

О биоморфологии *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod.

On the biomorphology of *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod.

Семенов И. С., Лелекова Е. В., Коновалова И. А.

Semenov I. S., Lelekova E. V., Konovalova I. A.

Вятский государственный университет, г. Киров, Россия. E-mail: LelekovaEV1980@mail.ru
Vyatka State University, Kirov, Russia

Реферат. В настоящее время с позиций учения о жизненных формах растений, их строении, развитии в онтогенезе, распространении, экологии, биологии и эволюции исследованы многие цветковые растения. Высшие споровые, в том числе папоротники, остаются мало изученной группой. Поэтому цель настоящей работы – выяснить особенности структурной организации *Matteuccia struthiopteris* для изучения специфики вида в условиях интродукции в ботаническом саду Вятского государственного университета, расположенного в Ладожско-Вычегодском южнотаежном биоме. В ходе исследований проанализирована модульная организация побеговой системы *M. struthiopteris*. Она представлена элементарным, универсальным и основным модулями. В строении элементарных модулей выделено 8 вариантов. Они отличаются типом вай и их видоизменениями, а также наличием придаточных корней. За универсальный модуль *M. struthiopteris* принимаем полициклический анизотропный верхнерозеточный побег. В качестве основного модуля у растения выступает система моноподиально нарастающего полициклического верхнерозеточного побега с боковыми подземными столонами. В результате образуется недолгоживущий симподий из полициклических побегов. В ходе сравнительно-морфологического описания отдельных структур побеговой системы растения, жизненная форма *M. struthiopteris* охарактеризована как вегетативно-подвижный, явнополицентрический, симподиально нарастающий розеточный столонообразующий травянистый многолетник со специализированной ранней полной морфологической дезинтеграцией; гемикриптофит.

Ключевые слова. Биоморфология, жизненная форма растения, модульная организация, полициклический побег, структурно-морфологический анализ.

Summary. Currently, many flowering plants have been studied from the standpoint of the doctrine of plant life forms, their structure, development in ontogenesis, distribution, ecology, biology and evolution. Higher spores, including ferns, remain a poorly studied group. Therefore, the purpose of this work is to clarify the features of the structural organization of *Matteuccia struthiopteris* in order to study the specifics of the species under the conditions of introduction to the botanical garden of Vyatka State University, located in the Ladoga-Vychegodsky South Taiga biome. In the course of the research, the modular organization of the *M. struthiopteris* escape system was analyzed. It is represented by elementary, universal and basic modules. There are 8 variants in the structure of elementary modules. They differ in the type of frond and their modifications, as well as the presence of subordinate roots. The universal module of *M. struthiopteris* is a polycyclic anisotropic upper-rosette shoot. The main module of the plant is a system of monopodially increasing polycyclic upper-rosette shoot with lateral underground stolons. As a result, a short-lived sympodium of polycyclic shoots is formed. In the course of a comparative morphological description of individual structures of the plant's shoot system, the life form of *M. struthiopteris* is characterized as: vegetatively mobile, yavnopolycentric, sympodially growing rosette stolon-forming herbaceous perennial with early complete morphological disintegration; hemicryptophyte.

Key words. Biomorphology, modular organization, plant life form, polycyclic shoot, structural and morphological analysis.

Введение. Страусник обыкновенный – *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. – произрастает по тенистым берегам рек и ручьев, в пойменных лесах, ольшаниках, на болотах, покрытых лесом скалах, предпочитает богатые минеральными веществами почвы (Рябина, Линерова, 2007). Это евроазиатский вид, распространенный в умеренной зоне северного полушария: в равнинных, горных лесах европейской части России, а также южных районах Сибири и Дальнего Востока, в Западной Европе, включая Средиземноморье (Высочина и др., 2013; Полуянов, Струков, 2021). Ареал страусника из европейской части бывшего СССР и современной России продолжается в Западной Сибири, где большая часть местонахождения приурочена к югу лесной зоны и Алтаю. Изолированные местонахождения в

Тургайской впадине приурочены к островным лесам по берегам озер. Далее к востоку от Алтая и Тувы нижняя граница ареала в значительной мере совпадает с Государственной границей бывшего СССР, а северная резко спускается к югу Центральной Сибири, где страусник был встречен в Саянах, на юге Средне-Сибирского плато, в Патомском нагорье и Витимском плоскогорье (Бусик, 1979).

