

МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЯ

УДК 581.4: 582.394 (571.6)
doi: 10.17581/bbgi1812

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
LEPTORUMOHRA AMURENSIS

© О.В. Храпко¹, И.А. Крещенок²

¹ Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток; ПГСХА, г. Уссурийск
e-mail: ovkhrapko@yandex.ru

² Амурский филиал Ботанического сада-института ДВО РАН, г. Благовещенск
e-mail: ikreshhenok@yandex.ru

Аннотация: Приведены данные по морфологии спорофита папоротника *Leptorumohra amurensis* (Milde) Tzvelev. Охарактеризована морфологическая структура подземных и надземных органов спорофита *Leptorumohra amurensis*. Показано разнообразие боковых побегов корневищ и различие морфологических особенностей спорофитов в различных экологических условиях.

Ключевые слова: *Leptorumohra amurensis*, спорофит, морфология, папоротники.

Дальнего Востока» (Цвелев, 1991) – длинное тонкое. А.И. Шмаков (2009) отмечает длинное ползучее корневище как характерное для представителей рода *Leptorumohra*.

Наши наблюдения показали, что морфологическая структура спорофитов *L. amurensis* в различных экологических условиях меняется, что и будет показано в настоящей публикации.

Материалы и методы

Leptorumohra amurensis – лесной папоротник, характерный для хвойных и хвойно-широколиственных лесов, встречается он также под пологом лиственных и смешанных лесов. С учетом ценологических связей вид отнесен к таежному типу ценоэлемента (Храпко, 1996). В темнохвойных лесах может играть роль доминанта травяного покрова, полностью формируя один из ярусов. Нередко входит в состав травяного яруса пихтово-еловых лесов, где способен создавать фон (Майорова, Петропавловский, 2017). В смешанных хвойно-широколиственных лесах может играть роль субдоминанта. Литературные данные (Комарова, 1992) и наши наблюдения показывают, что этот вид способен сохраняться при нарушении коренных сообществ и входить в состав вторичных растительных сообществ, формирующихся после рубок и пожаров.

В естественных местах произрастания *Leptorumohra amurensis* предпочитает затененные хорошо увлажненные участки. Средняя сомкнутость древесного полога в местах его произрастания составляет 0,4–0,7. По отношению к свету этот вид отнесен к тенелюбивым, по отношению к влажности – к мезогигрофитам (Храпко, 1996).

В работе использовались классические методы биоморфологических исследований. Материалы для исследований собирались в естественных ценозах под пологом хвойных и хвойно-широко-

Введение

Leptorumohra amurensis (Milde) Tzvelev – лепторумора амурская, является одним из характерных папоротников хвойных и хвойно-широколиственных дальневосточных лесов. На российском Дальнем Востоке она распространена только в южной материковой части и на о-ве Сахалин, за пределами нашей страны ее ареал включает страны Восточной Азии: Японию, Китай, Южную Корею.

Литературные сведения, касающиеся морфологических особенностей *L. amurensis*, немногочисленны. Это, главным образом, краткие материалы по общему морфологическому строению во флористических сводках (Ohwi, 1965; Цвелев, 1991), описание отдельных особенностей морфологической структуры (Храпко, 1996) и работа, обобщающая сведения о данном виде (Храпко, Крещенок, 2013).

Следует отметить, что в различных сводках в описаниях подземной части *L. amurensis* нет единообразия. Во флоре Японии (Ohwi, 1965) указывается, что корневище этого вида короткое, ползучее; во флоре Китая (Flora Reipublicae..., 2001) – со столонами, в сводке «Сосудистые растения советского

лиственных лесов, а также на открытых местах произрастания *Leptorumohra amurensis* на территории нескольких районов Приморского края (Дальнегорский, Шкотовский, Владивостокский), Сахалинской области (Макаровский, Корсаковский, Долинский, Поронайский). Описания проводились в затененных экотопах (под пологом смешанных и хвойных лесов) и на открытых травяных склонах. Затененные фитоценозы, в которых собирался материал для исследований, представляли собой хвойные и смешанные леса, сомкнутость крон древесного яруса (СК) составляла от 0,4 до 0,8. Для анализа были использованы растения, выращенные на коллекционном участке БСИ ДВО РАН. Исследовались гербарные образцы БСИ ДВО РАН (VBGI), Амурского филиала БСИ ДВО РАН и электронных гербарных фондов (<https://plant.depo.msu.ru/>).

