



УДК 581.524

ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ ОНТОГЕНЕЗА СПОРОФИТОВ *POLYPODIUM VULGARE* L.

Жанна Г. Силаева

Аннотация. Впервые для спорофитов равноспорового папоротника *Polypodium vulgare* L., произрастающего на территориях с различными экологическими условиями, выделены два надтипа поливариантности онтогенеза: структурный и динамический.

Ключевые слова: *Polypodium vulgare*, онтогенез, спорофит, популяция, поливариантность онтогенеза

Орловский государственный университет, ул. Комсомольская, 95, Орел 302015, Россия; silaevezhanna@rambler.ru

Введение

На сегодняшний день исследования онтогенеза растений различных систематических групп показывают, что особи одного и того же вида, находящиеся в одинаковых или разных условиях обитания, могут иметь разные пути онтогенеза. Поливариантность онтогенеза расширяет адаптационные возможности популяций растений и определяет их устойчивость. В свете изложенного, становится актуальным выявление различных путей онтогенеза спорофитов равноспорового папоротника *Polypodium vulgare* L.

P. vulgare обитает в лесах европейской части РФ, Кавказа, Средней Азии, Западной и Средней Сибири. За пределами РФ встречается в Европе, Малой Азии, Иране, Японии, на Гавайских о-вах, в Северной Америке, в Северной и Южной Африке и на о-ве Кергелен. Растение обычно ведет эпифитный или эпилитный, реже – наземный образ жизни.

Материалы и методы исследований

Популяции спорофитов папоротника были изучены в период с 2008 по 2013 гг. в разных частях ареала: в урочище «Чертово городище» (Калужская область); в

урочище «Чертов стул» (г. Петрозаводск); в окрестностях г. Лыткарино (Московская область); в окрестностях поселка Красная Поляна (Краснодарский край); на берегу озера Рица (Абхазия).

Проведенные исследования показали, что для *P. vulgare*, произрастающего на территориях с различными экологическими условиями, характерны разные варианты онтогенеза. Выявлено два надтипа поливариантности онтогенеза спорофитов папоротника (Жукова 2011): структурный (размерная, морфологическая и способов размножения) и динамический (ритмологическая и по темпам индивидуального развития).

Структурная поливариантность

Структурная поливариантность в виде **размерной** определяется на основе оценки мощности особей по количественным или по качественным признакам. Она ярко выражена в пределах каждой популяции и проявляется в миниатюризации особей открытых местообитаний, обитателей мелких трещин в скалах и вертикальных поверхностей породы и в значительных размерах растений из мест с оптимальными значениями ведущих экологических факторов. Так, например,

у особей кавказских популяций, ведущих эпифитный и петрофитный образ жизни, произрастающих в условиях достаточного минерального питания и увлажнения, длина вайй составляла в среднем от 18,11 см (берег оз. Рица) до 23,75 см (окрестности п. Красная Поляна). Вместе с тем, найдены растения этого же возраста, у которых длина вайй едва достигала 7,6 см (окрестности п. Красная Поляна) и 9,6 см (берег оз. Рица). Эти растения произрастали в небольших трещинках и расщелинах скал с малым количеством гумуса (хазмофиты). Такая размерная дифференциация спорофитов наблюдалась в пределах каждой изученной популяции.

Л.А. Жукова (1995) выделяет 2 модуля **морфологической поливариантности**:

1) смена алгоритмов дифференциации зачатков фитомеров конуса нарастания или их элементов; 2) изменение числа точек роста побега или корня и, следовательно, – интенсивности ветвления.

В каждой популяции можно отметить эти два модуля, которые четко проявляются в онтогенезе генеты: происходит усложнение модульной организации (Державина и др. 2011) и, следовательно, трансформация и смена жизненных форм; ярко проявляется гетеробластия; кроме того, в процессе индивидуального развития увеличивается число точек роста на ризомах, это можно наблюдать в репродуктивном периоде, когда закладываются и растут ризома, а на последующих этапах развития происходит их партикуляция.

Размерная и морфологическая поливариантности проявляются не только в вариативности размеров, форм пластинок, но и сегментов вайй. Так, морфометрические показатели пластинок вайй у спороносящих особей, обитающих в урочище «Чертов Стул», оказались ниже, чем у представителей из других географических популяций. Отличаются они и по форме пластинки: она укорочена, сегменты широко закруглены. Эта же картина наблюдается у всех северных и высокогорных популяций *P. vulgare* (Державина 2006). Такую форму *P. vulgare*

рассматривают как *P. vulgare* f. *rotundatum* Milde (Фомин 1913).