Страусник – один из привлекательных в декоративном плане видов, использующихся в ландшафтной архитектуре открытого и закрытого грунтов. Кроме того, вегетативные органы растения содержат различные биологически активные вещества: рибофлавин, токоферол, каротин, тиамин, аскорбиновая кислота, катехины и антоцианы, растительные стеринны, стерин-гликозид, астрагалин, оксикоричные и оксibenзойные фенолокислоты (Рябинина, Линерова, 2007; Высочина и др., 2013). Поэтому его используют как добавку в пищу, однако в свежем виде рахисы страусника непригодны для употребления, т.к. содержат горечь, поэтому непосредственно перед употреблением их отваривают или консервируют (Печурина, Цапалова, 2005).

Вместе с тем, с позиций структурной организации, особенностей биоморфологии и формирования жизненной формы страусник обыкновенный изучен недостаточно полно. Значительная часть работ относительно модульного строения посвящена изучению цветковых растений (Шафранова, 1980; Савиных 1999, 2007; Хохряков, 1997; и др.). Однако в качестве объектов все чаще выступают и представители такой своеобразной группы как папоротники (Шорина, 1988, 1993, 2001a, 2001b, 2007; Державина, 1993; Романова, Борисовская, 2003; Державина и др., 2011; Лапиров, Беляков, 2019; и др.). Авторами неоднократно освещались особенности их морфологических структур и разнообразие жизненных форм (Хохряков, 1979; Шорина, 1994; Храпко, 2010; и др.). Изучая и анализируя биоморфологию растений всех систематических групп, становится возможным проследить их эволюционные взаимоотношения, устанавливать предковые формы и определять прогрессивные черты приспособлений к определенным условиям их обитания. В связи с этим, цель настоящей работы – выяснить особенности структурной организации *M. struthiopteris* для изучения специфики вида.

Материалы и методы. Материалом для исследования послужили особи и отдельные побеговые системы *M. struthiopteris*, собранные на территории ботанического сада Вятского государственного университета, расположенного в Ладожско-Вычегодском южнотаежном биоме (Биоразнообразие ..., 2020). Отдельные структуры побеговых систем изучали с помощью бинокля Микромед МС-2-ZOOM со встроенным видеоокуляром.

Особенности биоморфологии страусника обыкновенного изучены с учетом классических методов и современных подходов. Так, за основу принят сравнительно-морфологический метод описания отдельных структур, разработанный И. Г. Серебряковым (1948, 1949, 1952, 1954). Модели побегообразования описаны с позиций Т. И. Серебряковой (1981); модульная организация – с учетом положений Н. П. Савиных (2002, 2008). Жизненная форма растения охарактеризована с учетом подходов И. Г. Серебрякова (1962, 1964), С. Raunkiaer (1934), а также с позиций множественной синтетической классификации (Мейен, 1978; Шорина, 1994; Савиных, 2003). Характеристику жизненной формы проводили по признакам, предложенным Н. П. Савиных (2003): степень вегетативной подвижности (вегетивно-подвижный, вегетивно-неподвижный, вегетивно-слабоподвижный); число центров воздействия на среду (моноцентрический, неявнополицентрический, явнополицентрический, ацентрический); длительность жизни особи (многолетник, малолетник, однолетник, однолетник / малолетник вегетативного происхождения); длительность жизни надземных осей (древесные растения, полудревесные растения, травянистые растения); тип побеговых систем по способу нарастания (моноподильные, симподильные); тип подземных органов (корневища, клубни, столоны); тип (специализированная, неспециализированная), время (ранняя, нормальная, поздняя) и степень (частичная, полная) морфологической дезинтеграции.