Исследования проводились с использованием оборудования Центра коллективного пользования научным оборудованием (ЦКП) «Микротехническая лаборатория» БСИ ДВО РАН (Сканирующее устройство Scan 7000 (Pentacon), стереомикроскоп лабораторный Stemi DV4), а также с привлечением Коллекции живых растений открытого грунта Ботанического сада-института ДВО РАН (Коллекции и экспозиции БСИ ДВО РАН).

Результаты и обсуждение

Характеристика общей морфологической структуры

Анализ просмотренных нами образцов показал, что подземная часть спорофитов *Leptorumohra amurensis* представлена корневищем с отходящими от него подземными боковыми побегами. Основное корневище укороченное, плагиотропное, моноподиально нарастающее; на нем располагаются 2–3 сближенные вайи. Апикальная активно растущая часть – полупогруженная, как правило, на ней располагаются сближенные зачатки вай разной степени сформированности, образующие рыхлую верхушечную почку. Отходящие от основного корневища боковые побеги длинные, моноподиально нарастающие, плагиотропные, подземные (рис. 1). У *L. amurensis* эти побеги несут видоизмененные чешуевидные вайи (катафиллы), нередко побеги покрыты пленками, на них могут располагаться зачатки вай или недоразвитые вайи (рис. 2). Подобные образования у *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. называются столонами (Нехлюдова, Филин, 1993; Романова, Шалиско, 2004). Однако, поскольку одна из характерных черт столонов – их недолговечность (Жмылев и др., 2005; Коровкин, 2007), мы, вслед за И.И. Гуревой (2014), будем называть их подземными боковыми побегами или отбегами.

Надземная часть спорофитов представлена одиночными или сближенными по 2–3 вайями. Черешки обычно немного (примерно в 1,3–1,7 раза) длиннее пластинок, в нижней половине со светло-бурыми яйцевидными чешуями, близ основания темно-красно-бурые, блестящие. Пластинки вай треугольно-яйцевидные или почти 5-угольные, трижды или четырежды перисто-рассеченные, их длина немного больше или равна ширине. Перья самой нижней пары наиболее крупные и сильно неравнобокие (наружные базальные перышки в 1,5–2 раза длиннее следующих), на черешках, остальные перья ланцетные. На нижней поверхности перышек заметны извилистые волоски и характерные для вида мешковидные чешуи. Краевые зубцы с острием. Сорусы округлые с почковидными индузиями.

Морфологическая структура спорофитов в условиях лесных (затененных) ценозов

Наши наблюдения показывают, что под пологом лесных сообществ высота особей *Leptorumohra amurensis* колеблется от 30 до 60 см. Вайи мезоморфные, длина их черешка 17–43 см, ширина пластинки (18–49 см) несколько больше ее длины (15–33 см). Подземная сфера характеризуется сложной системой укороченных корневищ и их боковых побегов. Структура основного корневища сходна с уже охарактеризованной выше.

В лесных сообществах у спорофитов *Leptorumohra amurensis* были отмечены боковые побеги двух типов. На конце побегов первого типа (рис. 3) располагаются сближенные вайи, зачатки вай образуют рыхлую верхушечную почку, которая располагается в верхнем слое почвы или полупогружена. При разрушении связей между материнской и дочерними частями особи формируются раметы, которые в данном случае сходны по внешнему облику с короткорневищными папоротниками.

Подземные побеги второго типа (рис. 4) отличаются большей длиной, вайи и их зачатки на активно растущих концах этих побегов располагаются на некотором отдалении друг от друга, зачатки вай раздвинуты, вследствие чего верхушечная почка не сформирована. Активно растущая часть бокового побега располагается в приповерхностном слое почвы. При разрушении связей и отделении дочерних особей раметы сходны не с короткорневищными, а с длиннокорневищными растениями. Формирование на материнском корневище нескольких боковых побегов, а также способность к образованию боковых побегов на дочерних корневищах приводит к формированию сложной системы побегов и полицентрической особи.