Согласно нашим исследованиям в пределах популяции в окрестностях оз. Рица пластинки вайй у средневозрастных спорофитов имели значительную длину и небольшую ширину, что вполне соответствует выделенной А.В. Фоминим (1913) *P. vulgare* f. *angustum* Fomin (18-20 см дл., 3-4 см шир.) (Силаева 2012).

Кроме этого, по форме пластинок и сегментов вайй разнятся и особи *P. vulgare*, ведущие эпифитный и петрофитный образ жизни. Эти особенности прослежены нами у экземпляров в окрестностях п. Красная Поляна. Эпифитные формы обладают крупными, удлинёнными вайями и постепенно заостренными, более или менее пальчатыми по краям сегментами – форма *P. vulgare* f. *attenuatum* Milde (Фомин 1913). Петрофиты же характеризуются расширяющейся к основанию пластинкой, на верхушке с длинным заостренным конечным сегментом. Это форма соответствует *P. vulgare* f. *commune* Milde (Фомин 1913). Эта же форма вайй отмечена для петрофитных особей в окрестностях г. Лыткарино и в урочище «Чертово Городище» (Силаева 2012).

В южной и средней частях ареала в пределах районов исследования спорофиты *P. vulgare* характеризуются значительной мощностью вегетативных органов, высокой скоростью роста и потенциальной способностью к вегетативному и споровому размножению. Растения же, обитающие на границах своего экологического ареала (северные популяции, как и высокогорные), отличает низкая скорость роста, невысокие морфометрические показатели вегетативной сферы. По-видимому, находясь в экстремальных условиях обитания, они вынуждены экономить ресурсы для процессов, обеспечивающих устойчивость и перспективность развития их популяций.

Поливариантность по способам размножения выражается в том, что в пределах каждой изученной популяции сочетаются споровое и вегетативное

размножение. Данные процессы в совокупности обеспечивают устойчивость и дальнейшее существование вида. Однако соотношение способов самоподдержания в разных популяциях различно: доминирование спорового размножения ярко выражено у кавказских популяций, а вегетативное размножение преобладало над споровым у особей, обитающих в северной части ареала (урочище «Чертов Стул»), что можно связать с неблагоприятными условиями для прорастания спор и низкой выживаемостью проростков и ювенильных растений.

Таким образом, в пределах каждой популяции *P. vulgare* можно обнаружить растения как вегетативного происхождения (раметы), так и спорового (генеты). Соотношение этих двух групп особей в каждой географической популяции различно и зависит от абиотических и биотических факторов, определяющих успешность того или иного способа самоподдержания.

Динамическая поливариантность

Динамическая поливариантность – это **поливариантность по темпам развития**, проявляющаяся в разной скорости индивидуального развития особей. Так, например, у некоторых виргинильных растений в популяции на берегу оз. Рица условный возраст достигал 20-21-го года, в то время как в других локусах он составлял 12-16 лет.

Такую же картину наблюдали и для популяции в урочище «Чертово Городище», где обнаружены иматурные особи 12-ти летнего возраста, при среднем возрасте – 3-7 лет. Найдены виргинильные особи возрастом до 20 лет, при среднем возрасте – 12-16 лет. Как правило, эти особи обитают в поселениях с высокой плотностью (до 40 особей на 1 м²). Таким образом, для *P. vulgare* из разных географических популяций характерна задержка развития в прегенеративном периоде: в иматурном и виргинильном онтогенетических состояниях (класс – *замедленное развитие*).

В урочище «Чертов Стул» были найдены особи, обладающие сорусами на вайях, напоминающих по форме вайи иматурных растений. На основании этого предполагаем, что у особей этой популяции, возможно *ускоренное развитие* с выпадением одного или нескольких онтогенетических состояний (ювенильного и иматурного).

Ритмологическая поливариантность выражается в сдвигах ритмов сезонного развития. Показано, что *P. vulgare* – вечнозеленое растение, с асинхронно развертывающимися вайями (на боковых ризомах средневозрастной особи вайи развертываются на 2-6 недель позже, чем на главном), каждая из которых живет больше года (Державина 2006).

