофиллы развиваются не ежегодно. Спорофиллы располагаются в центре розетки вертикально, развиваются значительно позже трофофиллов – в середине лета, к осени буреют, остаются на зиму. Рассеивание спор происходит осенью и зимой, если спорофиллы выступают из-под снега, остатки спор рассеиваются весной следующего года. У некоторых спорофитов мы наблюдали вайи, имевшие нижние стерильные и верхние спороносные перья,

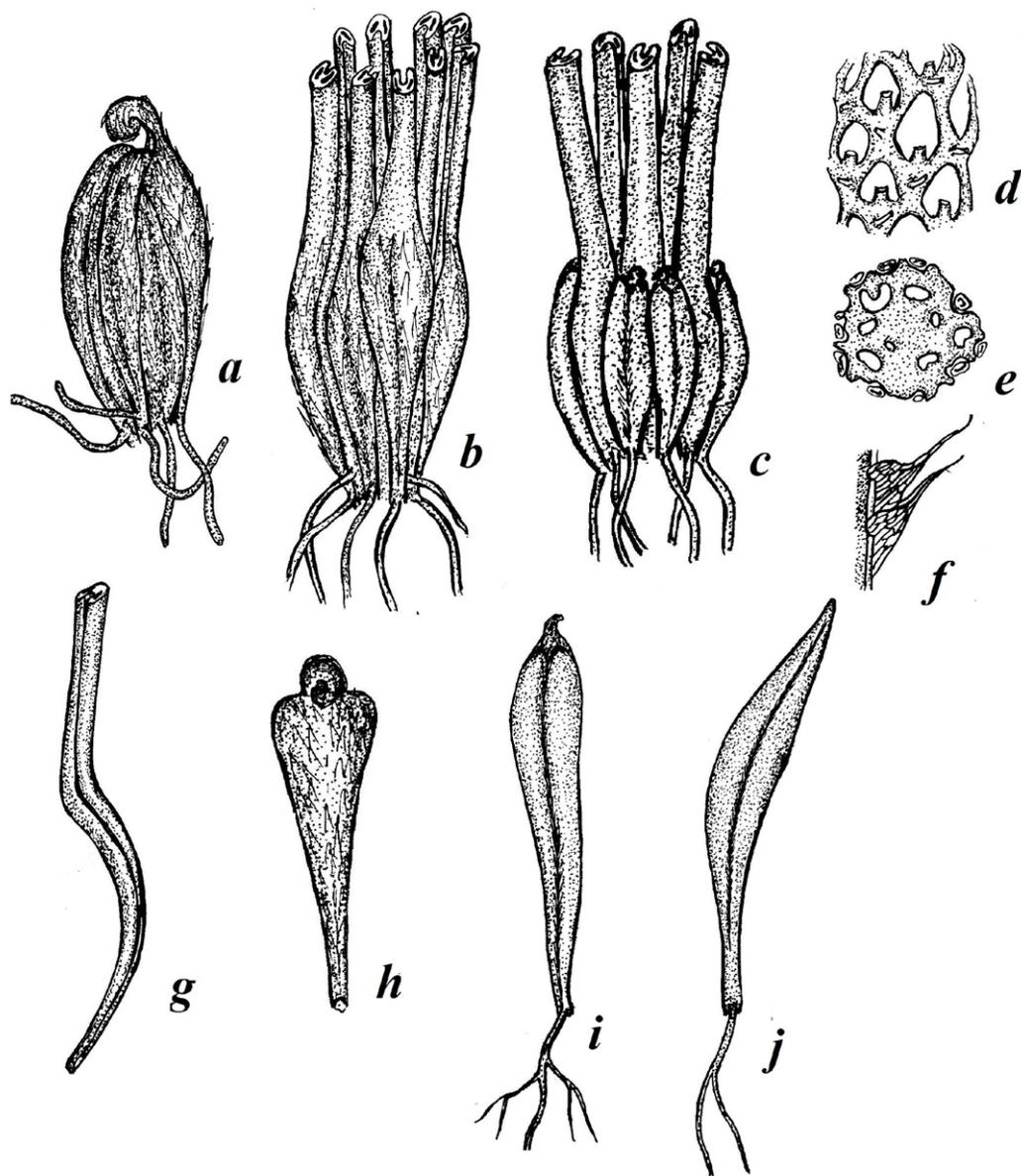


Рис. 1. Детали строения розеточного ризома спорофита *Matteuccia struthiopteris*: **a** – верхушечная почка; **b** – верхушечная почка в окружении живых вай; **c** – верхушечная почка в окружении живых вай и катафиллов; **d** – фрагмент диктиостелы розеточного ризома; **e** – розеточный ризом в поперечном сечении; **f** – край филоподия с пневматофором и чешуями; **g** – изогнутый филоподий спорофилла, переходящий в черешок; **h** – зачаток наружного круга верхушечной почки с засохшим зачатком пластинки; **i** – катафилл розеточного ризома с отмершим зачатком пластинки; **j** – катафилл в переходной зоне от отбега к розеточному ризому.