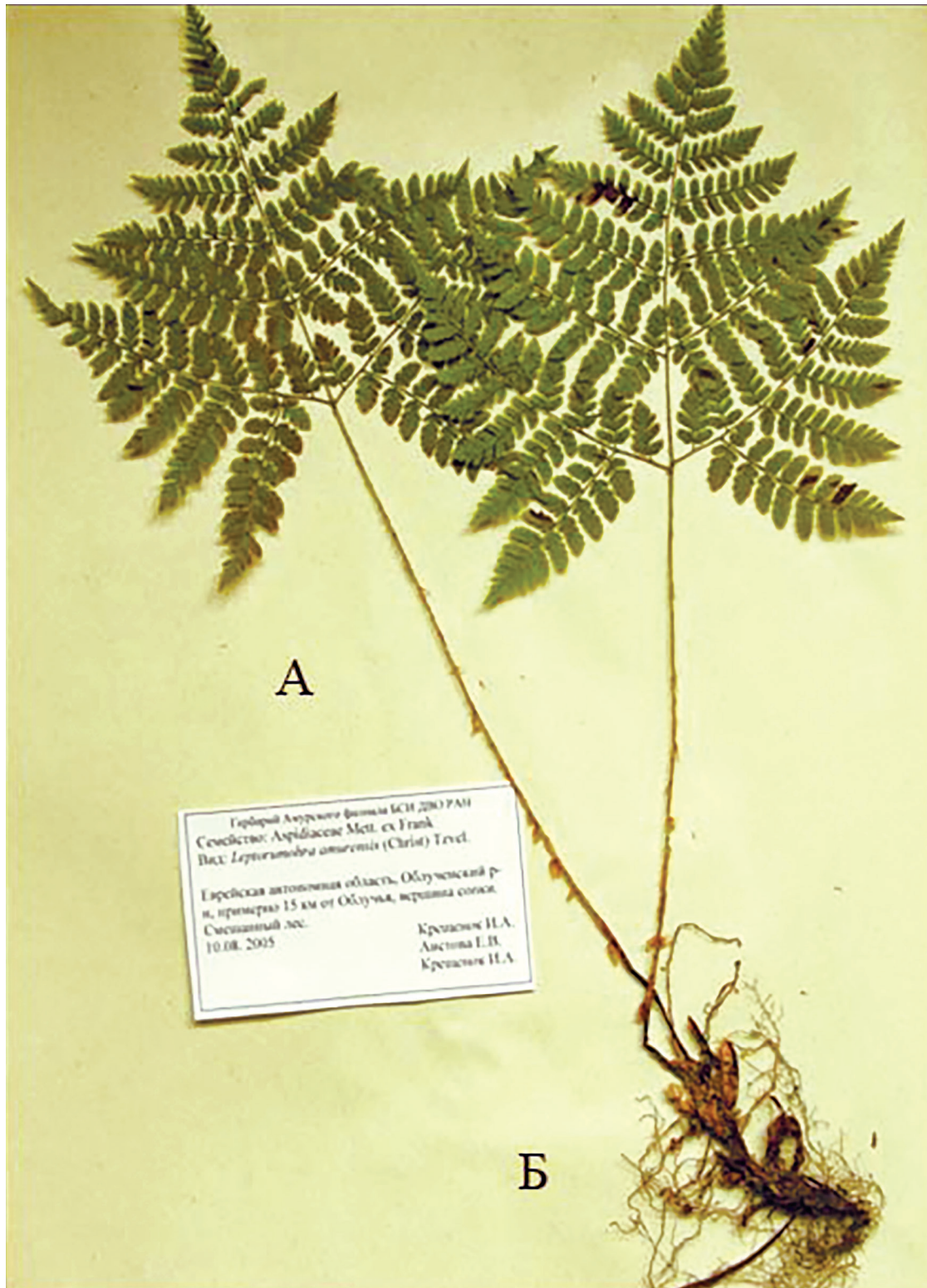


Рис. 1. Общая морфологическая структура спорофита *Leptorumohra amurensis*:
А – надземная часть; Б – подземная часть

