

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОРЛЯКОВ (*PTERIDIUM*, *HYPOLEPIDACEAE*) НА ТЕРРИТОРИИ БЕЛОРУССИИ

Val. N. TIKHOMIROV. MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF *PTERIDIUM*
(*HYPOLEPIDACEAE*) IN BELARUS

Белорусский государственный университет
220030 Республика Беларусь, г. Минск, пр. Независимости, 4

Факс +375 (17) 2775535

E-mail: Tikhomirov_V_N@list.ru

Поступила 23.03.2008

Окончательный вариант получен 08.07.2008

На территории республики Беларусь произрастают два вида орляков: *Pteridium pinetorum* C. N. Page et R. R. Mill и *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. Сравнение морфометрических показателей 12 популяций *P. pinetorum* и 5 популяций *P. aquilinum* показало, что они достоверно различаются по средним значениям 9 из 21 проанализированных морфологических признаков вегетативной сферы. Результаты многомерного анализа комплекса морфологических признаков подтверждают хорошую обособленность *P. pinetorum* и *P. aquilinum*, обитающих в лесных сообществах. В открытых местобитаниях формируются растения, по комплексу морфологических признаков являющиеся как бы «переходными» между типичными *P. pinetorum* и *P. aquilinum*, произрастающими в лесу. При этом у *P. aquilinum* происходит укорочение рахиса, а у *P. pinetorum* — укорочение первой пары перьев первого порядка.

Ключевые слова: морфологическая изменчивость, *Pteridium*.

Род *Pteridium* Gled. ex Scop. — Орляк — имеет почти космополитное распространение, его виды произрастают по всему земному шару, за исключением полярных и аридных областей. Ранее Орляк традиционно рассматривался как монотипный род с единственным, но чрезвычайно полиморфным видом *P. aquilinum* (L.) Kuhn. Так, R. M. Tryon (1941) этот вид был разделен на 2 подвида с 12 разновидностями. Современное изучение морфологического и генетического разнообразия в пределах рода показало, что по меньшей мере 7 разновидностей (всего было исследовано 11 из 12 выделенных) являются хорошо отличимыми видами, а 2 — таксонами гибридного происхождения (Thomson, 2000).

В то же время вопрос о таксономической принадлежности восточноевропейских орляков до настоящего времени остается дискуссионным. Так, R. M. Tryon для данного региона приводит 2 разновидности: *P. aquilinum* subsp. *typicum* var. *typicum* и *P. aquilinum* subsp. *typicum* var. *latiusculum*. Последняя многими исследователями рассматривается как самостоятельный вид *P. latiusculum* (Desv.) Hieron. ex R. E. Fr. В 1995 г. C. N. Page и R. R. Mill (1995a, b), отрицая наличие в Европе *P. latiusculum*, описанного с территории Северной Америки, описали новый вид орляка — *P. pinetorum* C. N. Page et R. R. Mill. В то же время, по мнению T. Karlsson (2000) и Н. Н. Цвелёва (2005a, б), в Скандинавии и Восточной Европе произрастает именно *P. latiusculum* (Desv.) Hieron. ex R. E. Fr. (*P. aquilinum* subsp. *latiusculum* (Desv.) Hultén). При этом *P. pinetorum* рассматривается либо как его синоним, либо как гибрид между *P. latiusculum* и *P. aquilinum*. Однако по данным молекулярной биологии (изоферментный анализ, анализ секвенсов хлоропластной ДНК, рестрикции эндонуклеазных сайтов и др.), все изученные растения *P. latiusculum*-морфотипа из Европы оказались более сходными с *P. aquilinum*, чем с типичным *P. latiusculum* из Северной Америки. Они представляют собой, по-видимому, стабилизировавшиеся гибриды североамериканских растений и европейского *P. aquilinum* subsp. *aquilinum* (см. обзор данного вопроса у J. A. Thomson, 2004). Это

дает нам основание рассматривать, вслед за С. N. Page и R. R. Mill (1995a, b), европейские растения данного морфотипа в качестве самостоятельного вида *P. pinetorum*, тем более, что сравнительного морфологического анализа материала по данной группе из Европы и Северной Америки еще не проводилось. Сомнения Н. Н. Цвелёва (2005а, б) по поводу произрастания на территории Беларуси типичного *P. aquilinum* основаны на недоразумении, возникшем вследствие того, что в Гербарии БИН РАН (LE) до недавнего времени отсутствовали сборы данного вида с территории Республики Беларусь.