Fig. 1. Structural details of the rosette rhizome of *Matteuccia struthiopteris* sporophyte: **a** – terminal bud; **b** – terminal bud surrounded by the living fronds; **c** – terminal bud surrounded by the living fronds and cataphylls; **d** – fragment of the dictyostele of the rosette rhizome; **e** – rosette rhizome in cross section; **f** – margin of the phyllopodium with pneumatophore and scales; **g** – curved phyllopodium of sporophyll; **h** – crozier with withered germ of the frond lamina; **i** – cataphyll of the rosette rhizome; **j** – cataphyll in the transition zone from the stolon to the rosette rhizome.

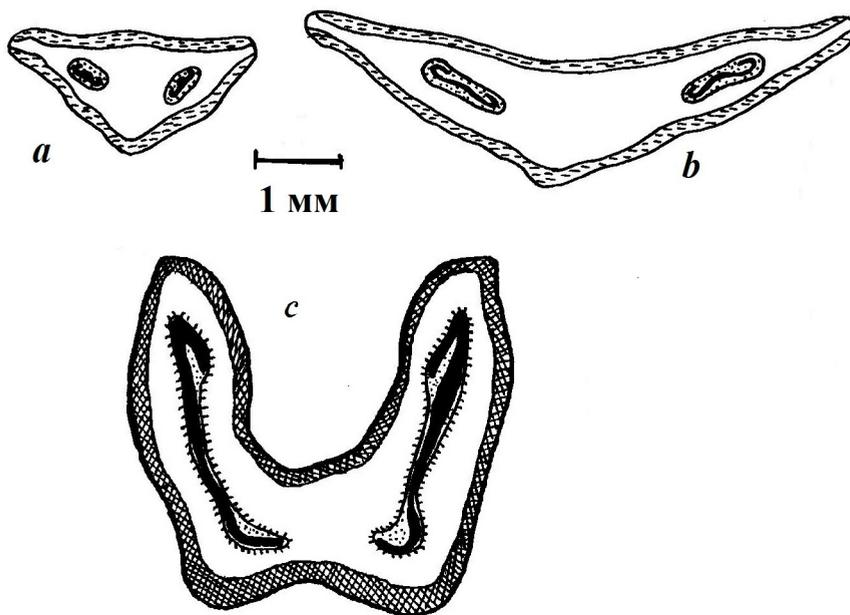


Рис. 2. Филлоподий и черешок вайи *Matteuccia struthiopteris* в поперечном сечении: **a** – в узкой части филлоподия на некотором удалении от места прикрепления к ризоому; **b** – в самой широкой части филлоподия; **c** – срез черешка спорофилла. Ксилема в проводящих пучках (показана черным цветом) 3-образной формы.

