

Особенности адаптации орляка обыкновенного в Сибири

Э. А. ЕРШОВА

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: ershova_ea@ngs.ru

АННОТАЦИЯ

Выявлены эколого-биологические особенности орляка обыкновенного, позволяющие виду не только адаптироваться к условиям умеренной зоны, но и доминировать в травостое сообществ и осваивать новые территории в пределах ареала. Установлено, что экологическому оптимуму орляка наиболее полно соответствуют условия океанического климата, в Сибири он находится на северном пределе своего ареала.

Ключевые слова: орляк обыкновенный, адаптационные способности, ареал, Сибирь.

Орляк обыкновенный (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) произрастает почти на всех континентах земного шара, относится к семейству Нуроперидасеае, классу Filices, отделу Pteridophyta [1, 2]. Это древний полиморфный вид, ареал которого охватывает тропическую, субтропическую и умеренную зоны. В тропиках и субтропиках орляк произрастает в высокогорьях (до 3000 м над ур. м.), где климатические и экологические условия соответствуют умеренной зоне северных и южных широт. В условиях умеренной зоны он не поднимается выше 800–900 м над ур. м. Сравнивая ареал рода орляка [3] с ареалом различных лесообразующих пород, следует отметить, что в Северном полушарии он хорошо вписывается в ареал рода *Pinus* [4]. В Южном полушарии орляк произрастает в сообществах, образованных представителями древних хвойных из родов *Agathis*, *Araucaria*, *Podocarpus*, являющимися предками современной сосны (рис. 1). Такому широкому расселению орляка способствуют его большая морфологическая пластичность и высокая адаптационная способность.

Цель работы – выявить адаптационные особенности орляка обыкновенного, позволяющие ему в условиях Сибири не только выступать в роли доминанта, содоминанта травостоя, но и осваивать новые территории, благоприятные для его произрастания, в пределах ареала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу работы положены данные многолетних исследований автора, проведенных на территории Западной и Средней Сибири. Материал собран в процессе детально-маршрутных, полустационарных и стационарных исследований растительности региона. С целью детального выяснения вопросов экологии, биологии, морфологии орляка заложены экологические профили, где проводили массовые количественные измерения растения и его различных частей (длины черешка вайи (листа), длины и ширины листовой пластинки), определяли массу одной вайи, под-

Ершова Эльвира Александровна

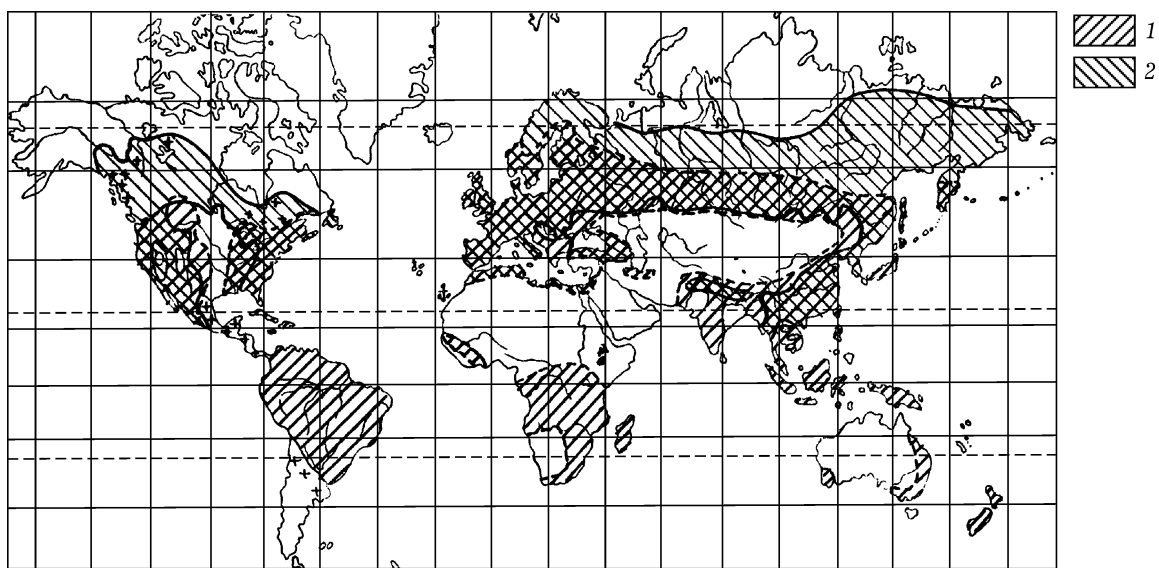


Рис. 1. Ареалы родов *Pteridium* и *Pinus*.

