

УДК 582.394

Морфологическое разнообразие орляка в Западной Сибири

Morphological diversity of bracken in Western Siberia

Романова С. Б.¹, Гуреева И. И.²

Romanova S. B.¹, Gureeva I. I.²

¹ Сибирский ботанический сад Томского государственного университета, г. Томск, Россия. E-mail: sb.romanova@yandex.ru

² Томский государственный университет, г. Томск, Россия. E-mail: gureyeva@yandex.ru

¹ Siberian Botanical Garden of Tomsk State University, Tomsk, Russia

² Tomsk State University, Tomsk, Russia

Реферат. Представлено исследование морфометрических показателей вай папоротника *Pteridium pinetorum* C. N. Page et R. R. Mill. subsp. *sibiricum* Gureeva et C. N. Page в популяциях, произрастающих в равнинных (Томская область) и горных (Кемеровская область, Алтайский край, Республика Алтай) районах Западной Сибири. Установлено, что наиболее стабильными внутри популяции являются число пар перьев и перышек, длина черешка и пластинки вайи. Число пар перьев не всегда связано с длиной пластинки вайи, так же как число пар перышек на базальном перье не связано с длиной пера. Наиболее вариабельной оказалась длина конечной доли базального пера и базального базископического перышка на базальном перье. Между популяциями *Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum*, обитающими в разных экологических условиях, наблюдаются отличия по размерам вай, в то время как форма пластинки вайи, форма и признаки базального пера остаются более постоянными.

Summary. The study of morphometrical characteristics of fronds of the fern *Pteridium pinetorum* C. N. Page et R. R. Mill. subsp. *sibiricum* Gureeva et C. N. Page in the populations growing in the plain (Tomsk Region) and mountain (Kemerovo Region, Altai Territory and Republic of Altai) territories of Western Siberia is presented. It was established, that number of pinna pairs and pinnule pairs on the basal pinna, frond lamina and stipe length are the most stable within the population. The number of pinna pairs does not correlate with the length of frond, as well as the number of pinnule pairs on basal pinna does not correlate with its length. The length of ultimate segment of the basal pinna and basal basisopic pinnule on the basal pinna is the most variable feature. There are differences in frond size between populations of *Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum* inhabiting different cenoses, while the shape of fronds and the shape and features of the basal pinna remain more constant.

Pteridium Gled. ex Scop. (орляк) – широко распространенный род папоротников, который долгое время считался представленным одним семикосмополитным видом *P. aquilinum* (L.) Kuhn. Согласно обработке, представленной R. Tryon (1941), этот единственный вид имеет сложную структуру и состоит из подвидов и разновидностей, распространенных в разных районах Земного шара. До сих пор не существует единого мнения по поводу систематической принадлежности рода (сем. Nypolepidaceae или сем. Dennstaedtiaceae), его объема и объема входящих в него видов. На данный момент в базу «The Plant List» (<http://www.theplantlist.org>) включено 11 принятых названий видового ранга, относящихся к роду *Pteridium*, ряд подвидов и разновидностей.

В последние десятилетия появился ряд работ, посвященных молекулярным исследованиям представителей рода. Согласно этим исследованиям, основывающимся на секвенировании двух маркеров хлоропластной ДНК (*trnS GGA* – *rpS4* спейсер+ген и *rpL16* интрон), в пределах *Pteridium* различают две основные клады – преимущественно лавразийско-африканскую, которая включает все таксоны, относящиеся в настоящее время к *P. aquilinum* (L.) Kuhn, и преимущественно австралийско-южноамериканскую, в которую входят *P. esculentum* (G. Forst.) Cockayne и *P. arachnoideum* (Kaulf.) Maxon (Der et al., 2009). Названные виды включают подвиды, набор которых различается у разных авторов (Page, 1976, 1995; Thomson, 2004, 2012 и др.).

В работах И. И. Гуреевой с соавторами (Гуреева, Пейдж, 2005, 2008; Gureyeva, Page, 2008; Гуреева, 2011; Гуреева и др., 2015) рассматривается точка зрения о том, что на территории Северной Евразии обитает, по крайней мере, 2 вида орляка хорошо различающиеся морфологически – *P. aquilinum* и *P. pinetorum* С. N. Page et R. R. Mill. Значительно изменились и представления об орляке, обитающем в Сибири: постепенно утвердилась точка зрения о том, что на территории Сибири распространен описанный С. N. Page и R. R. Mill (1995) из Шотландии *P. pinetorum*, в пределах которого выделены 2 сибирских подвида: *P. pinetorum* subsp. *sibiricum* Gureeva et C.N. Page из Западной Сибири (Гуреева, Пейдж, 2005) и *P. pinetorum* subsp. *sajanense* Stepanov из Западного Саяна (Степанов, 2012).