Fig. 2. Phyllopodium and stipe of the frond of *Matteuccia struthiopteris* in cross section: **a** – in the narrow part of the phyllopodium in some distance from the attachment; **b** – in the widest part phyllopodium; **c** – the sporophyll stipe in cross section. Xylem in the conducting bundles (shown in black) is 3-shaped.

или же стерильные и спороносные перья развивались с разных сторон рахиса.

Проводящая система ортотропного ризома – диктиостела. Листовые лакуны и ячейки диктиостелы ромбические, небольшие, соответствуют размерам оснований филлоподиев (Рис. 1 d). В сердцевине ризома имеются схизогенные полости (Рис. 1 e). Листовой след однолакунный, однопучковый; проводящий пучок вайи контактирует с нижней частью лакуны (Рис. 1 d). Вскоре он разделяется на 2 плоских амфикибральных проводящих пучка, которые продолжают в черешок и рахис вайи. В направлении от основания филлоподия к основанию пластинки проводящий пучок становится более крупным и плоским, ксилема в пучках на поперечном срезе имеет 3-образную (прямую и зеркальную) форму (Рис. 2).

Корни отходят от самого основания филлоподиев по 1-2; они шнуровидные, ветвящиеся; корневой след (следы)

контактирует с нижней частью листовой лакуны перед листовым следом (Рис. 1 d). В верхней части розеточного ризома образуются сильно разветвленные, густо покрытые рыжеватыми волосками воздушные корни, формирующие вокруг стволика плотную «муфту» толщиной до 2 см. Она служит дополнительной опорой «стволику», который у основания, как правило, более тонкий, а воздушные корни обеспечивают отмеченную В.И. АБРАЖКО и М.А. АБРАЖКО (1992) устойчивость особей к длительному затоплению и ухудшению аэрации почвы.

Ветвление филогенное, происходит посредством образования отбегов, называемых также столонами (НЕХЛЮДОВА и ФИЛИН 1993; РОМАНОВА и ШАЛИСКО 2004) (Рис. 3). У *M. struthiopteris* отбегии длинные (до 1,5-3 м), плагиотропные, образуются в междоузлиях розеточного ризома у самого основания филлоподиев (Рис. 3 а, с). Отбегии могут формироваться

в разных частях ортотропного розеточного ризома, но обычно развиваются те из них, которые образовались в базальной части. Это дало основание Н.И. Шориной (1994) назвать ветвление спорофитов этого вида базиризомным. Изредка в природе удавалось наблюдать отбеги, образовавшиеся на «стволике» над поверхностью почвы; такие отбеги растут геотропно внутри «муфты» из корней, углубляются в почву и далее растут уже плагиотропно. В начале развития отбег лишен вай, затем его апекс начинает отчленять примордии, из которых развиваются не настоящие вайи, а катафиллы. Катафиллы отбега состоят только из филлоподия, имеющего разросшееся основание и заостренную верхушку (Рис. 3 а, с). Ранние этапы развития катафилла отбега и вайи розеточного ризома совпадают, но апикальная клетка катафилла столонов прекращает деление, в результате чего катафилл имеет заостренную форму (Романова и Шалиско 2004). То есть пластинка на катафиллах отбегов не закладывается изначально, чем они отличаются от катафиллов розеточных ризомов, у которых она закладывается, но потом отмирает и засыхает (см. Рис. 1 h, i).

Стела отбегов проходит 3 этапа формирования: безлистному этапу соответствуют С-образная гапlostела, затем – соленостела (сифоностела), начало формирования катафиллов приводит к образованию диктиостелы (Рис. 3 f-h). Диктиостела плагиотропного отбега, в отличие от диктиостелы розеточного ризома, характеризуется длинными листовыми лакунами, соответствующими разросшимся основаниям филлоподиев, и слабо развитой сердцевинной. Листовой след катафилла однолакунный, двухпучковый, каждый из двух пучков контактирует с двумя меристелами в средней наиболее широкой части лакуны (Рис. 3 b, d). В начале развития катафиллы зеленоватые, сочные, затем становятся твердыми, с окрашенными в черный цвет покровными тканями. Катафиллы располагаются спирально по формуле $1/3$, каждый катафилл несет

у основания 1-2 разветвленных корня. Катафиллы образуются на отбеге до тех пор, пока его верхушка не изменит направление роста с плагиотропного на ортотропное, после чего начинает развиваться розеточный ризом, несущий нормальные зеленые вайи (Гуреева 2001).