В нижнем и среднем горных поясах Западного Закавказья вайи *P. vulgare* начинают отрастать весной в апреле месяце и растут до конца мая, причем их рост не вполне синхронен: одни завитки развертываются раньше, другие – позднее (Державина и Шорина 1985). Каждая вайя живет более года – 14-18 месяцев. В верхнем лесном и субальпийском поясах длительность жизни одной вайи сокращается до 12-13 месяцев, их весеннее отрастание происходит дружно и относительно быстро – за 3-4 недели, обычно в мае. Таким образом, этот высокогорный вариант ритма роста дает пример перехода от вечнозеленого феноритмотипа с квантированным ростом – к летнезеленому.

Подобные же тенденции изменения ритмов, т.е. синхронизация и ускорение отрастания, наблюдаются в популяции *P. vulgare*, обитающих на открытых скальных участках, где растения часто испытывают стресс из-за недостатка влаги, резких перепадов температур, перегрева и сухости воздуха. Интересно, что в подобных условиях у *P. vulgare* отмечены случаи вторичного покоя, когда вайи вообще не отрастают и длительное время (по году и более) спорофиты представлены покоящимися в земле ризомами и не имеют надземных органов. Эти факты, как было указано ранее, описаны Ю.А. Котуховым (1974) на Алтае и в Красноярском Крае и наблюдались

Н.И. Шориной в Западной Сибири на Салаирском кряже.

Во всех изученных популяциях нами отмечена одна генерация вай, живущих более года и асинхронное их развитие. Растения *P. vulgare*, обитающие в урочище «Чертов Стул», характеризуются более упорядоченным ритмом развития вай: они развертываются дружно, закладка и созревание сорусов происходят быстро и одновременно. Другими словами, на северной границе ареала особи имеют такой же ритм развития, как и высокогорные растения. По-видимому, экстремальные условия среды (короткое холодное лето) побуждают вид синхронизировать ритм сезонного развития. Это служит стабилизирующим фактором для сохранения популяции и дальнейшего её развития.

Цитируемые источники

Державина Н.М. 2006. Биоморфология и анатомия равноспоровых папоротников (эпилитов, эпифитов, земноводных и водных) в связи с адаптациогенезом: автореф. дисс... д-ра биол. наук. Москва.

Державина Н.М., Волобуев С.В., Силаева Ж.Г. 2011. Модульная организация спорофита *Polypodium vulgare* L. Ученые записки Орловского государственного университета. Орел 5 (43): 207–212.

Державина Н.М., Шорина Н.И. 1985. Об особенностях онтогенеза и сезонного ритма развития многоножки обыкновенной (*Polypodium vulgare* L.) в разных эколого-фитоценологических условиях. В кн.: Мичурин В.Г. (ред.), Экологические и популяционно-онтогенетические исследования растений: 76–98. СГПИ им. К. А. Федина, Саратов.

Жукова Л.А. 1995. Популяционная жизнь луговых растений. РИИК «Ланар», Йошкар-Ола.

Жукова Л.А. (ред.) 2011. Онтогенетический атлас растений. Т. 6. МарГУ, Йошкар-Ола.

Котухов Ю.А. 1974. Методика наблюдения за папоротниками сем. Polypodiaceae R.Br. Бюл. ГЭС 94: 10–18.

Силаева Ж.Г. 2012. Структура ценопопуляций спорофитов *Polypodium vulgare* L. (Polypodiaceae): автореф. дисс... к-та биол. наук. Орел.

Фомин А.В. 1913. Pteridophyta флоры Кавказа: Критическое систематическо-географическое исследование. Маттисен, Юрьев.

POLYVARIANTNESS OF ONTHOGENESIS OF *POLYPODIUM VULGARE* L. SPOROPHYTES

ZHANNA G. SILAYEVA

Abstract. The two main types of onthogenetical polyvariantness (structural and dynamical) for isosporous fern *Polypodium vulgare* L. which grows on the territories with different ecological conditions have been studied and described at the first time.

Key words: *Polypodium vulgare*, ontogenesis, sporophyte, population, onthogenetical polyvariantness

Oryol State University, Komsomolskaya str. 95, 302015 Oryol; silaevazhanna@rambler.ru