Результаты и их обсуждение. Вслед за некоторыми авторами (Нехлюдова, Филин, 1993) и по собственным наблюдениям, определяем страусник обыкновенный как крупное розеточное растение с утолщенным, бурым вертикальным побегом – корневищем. Оно окружено плотным чехлом придаточных корней и длинных обратнolанцетных оснований вай. Отмирая, последние постепенно разрушаются, корневище истончается и приобретает вид заостренного книзу конуса. Верхушечная почка полициклического побега продолжает его моноподильное нарастание в течение длительного времени. Она содержит от 5–10 до 20 разновозрастных зачатков вай, включая апекс. Зачатки вай реализуются в течение нескольких лет. Они покрыты чешуйками и волосками для защиты от механических воз-

действий и давления друг на друга, большая часть из них опадает в процессе разворачивания почки. Волоски короткие, простые, могут вырабатывать слизь, служащую барьером от микроорганизмов и препятствующую высыханию листовых зачатков. Чешуйки изогнутые, до 15 мм в длину и 3 мм в ширину, в основании напоминают форму сердца и обычно заканчиваются волоском. С наружной стороны почка плотно прикрыта катафиллами.

На корневище (побег n порядка) страусника развиваются почки возобновления. Число зачаточных структур в них на начальных этапах развития невелико; по массе преобладает зачаток оси (Шорина, Державина, 2015). Почки возобновления реализуются в горизонтально нарастающие черно-бурые столоны 10–40 см длиной и 0,3–0,8 мм толщиной (побеги $n+1$ порядка). Метамеры столонов с длинными тонкими междоузлиями, мелкими, плотно прилегающими, буро-зелеными или этиолированными листьями, защищающими подземные структуры растения, и многочисленными ветвящимися придаточными корнями. Почка на верхушке столона покрыта чешуевидными листьями, выполняющими защитную функцию. Столон нарастает подземно в течение двух лет. К окончанию второго сезона верхушечная почка столона, находящаяся на глубине 5–10 см, утолщается. Она защищена катафиллами и содержит многочисленные зачатки вай. С весной нарастание столона сменяется с плагитропного на ортотропное с выходом на поверхность субстрата и развитием вай. Рахисы *M. struthiopteris* появляются весной: бледно-зеленые, свернутые в улитку, расположенные в форме бокала на верхушке побегов вблизи верхушечной почки.

Описанные выше типы почек в онтогенезе спорофита взаимосвязаны. С точки зрения современной модульной концепции морфогенеза основных конструкционных единиц растений, терминальные почки гипогенных 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 (Шорина, 2008).

На апикальном участке побега *M. struthiopteris* формируются два типа вай: стерильные ассимилирующие трофофиллы и темнеющие к моменту созревания спорофиллы (Gureyeva et al., 2018). Стерильные вайи зеленые, дважды перисто-рассеченные с легким опушением у основания и заостренные к вершине пластинки, достигающей 1,7 м в длину. Они образуются на метамерах побега с короткими междоузлиями и формируют правильной формы воронку. По своему строению на начальных этапах развития они сходны с листьями проростка, что говорит об омоложении дочерних особей. Спорофиллы у страусника в культуре появляются на 2–3 год после образования трофофиллов. Это короткие, однажды перисто-рассеченные спороносные вайи бурой окраски. Спорофиллы свернуты до средней жилки. Это защищает расположенные на них сорусы округлой формы. Спороносные вайи 25–60 см в длину и 5–7 см в ширину, почти прямостоячие, довольно жесткие, постепенно меняющие окраску с тускло-зеленоватой до темно-бурой. В редких случаях образуются вайи, у которых нижние сегменты абсолютно стерильны, а верхние спороносные, или наоборот. С наступлением осени трофофиллы начинают увядать, а спороносные остаются на зимовку. Низкие зимние температуры способствуют сохранению жизнеспособности спор (Khrapko, Tsarenko, 2015). Весной с наступлением благоприятных условий (температура воздуха должна достигать не менее 9–10 °C) споры освобождаются и прорастают в заросток.