В переходной зоне в основании формирующегося розеточного ризома всегда находятся катафиллы, подобные катафиллам отбега, но с уменьшенными основаниями филлоподиев (см. Рис. 1 j). При изменении нарастания на ортотропное меняется и филлотаксис от $1/3$ к $2/5$ или, у крупных особей – $3/8$ (Нехлюдова и Филин 1993). Благодаря постепенному моноподиальному ортотропному нарастанию, формируются розеточные ризомы, в базальной части которых вновь образуются отбеги, которые, в свою очередь, вновь образуют розеточные ризомы. Таким образом, боковые ризомы имеют длинную плагиотропную часть – отбег, и короткую ортотропную – розеточный ризом. Обычно у одного спорофита образуется 1-4 плагиотропных отбега, способных перейти к розеточной форме роста.

Увеличению числа столонов у розеточных ризомов способствуют повреждение апекса, удаление или отмирание всей верхушечной почки; у спорофитов, верхушечная почка которых повреждена вредителями наблюдается увеличение числа отбегов. М.В. Нехлюдова и В.Р. Филин (1993) приводят пример активизации формирования столонов у розеточных ризомов с отмершей верхушечной почкой, они же сообщают о ветвлении столона при повреждении его верхушки, чего нам в природе наблюдать не удалось.

Отбеги *M. struthiopteris* многолетние, катафиллы и корни на них долгое время остаются живыми, так что отдельные ортотропные розеточные ризомы оказываются связанными между собой плагиотропными отбегами. Однако со временем происходит разрушение отбега, отделение его от материнского розеточного ризома, и дочерний розеточный ризом

