

УДК 582.33 (470.21)

Формы роста печеночников (*Marchantiophyta*) Лапландского заповедника (Мурманская область)

Е.А. Боровичев

*Полярно-альпийский ботанический сад-институт
им. Н.А. Аврорина КНЦ РАН*

Аннотация. В Лапландском заповеднике отмечено 5 основных форм роста печеночников. Большинство видов характеризуются способностью образовывать несколько форм роста. Чем шире распространен вид, тем больше он способен образовывать типов форм роста, тем самым приспосабливаясь к экологическим условиям конкретных местообитаний. Чаще всего в заповеднике печеночники растут в коврах и интербриофитно.

Abstract. Five basic growth forms have been found for Lapland State Reserve liverworts. Most number of species generates several growth forms. Widely distributed species often have many growth forms adapting to condition of habitat. The most common types of growth forms in Lapland State Reserve are mats and interbryophytes.

Ключевые слова: печеночники, формы роста, Лапландский заповедник, Мурманская область
Key words: liverworts, growth forms, Lapland State Reserve, Murmansk region

1. Введение

Биоморфология как комплексная дисциплина, сформировавшаяся на стыке морфологии, экологии, систематики, биологии развития и эволюционного учения (Юрцев, 1976; Серебрякова, 1980; Хохряков, 1981; Жмылев и др., 2005), позволяет под особым углом зрения взглянуть на приспособление растений к факторам окружающей среды. Такие слабо конкурентные растения как мохообразные долгое время рассматривали как единую жизненную форму. Следует отметить, что понятия "форма роста" и "жизненная форма" у них не разделялись (Dansereau, 1957; Андреева, 1990). Г. Мёзель (Meusel, 1935) разработал первую классификацию форм роста мхов, в основу которой была положена морфологическая характеристика отдельного побега. Форма роста – габитус растения, выделяемый по структуре побегов или направлению их роста (Жмылев и др., 2005), по своей сути это чисто морфологическое понятие. Большинство же исследователей под формой роста у мохообразных подразумевают габитус не отдельного побега (как это делается, например, у сосудистых растений), а их совокупности, при этом имея в виду тесную связь между формой роста и условиями обитания (Gimingham, Birse, 1957; Longton, 1982; Андреева, 1990). По-видимому, жизненную форму мхов необходимо рассматривать как систему взаимосвязанных особей, способную преобразовывать окружающую среду под свои потребности, и их выделение основано на совокупности параметров: внешнего облика, формы роста, эколого-анатомических особенностей, характера занимаемого биотопа. Наиболее проработанной системой форм роста бриофитов является система, предложенная С. Гимингемом с соавторами (Gimingham, Robertson, 1950; Gimingham, Birse, 1957; Gimingham, Smith, 1971), в дальнейшем усовершенствованная рядом авторов (Mägdefrau, 1982; Glime, 2007). Этот классификационный подход учитывает строение всей дерновины бриофита, тесно связанной с условиями среды и является, по сути, классификацией жизненных форм этих растений (Mägdefrau, 1982; Андреева, 1990). В настоящее время у печеночников выделяют 9 форм роста: высокие и короткие дерновины (tall and short turfs), сплетения (ткани) (wefts), ковры (mats), подушки (cushions), "подвески" (pendants), "хвосты" (tails), веерная (fans), древовидная (dendroids) (Glime, 2007) и выделенная Н.А. Константиновой (1979; 1998) нитчатая или лианообразная форма роста. Целью настоящей статьи является анализ форм роста печеночников Лапландского заповедника, их значение для адаптации к суровым условиям Крайнего Севера. Необходимо заметить, что результаты, представленные в статье, носят предварительный характер, так как получены в рамках флористического исследования, когда основной упор был сделан на как можно полное выявление флоры печеночников заповедника.