Относительно модульной организации можно заключить, что значительная часть работ в этой области посвящена цветковым растениям (Хохряков, 1997; Савиных, 1999; и др.). Однако в качестве объектов для подобных работ могут выступать и высшие споровые, в том числе папоротники (Шорина, 1988, 1993, 2001, 2007; Храпко, 2004; Державина, 2011). Во внешнем облике папоротников также выделяются повторяющиеся единицы – структурные элементы, которые соответствуют понятию «модуль». Вслед за Н. Н. Марфениным (1999), считаем, что модули могут быть разного ранга. Изучая их, возможно сравнить гомологичные структуры в ходе онтогенеза одной особи, а также у разных жизненных форм растений.

Наше исследование показало, что элементарные модули *M. struthiopteris* – участки побега с узлом, листом (вайей), пазушной почкой, придаточными корнями и нижележащим междоузлием – представлены следующими вариантами (в направлении апикального участка полициклического побега к базальному): 1) участок корневища с редуцированной вайей (верхушечная почка полициклического

побега снаружи покрыта видоизмененными редуцированными вайями, которые выполняют защитную функцию, не развиваются и отмирают с окончанием периода вегетации); 2) участок корневища с трофофиллом; 3) участок корневища со спорофиллом; 4) участок корневища с трофофиллом и придаточными корнями (участок побега, на котором развиваются трофофиллы, располагается ниже участка со спорофиллами и имеет в текущем сезоне придаточные корни); 5) участок корневища с отмершим трофофиллом и придаточными корнями; 6) участок корневища с отмершим спорофиллом и придаточными корнями; 7) участок корневища с отмершим трофофиллом, придаточными корнями и пазушной почкой, реализующейся в побег $n + 1$ порядка; 8) участок корневища с длинным междоузлием, узлом и придаточными корнями (метамеры недолгоживущего геофильного столона с длинными междоузлиями).

Некоторые авторы (Храпко, 2004) выделяют структуры (метамеры), соответствующие понятию «элементарный модуль» с вайями со спороносными сегментами, без определения таковых с исключительно вегетативными. Очевидно, что данный вопрос требует дальнейшего изучения.

Элементарные модули слагают структуру универсального модуля – одноосного побега, образованного в результате деятельности одной апикальной меристемы. У *M. struthiopteris* он представлен анизотропным моноподиально нарастающим полициклическим верхнерозеточным побегом. Его базальный участок включает метамеры с длинными междоузлиями и покрыт чешуевидными листьями. К моменту формирования надземного розеточного участка с вайями он, как правило, частично разрушается. Именно за счет этого осуществляется нормальная полная морфологическая дезинтеграция особи. Функция данного участка полициклического побега – вегетативное размножение и расселение.

Основной модуль побеговой системы *M. struthiopteris* – пространственно-временная структура, формирующаяся на основе целого универсального модуля или его части и закономерно повторяющаяся в строении зрелых генеративных особей – быстро разрушающийся симподий из моноподиально нарастающих верхнерозеточных анизотропных полициклических побегов. Относительно небольшое число модулей свидетельствует о слабой вариабельности структур *M. struthiopteris*.

Таким образом, с учетом вышеизложенного, жизненную форму *M. struthiopteris* характеризуем как вегетативно-подвижный, явнополицентрический, симподиально нарастающий верхнерозеточный столонообразующий травянистый многолетник со специализированной ранней полной морфологической дезинтеграцией; гемикриптофит. В результате достаточно раннего обособления дочерних особей целостность симподия нарушается. Материнский полициклический побег n порядка продолжает моноподиальное нарастание с последующей реализацией пазушных почек и формированием следующей серии побегов $n+1$ порядка. Осеннее состояние особей *M. struthiopteris* на территории Ботанического сада позволяет утверждать о готовности особей к развитию в следующем вегетационном сезоне. Об этом свидетельствуют сформированные верхушечные почки побегов n и $n+1$ порядков.