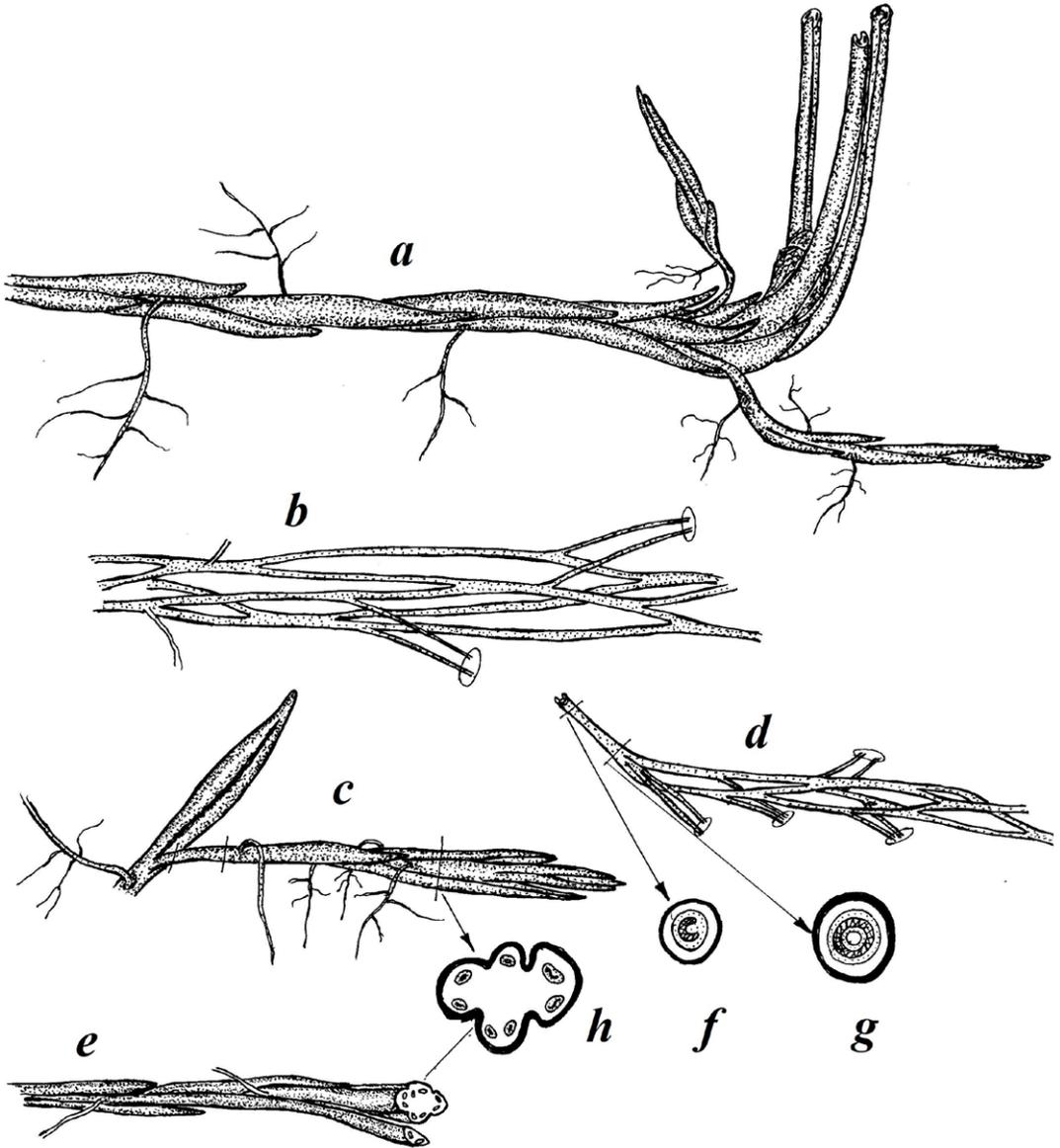


Рис. 3. Детали строения отбega спорофита *Matteuccia struthiopteris*: **a** – отбег с формирующимся розеточным ризомом и двумя новыми отбегами в его основании; **b** – диктиостела отбega с длинными двухпучковыми листовыми лагунами; **c** – катафилл у основания розеточного ризома с начавшим формироваться новым отбегом; **d** – диктиостела нового отбega; **e** – участок отбega с катафиллами и корнями; **f-h** – поперечные срезы в разных частях молодого отбega (**f** – гапlostела; **g** – солeностела; **h** – диктиостела).

Fig. 3. Structural details of the rosette rhizome of *Matteuccia struthiopteris* sporophyte: **a** – stolon with emerging rosette rhizome and two new stolons at its base; **b** – dictyosteles of the stolon with long leaf gaps with two conducting bundles; **c** – cataphyll at the base of the rosette rhizome with new emerging stolon; **d** – dictyostele of the new stolon; **e** – part of the stolon with cataphylls and roots; **f-h** – cross sections in different parts of the young stolon (**f** – gaplostele; **g** – solenosteles; **h** – dictyosteles).