P. aquilinum — довольно редкий в республике западно- и центральноевропейский вид, на территории Беларуси находящийся на восточной границе ареала. На сегодняшний день распространение этого вида на территории республики и вообще восточная граница его распространения окончательно не установлены. В Беларуси известны достоверные места произрастания этого вида в Минском и Воложинском районах Минской обл. Он довольно хорошо отличается от широко распространенного *P. pinetorum* характером роста вай (у *P. aquilinum* они почти прямостоячие, в результате чего боковые сегменты располагаются как бы в несколько ярусов, а у *P. pinetorum* пластинка расположена под углом относительно черешка и боковые сегменты расположены в одной плоскости) и характером опушения молодых улиток (у *P. aquilinum* они густо опушены длинными белыми волосками, тогда как у *P. pinetorum* — более короткими рыжевато-коричневыми волосками). Отличия этих видов по остальным признакам обсуждаются далее.

Оба вида орляков на территории Беларуси являются лесными видами, для которых открытые местообитания экстремальны. Несмотря на то что *P. aquilinum* в Центральной Европе зачастую произрастает в открытых местообитаниях, на восточной границе ареала это все же типичный лесной вид, который на вырубках и гарях вначале буйно разрастается, но через несколько лет вытесняется крупнотравьем. По-видимому, это связано с тем, что в условиях с более суровыми по сравнению с Центральной Европой зимами его корневища могут время от времени повреждаться морозом.

Ранее нами были опубликованы краткие предварительные итоги изучения изменчивости морфологических признаков орляков на территории Беларуси (Тихомиров, 2004). В настоящей статье приводятся развернутые результаты наших исследований с привлечением гораздо большего количества исследованных ценопопуляций.

Материал и методика

Материал собирался в 2004—2006 гг. в естественных условиях на территории Минской, Могилевской и Брестской областей Беларуси. При этом было исследовано 12 ценопопуляций (ЦП) *Pteridium pinetorum* и 5 ЦП *P. aquilinum* (табл. 1).

Для изучения влияния условий местообитания на морфологические особенности вай орляков все ЦП нами были разбиты на две группы: ЦП, произрастающие на опушках, вырубках, в сильно разреженных лесах (ЦП 2, ЦП 9 и ЦП 13 у *P. aquilinum*, ЦП 10 и ЦП 11 у *P. pinetorum*), и ЦП, произрастающие под развитым пологом леса (все остальные). Кроме того, нами были сделаны 2 выборки (ЦП 7 и ЦП 9 у *P. aquilinum*, а также ЦП 8 и ЦП 10 у *P. pinetorum*) в пределах одной заросли, но в контрастных местообитаниях: под пологом леса и на его опушке (ЦП 10) или на вырубке (ЦП 9); а также были сделаны 2 выборки (ЦП 16 и ЦП 17) в пределах одного фитоценоза, в котором оба изучаемых вида произрастали совместно.

ТАБЛИЦА 1

Исследованные ценопопуляции *P. pinetorum* и *P. aquilinum*

№ ЦП	Вид	Местонахождение	Местообитание	Проективное покрытие, %
1	<i>Pteridium pinetorum</i>	Минская обл., Воложинский р-н, окр. геобазы БГУ	Сосняк орляково-чернично-мшистый	45
2	<i>P. aquilinum</i>	То же	Сильно разреженный сосняк мшисто-орляковый	80
3	<i>P. pinetorum</i>	Могилевская обл., Мстиславский р-н, окр. д. Печковка	Березняк сосново-орляковый	60
4	<i>P. pinetorum</i>	То же	Березняк дубняково-орляковый	60
5	<i>P. pinetorum</i>	Минская обл., Логойский р-н, окр. д. Вераги	Ельник осиново-орляковый	30
6	<i>P. pinetorum</i>	Могилевская обл., Осиповичский р-н, окр. д. Талька	Сосняк долгомошно-черничный	20
7	<i>P. aquilinum</i>	Минская обл. и р-н, окр. о. п. Волчковичи	Сосняк елово-орляковый	60
8	<i>P. pinetorum</i>	Минская обл. и р-н, окр. д. Щомыслица	Ельник дубняково-орляковый	60
9	<i>P. aquilinum</i>	Минская обл. и р-н, окр. о. п. Волчковичи	4-летняя вырубка на месте сосняка елово-орлякового	80
10	<i>P. pinetorum</i>	Минская обл. и р-н, окр. д. Щомыслица	Опушка ельника дубняково-орлякового	80
11	<i>P. pinetorum</i>	Могилевская обл., Мстиславский р-н, окр. д. Печковка	Опушка сосняка орляково-мшистого	80
12	<i>P. pinetorum</i>	Минская обл., Воложинский р-н, окр. геобазы БГУ	Сосняк чернично-орляковый	65
13	<i>P. aquilinum</i>	То же	Опушка сосняка мшисто-орлякового в пойме реки	80
14	<i>P. pinetorum</i>	Брестская обл., Барановичский р-н, окр. г. Барановичи	Березняк сосново-орляковый	40
15	<i>P. pinetorum</i>	Брестская обл., Барановичский р-н, окр. д. Молчаль	Сосняк орляково-чернично-мшистый	40
16	<i>P. aquilinum</i>	Минская обл., Воложинский р-н, окр. геобазы БГУ	То же	60
17	<i>P. pinetorum</i>	То же	» »	40