ЛИТЕРАТУРА

- Биоразнообразие биомов России. Равнинные биомы / Г. Н. Огуреева, Н. Б. Леонова, И. М. Микляева и др. – Москва: Ин-т глобального климата и экологии имени академика Ю. А. Израэля, 2020. – 623 с.
- Бусик В. В. Сем. Onocleaceae – Оноклеевые // Флора Центральной Сибири / Под ред. Л. И. Малышева, Г. А. Пешковой. Т. 1. Оноклеевые – Камнеломковые. – Новосибирск: Наука, 1979. – С. 24–25.
- Высочина Г. И., Кукушкина Т. А. Ершова Э. А. Динамика содержания активных биологических веществ *Matteuccia struthiopteris* (Onocleaceae) в течении вегетационного периода // Растительный мир Азиатской России, 2013. – № 2(12). – С. 109–114.
- Державина Н. М. Метамерность спорофитов *Polypodium* L. s. l. // Жизненные формы: онтогенез и структура: Межвузовский сб. науч. тр. – М.: Прометей, 1993. – С. 151–155.
- Державина Н. М. и др. Модульная организация спорофита *Polypodium vulgare* L. // Ученые записки Орловского гос. ун-та. Серия: Естественные, технические и медицинские науки, 2011. – № 5. – С. 207–212.
- Латиров А. Г., Беляков Е. А. Проблемы применимости концепции модульной и структурно-функциональной организации цветковых растений к анализу структуры побегов у некоторых групп споровых растений // Журнал общ. биол., 2019. – Т. 80, № 6. – С. 427–438.
- Марфенин Н. Н. Концепция модульной организации в развитии // Журнал общ. биол., 1999. – Т. 60, № 1. – С. 6–17.
- Мейен С. В. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биол., 1978. – Т. 39, № 4. – С. 495–508.
- Нехлюдова М. В., Филин В. Р. Страусник обыкновенный // Биологическая флора Московской области. – М.: Изд-во моск. ун-та, 1993. – Вып. 9. – С. 4–31.

Печурина Н. Н., Цапалова И. Э. Папоротник страусник как перспективный вид съедобного дикорастущего сырья // Экономика, философия, педагогика, юриспруденция. Вестник КЭУ. – Караганда, 2005. – С. 27–29.

Полюянов А. В., Струков Н. О. Особенности онтогенеза гамефитов страусника обыкновенного (*Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod.) в условиях разной густоты посева спор // Разнообразие растительного мира, 2021. – № 1(8). – С. 5–17.

Романова М. А., Борисовская Г. М. Три отличия элементарного метамера папоротников // Ботанические исследования в Азиатской России: Матер. XI съезда РБО (18–22 августа 2003 г., гг. Новосибирск – Барнаул). – Барнаул: АзБука, 2003. – Т. 2. – С. 95–96.

Рябинина З. Н., Линерова Л. Г. Папоротникообразные. Особенности биологии и экологии: учебное пособие для студентов педагогических вузов. – Оренбург: Изд-во ОГПУ, 2007. – 84 с.

Савиных Н. П. Побегообразование, морфогенез *Veronica gentianoides* Vahl. (Scrophulariaceae) и происхождение полурозеточных трав // Бот. журн., 1999. – Т. 84, № 6. – С. 20–31.

Савиных Н. П. Модули у растений // II Междун. конф. по анатомии и морфологии растений (г. Санкт-Петербург, 14–18 октября 2002 г.): Тезисы докл. – СПб.: Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, 2002. – С. 95–96.