1 – ареал рода *Pteridium* (по Meusel, 1965), 2 – ареал рода *Pinus* (по Critchfield & Little, 1966), плюсом помечены единичные местонахождения

считывали количество их на единицу площади. По профилю проводили измерения плотности почвы и брали образцы для определения ее аэрации и кислотности. Для изучения подземных органов производили раскопку и зарисовку корневищ отдельных особей вида, определяли их длину, площадь распространения и массу на единицу площади. Обработка полевых материалов проводилась по общепринятым методикам геоботанических исследований.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В условиях Сибири орляк обыкновенный встречается в основном в светлохвойных и мелколиственных лесах и на лесных лугах, где чаще всего выступает в роли доминанта, содоминанта травостоя, определяя его структуру, фитоклимат, влияя на другие виды. Наличие его в составе травостоя темнохвойных формаций многие исследователи рассматривают как остаток травяного яруса, ранее существовавшего на этом месте соснового леса, когда сосна в силу слабой конкурентной способности была вытеснена темнохвойными породами, а орляк благодаря своим широким адаптационным возможностям в благоприятных для него условиях сохранил свои пози-

ции и успешно развивается в настоящее время. Обычно в древесном ярусе этих сообществ присутствует сосна [5–7].

Орляк обыкновенный – травянистое, длинокорневищное многолетнее растение, имеющее своеобразное морфологическое строение. Это единственный в Сибири представитель архитектурного типа акрофиллогенно ветвящихся папоротников [8]. Подобно другим дорзивентральным структурам, он обладает единственной плоскостью симметрии. Обычно на верхней стороне корневища расположены вайи (рис. 2), а от нижней стороны отходят многочисленные нитевидные корни. Корневище орляка состоит из главной оси (ось первого порядка), от которой поочередно отходят удлинённые боковые побеги второго порядка, а от них отходят укороченные боковые побеги третьего порядка (рис. 3). Главная ось корневища служит основным вместилищем запасных питательных веществ. Укороченные боковые побеги третьего порядка – листоносные, на них формируются почки возобновления. Удлиненные боковые побеги второго порядка выполняют функцию связующего звена между главной осью корневища и укороченными побегами, по ним передвигаются и в них частично откладываются питательные вещества. Общая

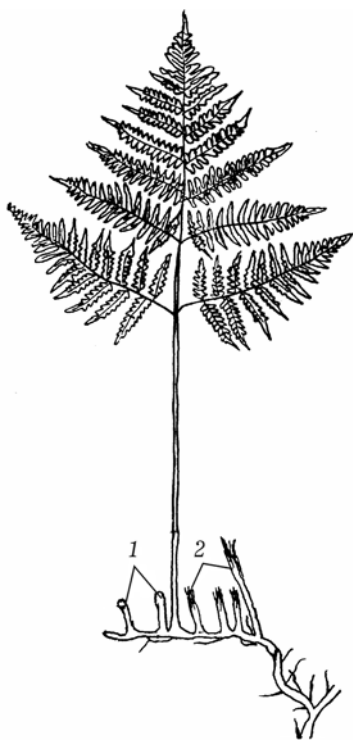


Рис. 2. Вайя орляка обыкновенного.

1 – почки возобновления; 2 – остатки отмерших вай

длина корневищ (главная ось + боковые побеги) и площадь распространения одного клона орляка колеблются в больших пределах. Наибольшая длина, отмеченная нами в районе работ, составляла 65 м, площадь распространения – 35 м² [9].