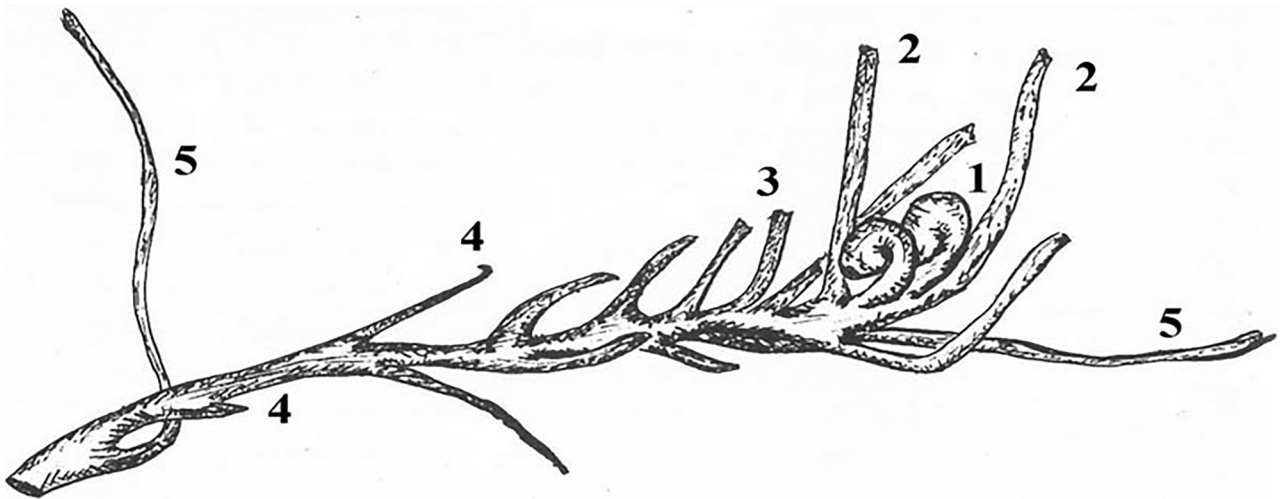


Рис. 2. Общая структура боковых побегов: 1 – зачатки вай; 2 – основания черешков живых вай; 3 – основания черешков отмерших вай; 4 – редуцированные вайи; 5 – боковые побеги 2-го порядка.



Рис. 3. Боковой побег *Leptorumohra amurensis* с укороченной апикальной частью.

Учитывая расположение активно растущей части побега, строение надземной и подземной частей, внешнего габитуса жизненная форма *Leptorumohra amurensis* в затененных экотопах может быть охарактеризована как диффузнодорозеточный столоно-

образующий полицентрический гемикроптит.

Как было показано выше, в лесных экотопах для спорофитов *Leptorumohra amurensis* характерно многократное ветвление корневища, что обеспечивает их активное разрастание и вегетив-



Рис. 4. Боковой побег *Leptorumohra amurensis* с удлиненной апикальной частью.

ное размножение. Анализируя вегетативное размножение *Leptorumohra amurensis* с использованием подходов, предложенных А.Г. Аминовой и П.Ю. Жмылевым (2008), механизм вегетативного размножения этого вида можно охарактеризовать как партикуляцию и фрагментацию. Структура

отделяемых жизнеспособных частей – либо молодая дочерняя особь (с укороченным неветвящимся корневищем), либо сформированная дочерняя особь (с системой боковых побегов). Дочерние раметы располагаются на некотором удалении от материнской. Расселение происходит активно,

при помощи плагиотропных побегов, в результате формируется полицентрическая биоморфа, отдельные центры которой обособляются после фрагментации. Поскольку у *Leptorumohra amurensis* размножение происходит без образования специализированных структур, то в данном случае можно говорить о неспециализированном вегетативном размножении с разрастанием.

Характеристика особей в условиях открытых ценозов

Иначе ведет себя лептормора в особых условиях – при полном освещении, как это наблюдалось наминахр. Жданко (Сахалинская обл., Макаровский р-н). В средней части западного склона этого хребта развиты уникальные сообщества, которые являются остатками послепожарных лесов, покрывающих ранее этот склон. Одиночные деревья и кустарники почти не затеяют почву. Напочвенных покров сформирован преимущественно лесными травянистыми растениями (майник, плауны и др.), его проективное покрытие составляет около 100 %. Высота большинства видов растений не превышает 25 см. Почва покрыта густым переплетением корневищ, стеблей плаунов, этот слой составляет 7–8 см, в нем сохраняется постоянная влажность, что, очевидно, и способствует сохранению лесных растений в составе этого сообщества. В связи со значительной инсолированностью местообитания вайи произрастающих здесь спорофитов *L. amurensis* ксероморфны, длина черешка колеблется от 9 до 14 см, ширина пластинки вайи 9–17, длина 10–12 см. Подземная сфера представлена коротким корневищем. Боковые побеги почти не образуются либо они укорочены. Спорофиты приобретают вид короткорневищных растений и по габитусу несколько напоминают *Dryopteris expansa* (C. Presl) Fras.-Jank. Et Jermy. Активно растущие части корневищ располагаются на поверхности почвы, в покрывающем ее слое корней и стеблей травянистых растений.

В результате формирования укороченных боковых побегов центры разрастания у особей сближены, можно говорить о том, что в данном случае особь представлена неявно полицентрической биоморфой. В целом же жизненную форму особей в данных экотопах можно охарактеризовать как плотнорозеточный неявно полицентрический факультативный хаметофит.