2. Материалы и методы исследования

Материалом послужили сборы печеночников и полевые наблюдения, выполненные в 2004-2010 гг. в горных массивах, входящих в состав Лапландского заповедника: Сальные тундры, Чуна-тундра,

Монче-тундра, Нявка-тундра. В ходе изучения печеночников заповедника нами был сделан акцент на наиболее экотопически разнообразные горные территории. Всего было собрано 2500 образцов, сделаны детальные описания местообитаний видов. Принадлежность конкретного образца к той или иной форме роста определяли в поле при сборе образца или в лабораторных условиях под бинокуляром. Образцы занесены в базу данных по мохообразным Мурманской области. Названия видов даются в соответствии с последним списком печеночников России (*Konstantinova et al.*, 2009), с некоторыми дополнениями (*Schill et al.*, 2010). Все образцы хранятся в гербарии мохообразных Полярно-альпийского ботанического сада-института им. Н.А. Аврорина (КРАВГ).

3. Результаты и обсуждение

В результате проведенных исследований на территории Лапландского заповедника выявлено 169 видов печеночников, которые отнесены к 5 основным типам форм роста: высокие и короткие дерновины, сплетения (ткани), ковры, подушки, интербриофиты.

Подушки. Побеги возобновления у основания прямостоящих побегов, обычно образуются в значительном числе, следовательно, подушки растут не только вверх, но и в разные стороны (*Mägdefrau*, 1982). Следует отметить, что *K. Mägdefrau* (1982) и *J. Glime* (2007) указывают на то, что среди печеночников отсутствуют виды с подушковидной формой роста, но в условиях Лапландского заповедника, некоторые виды, например, *Anthelia juratzkana*, на сырых камнях и скальных выходах в тундровом поясе образует подушки диаметром до 10 см. Подушковидную форму роста также могут формировать *Anthelia julacea*, *Pleurocladula albescens*. Эта форма роста, благодаря плотному расположению отдельных стеблей, обеспечивает высокую водоудерживающую способность.

Сплетения (ткани). Эту форму роста образуют плагиотропные печеночники, главные и боковые побеги которых растут свободно друг над/под/между другом, новый слой нарастает каждый год над слоем прошедшего года (*Mägdefrau*, 1982; *Glime*, 2007). Виды с этой формой роста способны удерживать влагу посредством капиллярных сил, что расширяет период жизненной активности в отсутствие осадков. В Лапландском заповеднике в сплетениях (тканях) растет всего 7 видов: *Barbilophozia barbata*, *B. hatcheri*, *B. lycopodioides*, *Lepidozia reptans*, *Mylia anomala*, *Ptilidium ciliare*, *P. pulcherrimum*. Отнесение образцов печеночников к этой форме роста, на наш взгляд, не лишено определенного уровня субъективности, и возможно, перечисленные виды, растут в коврах, а не в сплетениях.

Дерновины. Прямостоящие побеги в своем основании не ветвятся или ветвятся незначительно (*Gimingham, Birse*, 1957; *Mägdefrau*, 1982). Высокодерновинные и короткодерновинные формы сильно различаются по адаптивному значению. У короткодерновинных печеночников, например, у видов родов *Gymnomitrium* и *Marsupella*, растущих на открытых местах в тундрах на мелкозем и каменистых субстратах, эта форма роста способствует сохранению влаги, подобно подушковидным формам. Кроме того, короткие дерновины облегчают терморегуляцию и защищают от повреждающего действия ветра. Напротив, у высокодерновинных печеночников (*Scapania subalpina*, *S. uliginosa*, *S. undulata*, *Marsupella emarginata*) рыхлое расположение стеблей способствует быстрому проведению воды, но не капиллярному ее удержанию. Дерновинная форма роста свойственна 43 видам печеночников. К ним относятся такие широко распространенные виды, как *Anthelia juratzkana*, многие виды родов *Gymnomitrium*, *Marsupella*, *Scapania* и др.