Рост корневища папоротника орляка осуществляется за счет верхушечной головки главной оси и ее боковых побегов. Ежегодный прирост его в Сибири составляет 15–70 см, для европейской части России – до 100 см [10], в условиях океанического климата он превышает 200 см [11]. Если при заморозках, механическом воздействии или старении корневища прекращается рост главной оси, то постепенно удлиненные боковые побеги начинают выполнять ее функцию, в свою очередь быстро растут укороченные побеги, они становятся удлиненными и формируют укороченные листоносные побеги. Постепенно ветвь отчуждается и образуется новая особь.

В июле на укороченных боковых побегах третьего порядка закладываются почки возобновления, из которых впоследствии развиваются вайи. Для развития полноцен-

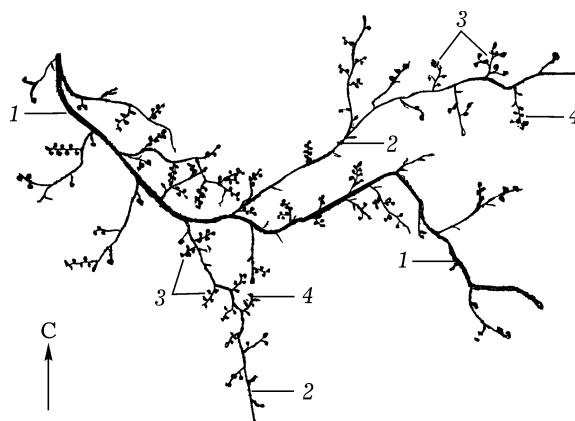


Рис. 3. Морфологическое строение корневища орляка обыкновенного (горизонтальная проекция).

1 – главная ось корневища, 2 – удлиненные боковые побеги 2-го порядка, 3 – укороченные боковые побеги 3-го порядка, 4 – почки возобновления и остатки отмерших вай

ных взрослых вай необходимо полных три года. На ранних этапах развития зачатки вай и растущие верхушки корневищ сходны по внешнему виду и строению, и лишь на следующий год на их концах появляются мелкие листовые пластинки, которые окончательно сформируются еще через год. Если же в силу каких-либо причин (заморозки, сбор побегов, механическое воздействие) погибает проросшая вайя орляка, то обычно прорастают почки третьего, а иногда и второго года генерации, формируя ювенильные листья.

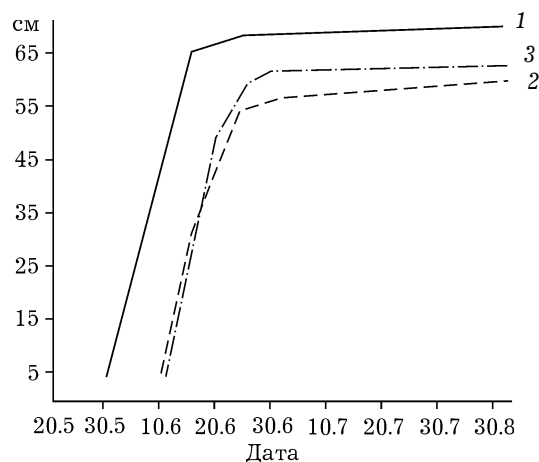


Рис. 4. Динамика роста вайи орляка.

1 – длина черешка, 2 – длина листовой пластинки, 3 – ширина листовой пластинки

Весной с наступлением положительных температур и прогреванием поверхностного слоя почвы на 8–10 °С, орляк трогается в рост. Ежедневный прирост его черешка составляет 3–6 см, но при влажной теплой погоде достигает 8–10 см (рис. 4). В это время листовая пластинка разворачивается очень медленно. К середине июня рост черешка заканчивается и ускоряются рост и развертывание листовой пластинки. В первой декаде июля вайя орляка полностью заканчивает свой рост и начинаются усиленное образование и отток в корневище запасных питательных веществ. Взрослые вайи крупные, высотой 30–160 см, расположены поодиночке, светло-зеленые, жесткие, но не зимующие. В условиях океанического климата высота вай превышает 200 см, а в тропиках иногда достигает 400 см [12]. В очертании листовая пластинка треугольная или широкояйцевидная, на верхней части однажды-, в средней дважды-, а в нижней триждыперисторассеченная.