Исследования, проведенные в горных районах Средней Сибири, где орляк встречается в широком диапазоне экологических и фитоценологических условий, показали, что он здесь представлен несколькими формами (Степанов, 2010). Морфометрический анализ, выполненный с целью изучения морфологических различий орляка в местах обитания разных его форм на Западном Саяне свидетельствует, что по набору морфометрических показателей несколько отличается одна из форм (Гуреева, Романова, 2011), впоследствии описанная как самостоятельный подвид *P. pinetorum* subsp. *sajanense* (Степанов, 2012).

Целью представленной работы был анализ морфометрических признаков в популяциях *Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum*, произрастающих в равнинной и горной частях Западной Сибири.

Материалы и методы

Исследованы следующие популяции: открытое место среди старых сосновых посадок с участием березы на северо-востоке г. Томска (ТИ); открытое место среди соснового лесного массива микрорайона Академгородок в восточной части г. Томска (ТА); сосновый бор в окрестностях с. Тимирязевское (дорога в п. 86 квартал) Томского района к западу от г. Томска (ТТ); сосновый бор в окрестностях г. Новосибирска (НСК); орляковые заросли на открытой поляне в осиново-пихтовом лесу на Кузнецком Алатау в окрестностях пос. Новый Берикуль Тисульского района Кемеровской области (КБ); сосновый лес в окрестностях пос. Манжерок Майминского района Республики Алтай (РАМ); хвойный лес в окрестностях с. Пуштулим Ельцовского района Алтайского края (АКП). Полностью развернувшиеся вайи отобраны в числе 10–15 шт. случайным образом в каждой популяции орляка. Исследованы мерные, счѐтные и расчѐтные признаки, предложенные в статье И. И. Гуреевой и С. N. Page (2008). Статистическая обработка данных проводилась с использованием программы Microsoft Office Excel 2010 с вычислением среднего значения признака (M), стандартного отклонения (SD), коэффициента вариации (V). Вариабельность признака считалась слабой при $V < 11\%$, средней при $V = 11–25\%$ и сильной при $V > 25\%$ (Лакин, 1990). Для сравнения выборок методом дискриминантного анализа использована программа Statistica 10. Анализ проведен в 3 вариантах: по всем морфологическим признакам (23 признака), по расчетным признакам (5 признаков) и по признакам, характеризующим базальное перо (17 признаков).

Результаты и обсуждение

Проведѐнный анализ показал, что наиболее стабильными внутри популяции являются счѐтные признаки и размерные признаки вай. Число пар перьев и перышек на базальном пере имеет слабую изменчивость, длина черешка и пластинки вай, размеры перьев и перышек на базальном пере – слабую и среднюю, длина 2-го и 3-го перьев, базископических и акроскопических перышек на них – среднюю. Постоянство размерных признаков вай в пределах популяции объясняется особенностями жизненной формы орляка – его популяции представлены клонами, т.е. вегетативными потомками одной или нескольких особей.

Наибольшей длиной черешка и длиной пластинки отличаются две томские популяции (ТА, ТИ) и популяция из северных низкогорий Кузнецкого Алатау (КБ), которые занимают открытые места. Средняя длина пластинки вайи в этих популяциях достигает 76,7–81,8 см. Вайи популяций, растущих под пологом леса (АКП, НСК, РАМ), характеризуются меньшими размерами: средняя длина пластинки вайи находится в пределах 55,6–60,6 см. Длины базального пера, базископического и акроскопического перышек на базальном пере оказались мало отличающимися у вай из разных популяций: наибольшая и

наименьшая средние длины между популяциями различаются в 1,2 раза, в то время как наибольшая и наименьшая средние длины 2-го и 3-го перьев отличаются соответственно в 1,4 и 1,6 раз, уменьшаются и перышки на этих перьях. Это говорит о том, что пластинки вай укорачиваются за счет менее развитых 2-й и, особенно, 3-й пары перьев.

Число пар перьев не всегда связано с длиной пластинки вайи, так же как число пар перышек на базальном пере не связано с длиной пера: наибольшей средней длиной пластинки вайи характеризуется популяция на северо-востоке г. Томска (ТИ) – 81,8 см со средним числом перьев – 17, в то время как больше всего перьев у вай в популяции в окрестностях пос. Тимирязевское (ТТ) – 20, средняя длина вай равна 76,7 см. Наибольшая средняя длина базального пера отмечена у вай в популяции в окрестностях пос. Новый Бериккуль (КБ) – 49,6 см со средним числом пар перышек – 17, а наибольшее число пар перышек на базальном пере отмечено в популяции в окрестностях пос. Тимирязевское – 19, при этом средняя длина пера равна 44,1 см. Наиболее вариабельной оказалась длина конечной доли базального пера и базального базископического перышка на базальном пере: этот признак характеризуется сильной или средней изменчивостью. В абсолютном выражении средняя длина конечной доли базального пера находится в пределах 1,5–3,3 см, средняя длина конечной доли базального базископического перышка базального пера – 1,2–2,7 см.