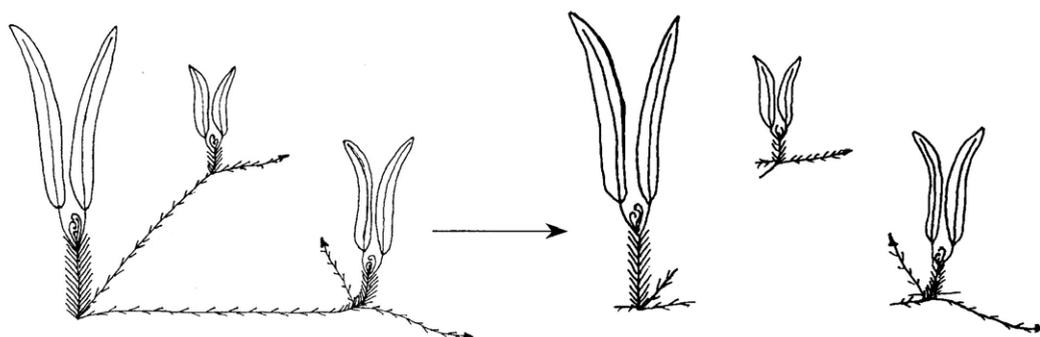


Рис. 4. Схема вегетативного размножения спорофита *Matteuccia struthiopteris*.

Fig. 4. Scheme of vegetative reproduction of the *Matteuccia struthiopteris* sporophyte.

(спорофит) оказывается самостоятельным. Таким способом происходит вегетативное размножение. Вегетативное потомство омоложено, по сравнению с материнским спорофитом, дочерние спорофиты по уровню развития соответствуют иммаатурной или виргинильной, очень редко – ювенильной стадиям онтогенеза. Они растут в течение ряда лет, пока сами не начинают формировать отбеги (Рис. 4).

Благодаря таким биоморфологическим особенностям спорофитов, ценопопуляции *M. struthiopteris* состоят в основном из спорофитов вегетативного происхождения. Формирование гаметофитов в природе – большая редкость. Это объясняется тем, что содержащие хлоропласты споры этого вида физиологически активны сразу после созревания, не имеют периода покоя и быстро теряют жизнеспособность (Стеценко и Шевченко 1988; Ренсе 2000). Кроме того, отсутствие спорофитов спорового происхождения считается следствием высокого генетического груза (Клековский 1988). Тем не менее, существование популяций этого вида в значительно отстоящих друг от друга местообитаниях не может быть объяснено иначе, как только спорным размножением. Очевидно, время от времени, при складывающихся благоприятных условиях спорофиты все же образуются спорным путем. В этом нам удалось убедиться, когда в 2009 г. была обнаружена возникшая из спор

популяция *M. struthiopteris* на вновь разбитом газоне парка Томского государственного университета «Университетская роща» через 2 года после завоза туда почвы, оставшейся незасеянной. Было установлено, что формирование первых отбегов начинается у спорофитов спорового происхождения по достижении ими виргинильной стадии онтогенеза. Первые отбеги слабые, тонкие, короткие.

В целом же, в природе в отсутствие гаметофитов ценопопуляции *M. struthiopteris* представлены только спорофитами. Благодаря описанным биоморфологическим особенностям все спорофиты в популяции являются потомками немногих спорофитов спорового происхождения, последовательные вегетативные поколения которых могут существовать на занятой территории неопределенно долго. Отдельные «стволики» располагаются более или менее равномерно по площади ценоза. В целом популяция представляет собой сеть из переплетающихся между собой плагиотропных отбегов, в «узлах» которой находятся ортотропные «стволики».

Равномерное распределение по площади ценозов обусловлено, по-видимому, явлением, называемым экологическим тропизмом органов вегетативного размножения (Любарский и Полуянова 1984), позволяющим вегетативно-подвижному растению «ориентироваться» в среде по градиенту напряженности факторов

и «искать» лучшие направления для локализации дочерних организмов. Когда все свободные ниши заняты, растение это «чувствует»; в культуре при ежегодном удалении молодых растений, находящихся рядом с материнской особью, последняя ежегодно образует новые столоны (Нехлюдова и Филин 1993).

В природных популяциях плагиотропные отбеги переходят к ортотропному росту в местах с меньшей напряженностью фитогенного поля других розеточных ризомов, несущих вайи, в результате чего они располагаются на более или менее равном расстоянии друг от друга. В процессе «поисков» свободного места отбеги могут достигать значительной длины. В целом, такой тип организации ценопопуляций папоротников был описан нами (Гуреева 2001; GUREYEVA 2003) и назван *Matteuccia*-типом (Гуреева 2007).