Исследование динамики массы вайи орляка показало, что в начале вегетационного периода происходит быстрое ее нарастание в связи с ростом растения (рис. 5). Затем рост вайи прекращается, а масса медленно продолжает увеличиваться, что связано с процессом образования и накопления запасных питательных веществ. Максимальной массы вайя достигает к концу июля. Затем кривая ее массы постепенно, а в конце августа резко падает вниз, что свидетельствует об усиленном оттоке питательных веществ в корневище. Вайи постепенно начинают буреть и засыхать, хотя другие виды растений продолжают вегетировать еще дол-

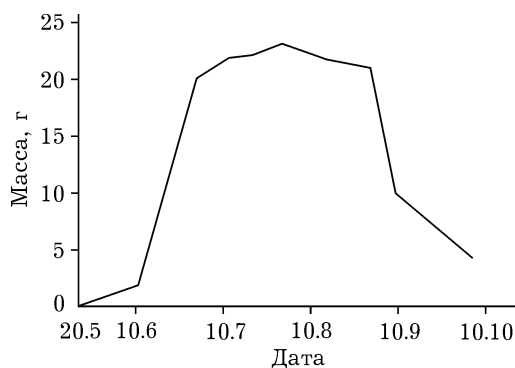


Рис. 5. Динамика массы вайи орляка



Рис. 6. Отмирание надземной массы орляка обыкновенного. Фото сделано 20.08.2007 г.

го, сохраняя зеленый цвет (рис. 6). Противоположная картина наблюдается в подземных органах. Весной основной запас питательных веществ расходуется на формирование вай, и в середине лета масса корневищ и содержание в них растворимых углеводов становятся минимальными. К середине – концу сентября корневище достигает максимальной массы. Таким образом у орляка обыкновенного происходят рост, развитие и вегетативное размножение.

Половое размножение у папоротника орляка, как и у других папоротников, происходит посредством спор. Сорусы расположены на нижней стороне листа по краю листовой пластинки. В благоприятных условиях орляк с помощью спор легко осваивает первичные, не занятые растительностью субстраты. В сомкнутых сообществах, в частности в зарослях самого орляка, споры не прорастают, здесь размножение происходит только вегетативным путем [13]. В условиях Сибири вызревание спор происходит очень

редко, исключительно в жаркое и сухое лето. Однако проростков орляка в природе мы не наблюдали, хотя споры, собранные нами и высеянные в лабораторных условиях на питательную среду, прорастали и формировали заростки. Гаметофиты орляка по сравнению с гаметофитами других папоротников очень чувствительны к теплу и влажности воздуха. При снижении температуры до $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ и падении влажности ниже 90 % они погибают [14]. Эти экологические особенности гаметофитов орляка не позволяют им зимовать в условиях континентального климата.

Распространение орляка в пределах ареала связано с определенным комплексом природных условий. Растительные сообщества с его участием в условиях Сибири приурочены к лесостепному и подтаежному районам, характеризующимся низкоргорным рельефом, умеренно прохладным, увлажненным климатом и широким распространением серых, темно-серых лесных почв, реже дерново-подзолистых и лугово-черноземных. Здесь он занимает местообитания с богатыми, теплыми, умеренно увлажненными (45–60 мм), слабокислыми или нейтральными (рН 5,0–6,4) почвами, имеющими хорошую аэрацию (40–50 %) и среднюю плотность (35–45 кг/м²) [15].

Орляк обыкновенный – мезофит, предпочитает почвы с умеренным увлажнением. Распространение его на степные участки ограничено недостатком влаги, на заболоченные – ее избытком. Иногда он встречается на осушенных болотах или на участках, где недавно началось заболачивание, сосредоточиваясь “островками” на повышениях, вблизи пней, отдельных деревьев, где отмечаются благоприятные условия аэрации [16]. Очень редко сообщества орляка контактируют с типичными экспозиционными степями, занимая подножия склонов, межсклоновые понижения, где отмечено достаточное увлажнение. Сравнительно узкую толерантность орляка к влажности почвы связывают со значительной устьичной и кутикулярной транспирацией вида [17].