Ковры. Плагиотропные печеночники, у которых главные и боковые побеги расположены близко к субстрату и прикрепляются к нему с помощью ризоидов (*Gimingham, Birse*, 1957; *Mägdefrau*, 1982). Эта форма роста очень характерна для печеночников, растущих на мелкозем и скелетных почвах у оснований скал, по берегам рек и ручьев, на слабо задернованных участках лесных и тундровых ценозов и на гниющей древесине. В коврах способны расти, кроме таких широко распространенных печеночников, как *Barbilophozia barbata*, *B. hatcheri*, *B. lycopodioides*, *Blepharostoma trichophyllum*, *Calypogeia integristipula*, *Cephalozia bicuspidata*, *Cladopodiella fluitans*, *Diplophyllum taxifolium*, *Gymnocolea inflata*, *Lophocolea heterophylla*, *Obtusifolium obtusum*, *Ptilidium pulcherrimum*, *P. ciliare*, многие редкие виды Мурманской области. Например, *Lejeunea cavifolia*, *Porella platyphylla*, *Radula lindenbergiana* и др. формируют плотные, а *Frullania tamarisci*, *Nowellia curvifolia* и др. – рыхлые ковры. Эта форма роста обеспечивает очень плотное прикрепление к поверхности субстрата, способствует активному захвату подходящих субстратов, например, на влажных затененных скалах и максимальному использованию листовой поверхности побегов, для более высокой эффективности фотосинтеза. Ковровая форма роста – одна из самых распространенных в Лапландском заповеднике (встречается у 103 видов).

Интербриофиты (нитчатая или лианообразная форма роста). Печеночники, растущие среди листостебельных мхов или других печеночников, непосредственный контакт растений с субстратом отсутствует. Подобная форма роста была названа *Н.А. Константиновой* (1979; 1998)

"нитчатой" или "лианообразной". Наверное, эту форму роста можно было бы называть "эпибриофит", но данный термин используется в лишайнологии в значении "лишайники, растущие на живых или отмерших мхах" (Макарова, 1979; Голубкова, 1983; Макрый, 1990; Лиштва, 2007 и др.). Как мы полагаем, наравне с терминами "нитчатая" и "лианообразная" форма роста, следует использовать название **"интербриофит"**. К интербриофитам относятся печеночники, имеющие мелкие и мельчайшие размеры, например, некоторые виды родов *Cephaloziella*, *Cephalozia*, *Lophozia*, *Leiocolea*, *Solenostoma*, *Jungermannia*, *Nardia*, *Scapania* и др., которые растут отдельными стеблями среди других печеночников или мхов, используя стебли других растений в качестве подпорки, заполняют малейшие пустоты в моховой куртине, где многие лимитирующие факторы (например, дефицит влаги) не проявляются столь сильно, как например, на почве или каменистых субстратах. Кроме того, многие виды печеночников, имеющие другие формы роста, при неблагоприятном сдвиге параметров их оптимума экологических условий, могут расти отдельными стеблями среди других более конкурентоспособных видов мхов и печеночников. Это является важным приспособлением к суровым условиям, например, к обитанию в тундровых сообществах Субарктики и Арктики и болотных ценозах. Следует подчеркнуть определенную условность отнесения большого числа печеночников к этой форме роста. Строго говоря, настоящих интербриофитов среди печеночников немного, подавляющее большинство видов, относимых к этой группе, – это печеночники, растущие на субстрате и "заползающие" на/в дерновину мохообразных. Интербриофитно в Лапландском заповеднике способны расти большинство печеночников – 118 видов, причем большая часть из них (83 вида) эту форму роста образуют факультативно.