В каждой ценопопуляции анализировалось по 100 вай. Для каждой вайи учитывались следующие параметры: расстояние от самой высокой точки вайи до поверхности земли (H , см), длина черешка (L_r , см), длина пластинки (L_1 , см), длина участка пластинки от основания второй пары боковых сегментов первого порядка и до верхушки (L_{cs} , см), длина первого бокового сегмента первого порядка (L_{1s} , см) и его ширина (W_{1s} , см), длина второго бокового сегмента первого порядка (L_{2s} , см) и его ширина (W_{2s} , см), длина перышка на боковом сегменте второго порядка (L_p , мм) и его ширина (W_p , мм), а также число волосков по краю ложного индузия данного перышка (на участке 5 мм, N_p , шт.), число дважды перистых пар сегментов первого порядка на оси пластинки (N_{cs} , шт.), число дважды перистых пар сегментов первого порядка оси нижнего сегмента первого порядка (N_{1s} , шт.). Кроме того, для характеристики формы вайи рассматривались: отношение длины пластинки к длине черешка (L_r/L_1), степень удлинненности пластинки ($L_1/2L_{1s}$), перышка (L_p/W_p), участка

пластинки от основания второй пары боковых сегментов первого порядка и до верхушки ($L_{cs}/2L_{2s}$), первого (L_{1s}/W_{1s}) и второго (L_{2s}/W_{2s}) бокового сегмента, а также отношение длины участка пластинки от основания второй пары боковых сегментов первого порядка и до верхушки к длине первого бокового сегмента (L_{cs}/L_{1s}) и отношение длины первого бокового сегмента к длине второго бокового сегмента (L_{1s}/L_{2s}).

Для каждого параметра определяли среднее значение (M) и его ошибку (m). Для оценки «нормальности» распределений по отдельным признакам был использован тест Колмогорова—Смирнова. Достоверность различий между видами по средним значениям отдельных параметров оценивали с помощью критерия Манна—Уитни. Кроме того, для изучения структуры изменчивости морфологических признаков изучаемых ценопопуляций использовался метод главных компонент (PCA) (без вращения), дискриминантный анализ (DA) (пошаговое включение с использованием расстояния Махаланобиса) и одномерный двухфакторный дисперсионный анализ (ANOVA). Статистическая обработка полученного материала проводилась в пакете SPSS for Windows (13.0).

Результаты и обсуждение

Данные о морфологических характеристиках исследованных популяций *Pteridium aquilinum* и *P. pinetorum* представлены в табл. 2. Ценопопуляции изучаемых видов достоверно различаются по средним значениям целого комплекса признаков, прежде всего по высоте вай: от 44.60 (ЦП 5, ельник) до 85.85 см (ЦП 13, опушка) у *P. pinetorum* и 103.13 (ЦП 9, опушка на плакоре) до 140.35 см (ЦП 13, опушка в пойме реки) у *P. aquilinum*. Значительно различаются также линейные размеры пластинки, причем у *P. aquilinum* пластинка больше вытянута в длину (максимально до 120.19 против 69.86 см у *P. pinetorum*), длина ее превышает ширину и она имеет эллиптическую или яйцевидную форму ($L_1/2L_{1s}$ от 1.03 до 1.29; L_{cs}/L_{1s} от 1.42 до 1.87). У *P. pinetorum* же ширина пластинки превышает ее длину, а длина первого бокового сегмента первого порядка примерно равняется длине участка пластинки от основания второй пары боковых сегментов первого порядка и до верхушки, отчего пластинка приобретает вид треугольника с почти равными лопастями ($L_1/2L_{1s}$ от 0.65 до 0.88; L_{cs}/L_{1s} от 0.86 до 1.21).