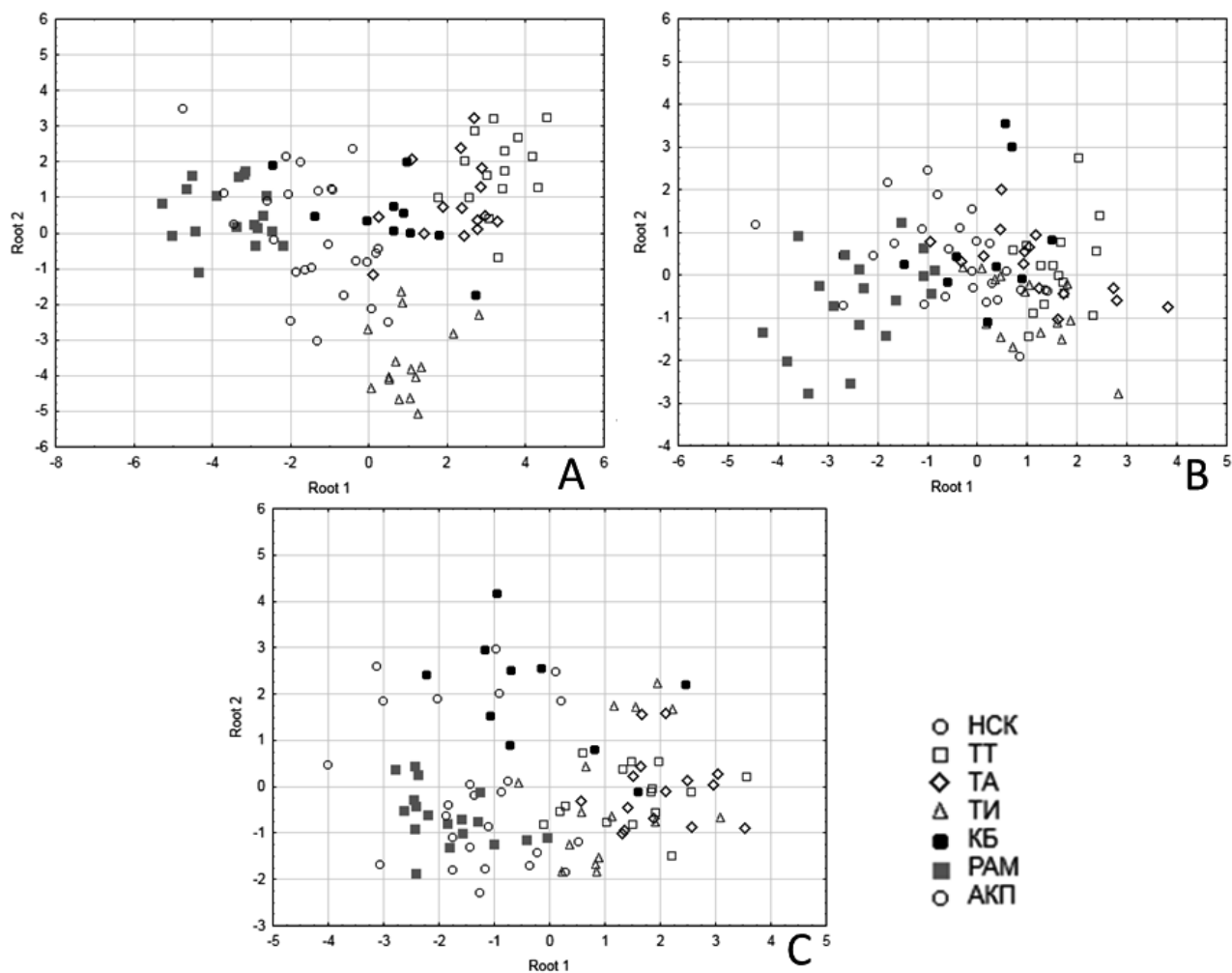


Рис. 1. Проекция объектов выборок *Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum* из Западной Сибири в осях канонических переменных, полученных в результате дискриминантного анализа по всем признакам (А), по расчетным признакам (В) и по признакам базального пера (С).

АКП, КБ, HCK, РАМ, ТТ, ТА, ТИ – аббревиатуры популяций (расшифровка в тексте).