Исследования проведены в рамках грантов РФФИ (№ 13-04-01715) и гранта Президента РФ для поддержки ведущих научных школ (НШ-324.2014.4).

Цитируемые источники

- АБРАЖКО В.И., АБРАЖКО М.А. 1992.** Водный режим папоротников в сообществах коренных еловых лесов. *Ботан. журн.* 77 (2): 25–36.
- ГУРЕЕВА И.И. 2001.** Равноспоровые папоротники Южной Сибири. Систематика, происхождение, биоморфология, популяционная биология. Издательство Томского университета, Томск.
- ГУРЕЕВА И.И. 2007.** Принципы организации ценопопуляций лесных равноспоровых папоротников в Южной Сибири. *Труды Первой российской птеридологической конференции и школы-семинара по птеридологии (Томск – Барнаул, 20–30 августа 2007 г.):* 41–54. Изд-во Том. ун-та, Томск.
- ЛЮБАРСКИЙ Е.А., ПОЛУЯНОВА В.И. 1984.** Структура ценопопуляций вегетативно-подвижных растений. Изд-во Казанского ун-та, Казань.
- НЕХЛЮДОВА М.В., ФИЛИН В.Р. 1993.** Страусник обыкновенный. *Биологическая флора Московской области* 9 (1): 4–31.
- РОМАНОВА М.А., ШАЛИСКО В.Ю. 2004.** Анатомическое строение ортотропных и плагиотропных корневищ *Matteuccia struthiopteris* и *Dryopteris carthusiana*. *Вестник СПбГУ. Сер. 3* 3: 28–35.
- ПОРФИРЬЕВ И.С. 1975.** К синэкологии страусника обыкновенного, индикатора почвенно-грунтовых вод. В кн.: Галазий Г.И., Бейдеман И.Н., Водный обмен в основных типах растительности СССР, как элемент круговорота вещества и энергии: 337–342. Наука, Новосибирск.
- СТЕЦЕНКО Н.М., ШЕВЧЕНКО С.И. 1988.** Биохимические аспекты потери жизнеспособности спор папоротников сем. Onocleaceae. *Бюлл. ГБС* 151: 58–61.
- ШОРИНА Н.И. 1994.** Экологическая морфология и популяционная биология представителей подкласса Polypodiidae. Автореф. дисс... докт. биол. наук. Москва.
- ГУРЕYEVA I.I. 2003.** Demographic studies of homosporous fern populations in South Siberia. In: CHANDRA S., SRIVASTAVA M. (eds), *Pteridology in the new millennium. NBRI Golden Jubilee Volume 32:* 341–364. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht – Boston – London.
- КЛЕКОВСКИЙ Е.Ж. 1988.** Progressive cross- and selfsterility associated with aging in fern clones and perhaps other plants. *Heredity* 61 (2): 247–253.
- PENCE V.C. 2000.** Survival of chlorophyllous and nonchlorophyllous fern spores through exposure to liquid nitrogen. *Amer. Fern J.* 90 (4): 119–126.

PECULIARITIES OF BIOMORPHOLOGY OF THE *MATTEUCCIA STRUTHIOPTERIS* (L.) TOD. SPOROPHYTE

IRINA I. GUREYEVA

Abstract. Both data on biomorphology and anatomy of the sporophyte of homosporous fern *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. are discussed. Sporophyte of *M. struthiopteris* is polycyclic perennial plant with monopodially rising orthotropic rosette rhizome bearing large fronds and lateral plagiotropic rhizomes (stolons) bearing cataphylls. Fronds are arranged as rosette, cataphylls are arranged spirally. Vascular system of both orthotropic and plagiotropic rhizomes is characterized. The drawings of the anatomical and morphological details of the sporophyte structure are given.

Key words: *Matteuccia struthiopteris*, sporophyte, biomorphology