Вслед за рядом исследователей (Константинова, 1979; 1998; Glime, 2007) мы не выделяем талломную форму роста у печеночников. Из 22 талломных печеночников большинство (17 видов) произрастают в плотных или рыхлых коврах – *Conocephalum conicum*, *C. salebrosum*, *Mannia gracilis*, *Metzgeria furcata*, *Moerckia blyttii*, *Marchantia polymorpha*, *Peltolepis quadrata*, *Preissia quadrata*, *Pellia epiphylla* и др., 14 видов могут расти отдельными талломами среди других мхов или печеночников (*Mannia pilosa*, *M. triandra*, *Reboulia hemisphaerica*, *Sauteria alpina*), но назвать их интербриофитами можно с большой натяжкой. Дерновинную форму роста могут образовывать небольшое число видов талломных печеночников – *Blasia pusilla*, *Pellia neesiana*.

Из пяти отмеченных в Лапландском заповеднике форм роста наиболее распространенные – ковровая и интербриофитная. Виды с ковровой формой роста чаще всего поселяются на обнажениях горных пород, скалах и древесных субстратах. Выживание в этих условиях обеспечивается очень плотным прикреплением к субстрату и активным захватом подходящих субстратов.

Многие печеночники характеризуются большой экологической пластичностью (и, как следствие, большой морфологической вариабельностью): чем шире распространен вид, тем больше он способен образовывать типов форм роста, приспособляясь к различным экологическим условиям. Среда действует на форму роста через изменение жизнедеятельности организма и, особенно, через изменения интенсивности и направления роста (Mägdefrau, 1982; Вильде, 1990; Андреева, 1990). Чаще всего, у каждого вида имеется одна форма роста, характерная для наиболее благоприятных условий существования, и одна или несколько "запасных" форм роста. Например, широко распространенные виды рода *Scapania* (*Scapania subalpina*, *S. uliginosa*, *S. undulata*) встречаются в виде пышных рыхлых дерновин высотой до 6-7 см по берегам ручьев, но при переходе на слабо увлажненные субстраты образуют ковры или растут отдельными стеблями. Или *Anthelia juratzkana* на сырых камнях и скалах в тундрах образует подушки, на тропинках, по берегам рек и ручьев растет в коврах, часто этот вид растет интербриофитно. Многие виды печеночников, имея мельчайшие размеры, образующие в определенных условиях ковровую, дерновинную или другие формы роста, для того чтобы выжить, способны расти отдельными стеблями среди других печеночников и мхов, поэтому в горных условиях в заповеднике моновидовые куртины встречаются редко. Чаще всего в небольших по размеру образцах (5-7 см в диаметре) обнаруживается в среднем 5-10 видов. Некоторые виды родов *Marsupella*, *Gymnomitrium* и др. обычно образуют коротко-дерновинные формы, но могут расти и интербриофитно. Виды рода *Calypogeia* в выворотах, ветровальных ямах и на гниющей древесине встречаются в виде плотных ковров, но на мелкозем в основании скал – в виде рыхлых ковров. Широко распространенный печеночник *Isopachetes bicrenatus*, растущий по слабозадернованным участкам (тропинки, обочины дорог и канав), формирует короткодерновинную форму роста (его плоские, плотные дерновины образуют корку), но в углублениях скал и на участках мелкозема между камнями, на выходах горных пород в тундровом поясе растет отдельными особями среди других печеночников.

4. Выводы

Способность менять форму роста – важное приспособление печеночников к разнообразным условиям Крайнего Севера. Большинство видов печеночников способно образовывать несколько форм роста. Чем шире распространен вид, тем больше он способен образовывать типов форм роста, тем самым приспосабливаясь к конкретным местообитаниям. Чаще всего печеночники в Лапландском заповеднике образуют ковровую и интербриофитную формы роста, различающиеся по приспособительному значению. Ковровая форма роста обеспечивает тесную связь печеночников с субстратами и способствует активному захвату близлежащих пространств, тогда как интербриофитные печеночники растут среди других печеночников и мхов, заполняя малейшие пустоты в моховой куртине, вследствие чего многие неблагоприятные параметры экологических факторов нивелируются.

Благодарности

Выражаю искреннюю благодарность Н.А. Константиновой, Н.Е. Королевой и В.А. Костиной за ценные советы и замечания, высказанные в ходе написания статьи, кроме того, спасибо И.О. Нехаеву (Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН) за идею написания данной работы.