Дискриминантный анализ по всем признакам (рис. 1, А) показал, что в целом объекты выборок разных популяций образовали общее облако, в котором каждая выборка занимает свое место, то есть выборки сгруппировались по местообитаниям. Наиболее близко друг к другу расположились выборки из Алтайского края и Республики Алтай (РАМ и АКП), 2 популяции из окрестностей г. Томска (ТА и ТТ) отделились общим облаком, отдельные облака образовали выборки из окрестностей г. Новосибирска и северо-востока г. Томска и почти в центре расположилось облако выборки из Кемеровской области (КБ). В анализе по всем морфометрическим признакам основными признаками-дискриминаторами выступают размерные показатели (размеры вай), которые зависят от местообитания. При анализе по расчетным признакам (рис. 1, В), которые в большей степени характеризуют форму вайи и перьев, и по признакам, характеризующим базальное перо (рис. 1, С), объекты всех выборок сгруппировались в общее облако, что говорит о слабом различии популяций по форме вайи в целом и по форме базального пера в частности.

Таким образом, между популяциями *Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum* обитающими в разных экологических условиях, наблюдаются некоторые отличия в размерах вайи и их частей, в то время как форма пластинки вайи, форма и признаки базального пера остаются более постоянными.

Благодарности. Исследования выполнены при поддержке РФФИ (грант № 16-04-00513).

ЛИТЕРАТУРА

Гуреева И. И. К систематике рода *Pteridium* Gled. ex Scop в России // Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики: Материалы Междунар. науч. конф., посвящ. 110-летию А.А. Уранова (31 октября – 3 ноября 2011 г., Кострома). – Кострома, 2011. – Т. 2. – С. 114–118.

Гуреева И. И., Пейдж К. Н. К вопросу о систематическом положении орляка в Сибири // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета, 2005 – № 95. – С. 18–26.

Гуреева И. И., Пейдж К. Н. Род *Pteridium* (Hypolepidaceae) в Северной Евразии // Бот. журн., 2008. – Т. 93, № 6. – С. 915–934.

Гуреева И. И., Романова С. Б. Морфометрические исследования орляка в Западном Саяне // Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики: Материалы Междунар. науч. конф., посвящ. 110-летию А. А. Уранова (31 октября – 3 ноября 2011 г., Кострома). – Кострома, 2011. – Т. 2. – С. 118–122.

Гуреева И. И., Page C. N., Романова С. Б., Улько Д. О. Морфологическое и таксономическое разнообразие орляка в Северной Евразии // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: Материалы V Междунар. науч. конф., посвящ. 130-летию Гербария им. П. Н. Крылова и 135-летию Сиб. бот. сада Том. гос. ун-та (20–22 октября 2015 г., Томск). – Томск: Издательский дом Том. гос. ун-та, 2015. – С. 64–66.

Лакин Г. Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.

Степанов Н. В. Расовое разнообразие орляка на Западном Саяне // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: Материалы IV Междунар. науч. конф., посвящ. 125-летию Гербария им. П. Н. Крылова и 160-летию со дня рождения П. Н. Крылова (1–3 ноября 2010 г., Томск). – Томск: Изд-во Том. ун-та, 2010. – С. 46–48.

Степанов Н. В. Новый подвид *Pteridium pinetorum* C. N. Page et R. R. Mill (Hypolepidaceae) из Западного Саяна // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета, 2012. – № 105. – С. 8–14.

Der J. P., Thomson J. A., Stratford J. K., Wolf P. G. Global chloroplast phylogeny and biogeography of bracken (*Pteridium*: Dennstaedtiaceae) // Amer. J. Bot., 2009. – Vol. 96, № 5. – P. 1041–1049.

Gureyeva I. I., Page C. N. The fern genus *Pteridium* in a trans-Euro-Siberian perspective – a morphological synthesis // S. C. Verma, S. P. Khullar, H. K. Cheema (Eds). Perspectives in Pteridophytes. – Dehradun: Bishen Singh Mahendra Pal Singh, 2008. – P. 243–254.

Page C. N. Taxonomy and phytography of bracken – a review // Bot. J. Linn. Soc., 1976. – Vol. 73. – P. 1–34.

Page C. N., Mill R. R. The taxa of Scottish bracken in a European perspective // Bot. J. Scotland, 1995. – Vol. 47. – P. 229–247.

Thomson J. A. Towards a taxonomic revision of *Pteridium* (Dennstaedtiaceae) // Telopea, 2004. – Vol. 10. – P. 793–803.

Thomson J. A. Taxonomic status of diploid Southern hemisphere bracken (*Pteridium*: Dennstaedtiaceae) // Telopea, 2012. – Vol. 14. – P. 43–48.

Tryon R. M. A revision of the genus *Pteridium* // Rhodora, 1941. – Vol. 43. № 505. – P. 1–70.