Существенную роль в распространении папоротника орляка играет температурный режим воздуха и почвы. Его сообщества при-

урочены к более прогреваемым участкам. В. Л. Комаров [18] отмечал, что на Камчатке при малом распространении орляк встречался в местах с выходом термальных источников. Наиболее губительное действие на него оказывают зимние морозы, когда в силу глубокого промерзания почвы погибает незащищенная растущая часть корневища [11, 19], а также позднеосенние заморозки, когда погибают проростки вайи. Поэтому он избегает холодных местообитаний и разрастается там, где зимой формируется снежный покров не менее 40 см, который обеспечивает хорошую перезимовку растению. Прорастание вайи весной задерживается в сравнении с другими видами травостоя до установления постоянных положительных температур, а осенью они отмирают задолго до конца вегетационного периода.

Орляк относится к светолюбивым растениям и оптимального развития достигает при сомкнутости крон 0,4–0,5. На открытых местообитаниях заросли его располагаются так, чтобы в большей части дня они находились под косым затенением кронами. В сомкнутых насаждениях он приурочен к “окнам древесного стоя”, лесным полянам. Наиболее чутко на освещение реагирует листовая пластинка (рис. 7). В разреженных лесах и на лесных лугах, где сильное прямое освещение, она вытянута кверху и как бы сворачивается, защищая растение от избыточной транспирации. Длина ее значительно превышает

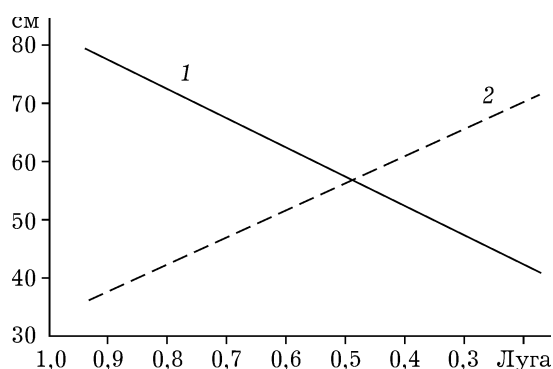


Рис. 7. Соотношение длины и ширины листовой пластинки орляка обыкновенного в зависимости от сомкнутости крон древесного яруса (по оси абсцисс).

1 – ширина листовой пластинки; 2 – длина листовой пластинки

ширину. В лесах с высокой сомкнутостью крон листовая пластинка развесистая, сильно наклонена к земле, чтобы уловить максимальное количество солнечной энергии. Ширина ее обычно превышает длину.

В условиях Сибири орляк произрастает на почвах, богатых питательными веществами, и служит показателем их плодородия. Подобная картина наблюдается и в других регионах с континентальным климатом [20]. В условиях океанического климата он хорошо растет на бедных, кислых (рН 2,8–5,0) почвах и считается видом, характерным для боров, расположенных на песках [12]. Более теплый, влажный океанический климат полнее отвечает его биологическим особенностям.

Расселению орляка в Сибири в пределах ареала способствуют другие факторы: вырубка леса, пожары, выпас скота и рекреационная нагрузка. На вырубках леса он разрастается благодаря выпадению из травостоя некоторых тенелюбивых растений, на горячих – вследствие гибели растений с поверхностной корневой системой, на рекреационных и пастбищных участках – в результате выпадения из травостоя видов, не переносящих вытаптывания. Однако чрезмерный выпас скота отрицательно действует на орляк. Наглядным примером могут служить припоселковые пастбища, где выпас скота производится с ранней весны до поздней осени. В связи с уплотнением почвы и ухудшением экологических условий орляк развивает слабые вайи, сокращается их численность и растение сосредоточивается вблизи стволов деревьев, около кустарников, где вайи менее подвержены механическому воздействию и где сохраняются более благоприятные условия аэрации почвы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе результатов изучения эколого-биологических особенностей орляка обыкновенного можно сделать вывод, что экологический оптимум его находится в условиях океанического климата, в Сибири он находится на северном пределе ареала. Здесь орляк развивает мощную корневую систему, вайи не достигают максимальных размеров,

ритмы развития не соответствуют условиям вегетационного периода, фенологические фазы очень сжаты и могут сдвигаться в разные годы в зависимости от климатических условий. В Сибири он не проходит полного цикла развития, часто выпадает фаза созревания спор, поэтому орляк размножается преимущественно вегетативным путем посредством почек возобновления, имеющих трехгодичный цикл развития. Эти адаптационные особенности орляка обыкновенного способствуют произрастанию вида в условиях Сибири, а также обеспечивают ему устойчивость, высокую конкурентную способность в сообществах и разрастание в пределах ареала.