Работа частично выполнена при финансовой поддержке РФФИ, проекты № № 09-04-00281, 09-04-10078 и Программы фундаментальных исследований Президиума РАН "Биологическое разнообразие".

Литература

- Dansereau P.** Biogeography: An ecological perspective. *New York*, 394 p., 1957.
- Gimingham C.H., Birse E.M.** Ecological studies on growth-form in bryophytes. I. Correlations between growth-form and habitat. *J. Ecol.*, v.45, p.533-545, 1957.
- Gimingham C.H., Robertson E.T.** Preliminary observations on the structure of bryophyte communities. *Trans. Brit. Bryol. Soc.*, v.1, p.330-334, 1950.
- Gimingham C.H., Smith R.I.L.** Growth form and water relations of mosses in the maritime Antarctic. *Brit. Antarc. Surv. Bull.*, v.25, p.1-21, 1971.
- Glime J.** Bryophyte Ecology. 2007 URL: <http://www.bryoecol.mtu.edu/>.
- Konstantinova N.A., Bakalín V.A., Andreeva E.N., Bezgodov A.G., Borovichev E.A., Dulin M.V., Mamontov Yu.S.** Checklist of liverworts (Marchantiophyta) of Russia. *Arctoa*, v.18, p.1-63, 2009.
- Longton R.E.** Bryophyte vegetation in polar regions. *London, Bryophyte Ecology*, p.123-166, 1982.
- Mägdefrau K.** Life-forms of bryophytes. *London, Bryophyte Ecology*, p.45-58, 1982.
- Meusel H.** Wuchsformen und Wuchstypen der Europäischen Laubmoose. *Bot. J. Linn. Soc., Deutsche Acad. der Nat. Nova Acta Leopolding N. F.*, v.3, N 12, p.124-277, 1935.
- Schill D.B., Long D.G., Forrest L.L.** A molecular phylogenetic study of *Mannia* (Marchantiophyta, Ayttoniaceae) using chloroplast and nuclear markers. *The Bryologist*, v.113(1), p.164-179, 2010.
- Андреева Е.Н.** Влияние атмосферного загрязнения на моховой покров северотаежных лесов. *Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л., БИН АН СССР*, с.159-172, 1990.
- Вильде Р.О.** Распространение жизненных форм мхов в зависимости от условий местообитания. *Новости систематики низших растений*, т.27, с.128-140, 1990.
- Голубкова Н.С.** Анализ флоры лишайников Монголии. *Л., Наука*, 248 с., 1983.
- Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А.** Биоморфология растений: Иллюстрированный словарь. *М.*, 256 с., 2005.
- Константинова Н.А.** Основные черты флор печеночников Севера Голарктики. *Дис. ... докт. биол. наук. М.*, 380 с., 1998.
- Константинова Н.А.** Флора печеночников Хибин. *Дис. ... канд. биол. наук. Кировск*, 198 с., 1979.
- Лиштва А.В.** Лихенология. Учеб.-метод. пособие. *Иркутск, Изд-во Иркут. гос. ун-та*, 121 с., 2007.
- Макарова И.И.** Эколого-ценотическая характеристика лишайников нижнего течения р. Амгуэмы. *Ботанический журнал*, т.64, № 10, с.1443-1451, 1979.
- Макрый Т.В.** Лишайники Байкальского хребта. *Новосибирск*, 198 с., 1990.
- Серебрякова Т.И.** Еще раз о понятии "жизненная форма" у растений. *Бюлл. МОИП. Отд. биол.*, т.85, вып. 6, с.75-86, 1980.
- Хохряков А.П.** Категории жизненных форм у растений и их эволюция. *Журн. общ. биол.*, № 2, с.169-180, 1981.
- Юрцев Б.А.** Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники. *Пробл. экол. морфологии раст. М., Наука*, с.9-44, 1976.