Заключение

Таким образом, для спорофитов *Leptorumohra amurensis* наиболее характерна морфологическая структура, формирующаяся в условиях затенения,

в лесных экотопах. Надземная часть таких особей представлена мезоморфными вайями, подземная – многократно разветвленным корневищем с длинными подземными плагиотропными боковыми побегами. В результате образования многочисленных боковых побегов формируется полицентрическая особь с большим числом дочерних рамет.

У *L. amurensis* можно отметить 2 типа боковых побегов: с укороченным на апикальном конце корневищем и сформированной верхушечной почкой (в этом случае рамета имеет вид короткорневищного растения); с удлиненной апикальной частью, верхушечная почка не сформирована (в этом случае рамета по структуре сходна с длиннокорневищными растением).

Многократно разветвленное корневище обеспечивает разрастание и вегетативное размножение особей. Вегетативное размножение *L. amurensis* можно характеризовать как неспециализированное с разрастанием.

Сравнивая особенности спорофитов *L. amurensis* в различных условиях, можно отметить, что в открытых экотопах размеры особей и их надземных органов меньше, чем таковых под пологом леса. Для особей, произрастающих в условиях значительной инсоляции характерны ксероморфные вайи, незначительная степень ветвления корневища, короткие боковые побеги.

Литература

- Аминова А.Г., Жмылев П.Ю. Разнообразие способов вегетативного размножения высших растений: механизмы и классификация // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы III Всероссийской научной конференции. – Йошкар-Ола; Пушкино, 2008. – 674 с.
- Гуреева И.И. Особенности биоморфологии спорофита *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. // Современная фитоморфология. – 2014. – Т. 5. – С. 135–142.
- Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпункина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. Учебное пособие. – М., 2005. – 256 с.
- Комарова Т.А. Послепожарные сукцессии в лесах Южного Сихотэ-Алиня. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1992. – 224 с.
- Коровкин О.А. Анатомия и морфология высших растений: словарь терминов. – М.: Дрофа, 2007. – 268 с.
- Майорова Л.А., Петропавловский Б.С. Пихтово-еловые леса Приморского края (эколого-географический анализ). – Владивосток: Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, 2017. – 164 с.
- Нехлюдова М.В., Филин В.Р. Страусник обыкновенный // Биологическая флора Московской области. – М.: Изд-во МГУ, 1993. – Т. 9. – Ч.1. – С. 4–31.
- Романова М.А., Шалиско В.Ю. Анатомическое строение ортотропных и плагиотропных корневищ *Matteuccia struthiopteris* и *Dryopteris carthusiana* //

Вестник СПбГУ. 2004. – Сер. 3.– Вып. 3. – С. 28–35.

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

Храпко О.В., Крещенко И.А. Лепторумора амурская — *Leptorumohra amurensis* (Christ) Tzvel. // Биология и экология растений российского Дальнего Востока. – Уссурийск: Изд-во Дальневосточного федерального университета (филиал в г. Уссурийске), 2013. – С. 7–9.

Цвелев Н.Н. Отдел Папоротниковидные *Polypodiophyta* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. – СПб.: Наука, 1991. – Т. 5. – С. 14–93.

Шмаков А. И. Определитель папоротников России. – Барнаул: РПК «Арктика», 2009. – 126 с.

Flora Reipublicae Popularis Sinicae. – Science Press, 2001. – Vol. 5 (2). – 177 p. (in sinic.)

Ohwi J. Flora of Japan. – Washington, 1965. – P. 21–108.

MORPHOLOGY CHARACTERISTIC OF LEPTORUMOHRA AMURENSIS

O.V. Khrapko ¹, I.A. Kreshenok ²

¹Botanical garden–institute Vladivostok, Russia; Primorskaya State Academy of Agriculture, Ussuriisk, Russia

²Amur branch of the Botanical Garden Institute FEB RAS, Blagoveshchensk, Russia

Data on morphology of the sporophyte of fern *Leptorumohra amurensis* (Milde) Tzvelev are discussed. Morphology structure of underground and aboveground organs of sporophyte *Leptorumohra amurensis* characterized. Diversity of lateral shoots of rhizomes and differences morphology characteristic of sporophytes in differing environmental conditions were shown

Key words: *Leptorumohra amurensis*, sporophyte, morphology, ferns.

Il. 3. Bibl. 14.