ЛИТЕРАТУРА

1. Флора Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988. Т. 1. 199 с.
2. Шмаков А. И. Определитель папоротников России. Барнаул: Изд-во Алтайского гос. ун-та, 1999. 150 с.
3. Meusel H. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Jena, 1965. 387 S.
4. Critchfield. W. B., Little E. L. Geographic distribution of the *Pinus* of the World. Washington, 1966. 97 p.
5. Баранов В. И., Смирнов М. Н. Пихтовая тайга в предгорьях Алтая: труды Пермск. биол. НИИ. Пермь, 1931. Вып. 4. 96 с.
6. Крылов А. Г., Речан С. П. Типы кедровых и лиственных лесов Горного Алтая. М.: Изд-во АН СССР, 1967. 223 с.
7. Ершова Э. А. Связь папоротника-орляка (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) с лесными формациями Средней Сибири // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1970. Вып. 2, № 10. С. 71–75.
8. Гуреева И. И. Равноспоровые папоротники Южной Сибири. Томск: Изд-во Томского гос. ун-та, 2001. 157 с.
9. Ершова Э. А. К биологии папоротника-орляка // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1977. Вып. 1, № 5. С. 32–37.
10. Ларин И. В., Агабабян Ш. М., Работнов Т. А., Любская А. Ф., Ларина В. К., Касименко М. А., Говорухин В. С., Зафрен С. Я. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. М.; Л.: Сельхозгиз, 1950. Т. 1. 688 с.
11. Watt A. S. Contributions to the ecology of bracken (*Pteridium aquilinum*) V. Bracken and frost // New Phytologist. 1950. Vol. 49, N 3. P. 308–327.
12. Müller-Stoll W., Wolfgang R. Die Wurzelstöcke des Adlerfarns *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, und ihre Verwertung als Nahrungs- und Futtermittel // Die Pharmazie. 1949. Hf. 3. S. 122–137.
13. Шпорина Н. И., Ершова Э. А. Биологическая флора Московской области. М. Изд-во МГУ, 1990. С. 4–20.
14. Kappen L. Untersuchungen über die Widerstandsfähigkeit der Gametophyten einheimischer Polypodiaceae

- gegen – über Frost, Hitze und Trochenheit // Flora. 1965. Bd. 156 A, N 1. S. 101–115.
15. Ершова Э. А. К экологии папоротника-орляка в Средней Сибири // Экология. 1975. № 3. С. 85–87.
16. Доктуровский В. С. О торфяниках Закавказья // Торфяное дело. 1931. № 2. С. 29–32.
17. Watt A. S. The ecological status of bracken // Bot. J. Linn. Soc. 1976. Vol. 73, N 1–3. P. 217–239.
18. Комаров В. Л. Флора полуострова Камчатки. Л.: Изд-во АН СССР, 1927. Т. 1. 336 с.
19. Watt A. S. Contributions to the ecology of bracken (*Pteridium aquilinum*). VI. Frost and the advance and retreat of bracken. // New Phytologist. 1954. Vol. 53, N 1. P. 117–130.
20. Hejtmanek J. Vresovcove bory v Cisarskem lese // Ochrana prírody. 1954. Т. 9, № 3. С. 70–76.

Features of Adaptation of *Pteridium aquilinum* in Siberia

E. A. ERSHOVA

Central Siberian Botanical Garden SB RAS
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101
E-mail: erchova@csbg.nsk.ru

Ecological and biological features of *Pteridium aquilinum* allowing the species not only to get adapted to the conditions of the moderate zone but also to dominate in the grass of the communities and get adjusted to new territories within the habitat are revealed. It is established that the conditions of the oceanic climate most completely correspond to the ecological optimum of *Pteridium aquilinum*, while in Siberia the species is at the Northern limit of its habitat.

Key words: *Pteridium aquilinum*, adaptation capacity, habitat, Siberia.