Савиных Н. П. О жизненных формах водных растений // Гидрботаника: методология, методы: Матер. Школы по гидрботанике (п. Борок, 8–12 апреля 2003 г.). – Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 2003. – С. 39–48.

Савиных Н. П. Модульная организация растений // Онтогенетический атлас: науч. издание. – Йошкар Ола: Марийский гос. ун-т, 2007. – Т. 5. – С. 15–34.

Савиных Н. П. Применение концепции модульной организации к описанию структуры растения // Современные подходы к описанию структуры растений. – Киров: Вятский гос. гуманитар. ун-т, 2008. – С. 47–69.

Серебряков И. Г. Структура и ритм в жизни цветковых растений. Ч. 1. // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1948. – Т. 53, вып. 2. – С. 49–66.

Серебряков И. Г. Структура и ритм в жизни цветковых растений. Ч. 2. // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1949. – Т. 54, вып. 2. – С. 47–62.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. – М.: Советская наука, 1952. – 391 с.

Серебряков И. Г. О методах изучения ритмики сезонного развития растений в геоботанических стационарах // Докл. совещ. по стационарным геобот. исслед. – Л., 1954. – С. 145–159.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. – М.: Высшая школа, 1962. – 378 с.

Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника, 1964. – Т. 3. – С. 148–208.

Серебрякова Т. И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих трав // Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. – М.: Наука, 1981. – С. 161–179.

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. междун. конф. по анатомии и морфологии растений. – СПб.: Диана, 1997. – С. 371–372.

Храпко О. В. Жизненные формы папоротников российского Дальнего Востока // Матер. X школы по теорет. морфологии растений «Конструкционные единицы в морфологии растений» (г. Киров, 2–4 мая 2004 г.). – Киров: Вятский гос. гуманитарный ун-т, 2004. – С. 231–232.

Храпко О. В. Структурные особенности папоротников // Бюл. Ботан. сада-института ДВО РАН, 2010. – № 5. – С. 159–166.

Шафранова Л. М. О метамерности и метамерах у растений // Журн. общ. биол., 1980. – Т. 41, № 3. – С. 437–447.

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

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 и ее влияние на смежные науки. – М.: Прометей, 1994. – С. 8–9.

Шорина Н. И. Популяционная биология гаметофитов равноспоровых Polypodiophyta // Экология, 2001а. – № 3. – С. 182–187.

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» (г. Санкт-Петербург, 31 января – 3 февраля 2001 г.). – СПб.: Санкт-Петербургский союз ученых, 2001б. – С. 129–135.

Шорина Н. И. Биоморфологический и морфогенетический анализ модульной организации спорофитов и форм ветвления короткокорневищных папоротников // Биоморфологические исследования в современной ботанике. – Владивосток: БСИ, 2007. – С. 487–491.

Шорина Н. И. О гомологиях почек Polypodiophyta и Angiospermae // Вестник Тверского гос. ун-та. Серия: Биология и экология, 2008. – № 9. – С. 279–288.

Шорина Н. И., Державина Н. М. О модусах ритмологической эволюции папоротников // Turczaninowia, 2015. – Т. 18, № 1. – С. 67–81. DOI: 10.14258/turczaninowia.18.1.8

Gureyeva I. I., Feoktistov D. S., Kuznetsov A. A. The formation of the population of the fern *Matteuccia struthiopteris* in the University Grove of Tomsk University // Peer. J. Preprints., 2018. DOI: 10.7287/peerj.preprints.27302v1 (Access | rec: 29 Oct 2018, publ: 29 Oct 2018).

Khrapko O. V., Tsarenko N. A. Adaptivnye strategii dvukh vidov semeistva Onocleaceae // Sibirskiy Ekologicheskiy Zhurnal, 2015. – Т. 2. – Р. 185–192.

Raunkiaer C. The life form of plants and statistical plant geography. – Oxford: Clarendon Press, 1934. – 632 p.