Особо стоит остановиться на таком признаке, как опушение ложного индузия. Этот признак Т. Karlsson (2000) указывает в качестве одного из диагностических при разграничении данных таксонов. В то же время Н. Н. Цвелёв (2005а) отмечает относительную значимость этого признака. Как показали наши исследования, все проанализированные ЦП *P. aquilinum* оказались довольно мономорфны по этому признаку и имели хорошо опушенные ложные индузии. В то же время в случае с *P. pinetorum* ситуация оказалась несколько более сложной: ЦП 1 и ЦП 12 имели слабоопушенные ложные индузии, а у ЦП 3 и ЦП 11 опушение ложного индузия не отличалось от такового у *P. aquilinum*. У остальных же исследованных ЦП данного вида около четверти вай имели опушенный ложный индузий, а остальные — почти голый. Вероятно, в данном случае (по крайней мере, в условиях Беларуси) опушение ложного индузия не может использоваться в качестве основного диагностического признака.

Многомерный анализ. Для комплексного анализа изменчивости признаков вай и проверки видовой самостоятельности *P. aquilinum* и *P. pinetorum* нами был использован компонентный анализ (PCA). В связи с тем что распределение значе-

ТАБЛИЦА 2

Средние значения параметров вай и их ошибки для выборки *Pteridium pinetorum* и *P. aquilinum* и достоверность их отличий по критерию Манна—Уитни

Параметры	<i>Pteridium pinetorum</i>											
	1	3	4	5	6	8	10	11	12			
H	66.28 ± 0.86	64.87 ± 0.95	73.89 ± 1.20	44.60 ± 0.73	50.84 ± 0.79	70.67 ± 1.22	85.85 ± 1.55	63.15 ± 1.19	58.31 ± 0.68			
L _r	52.49 ± 0.70	41.91 ± 0.71	52.07 ± 0.76	33.57 ± 0.54	38.62 ± 0.68	50.18 ± 0.80	62.94 ± 1.22	43.53 ± 0.84	43.13 ± 0.56			
L _l	59.75 ± 0.63	46.58 ± 0.55	53.10 ± 0.65	45.05 ± 0.59	45.62 ± 0.59	56.02 ± 0.82	69.86 ± 0.85	55.83 ± 1.03	54.47 ± 0.58			
L _{cs}	45.51 ± 0.51	33.38 ± 0.42	40.25 ± 0.50	33.71 ± 0.51	32.65 ± 0.45	41.93 ± 0.63	53.88 ± 0.73	42.13 ± 0.83	41.47 ± 0.46			
L _{ls}	43.61 ± 0.46	38.72 ± 0.45	41.24 ± 0.39	34.88 ± 0.44	35.63 ± 0.50	42.05 ± 0.62	45.26 ± 0.67	36.37 ± 0.53	42.64 ± 0.44			
W _{1s}	38.51 ± 0.47	34.94 ± 0.45	36.57 ± 0.43	25.43 ± 0.47	29.42 ± 0.43	31.87 ± 0.54	34.10 ± 0.50	27.13 ± 0.49	35.83 ± 0.54			
L _{2s}	34.42 ± 0.37	28.12 ± 0.36	34.37 ± 0.44	27.03 ± 0.44	27.66 ± 0.41	33.95 ± 0.45	41.03 ± 0.50	35.30 ± 0.61	33.30 ± 0.43			
W _{2s}	23.76 ± 0.31	19.37 ± 0.33	22.12 ± 0.41	14.53 ± 0.35	16.78 ± 0.31	20.63 ± 0.41	27.46 ± 0.44	22.31 ± 0.43	21.83 ± 0.36			
N _{cs}	3.67 ± 0.05	3.91 ± 0.04	3.02 ± 0.03	3.01 ± 0.05	2.93 ± 0.05	3.92 ± 0.05	4.41 ± 0.06	3.35 ± 0.06	3.16 ± 0.04			
N _{ls}	2.75 ± 0.04	3.19 ± 0.05	0.95 ± 0.05	1.22 ± 0.09	0.97 ± 0.06	2.45 ± 0.06	1.91 ± 0.08	0.83 ± 0.09	1.95 ± 0.07			
L _p	10.08 ± 0.18	6.98 ± 0.15	6.46 ± 0.10	5.06 ± 0.12	6.73 ± 0.15	6.93 ± 0.15	11.28 ± 0.20	7.04 ± 0.16	7.23 ± 0.13			
W _p	3.20 ± 0.03	2.42 ± 0.02	2.89 ± 0.03	2.95 ± 0.04	3.15 ± 0.04	2.80 ± 0.03	3.60 ± 0.04	2.94 ± 0.03	2.85 ± 0.03			
N _h	0.52 ± 0.12	15.86 ± 1.01	7.34 ± 0.58	7.11 ± 0.71	3.33 ± 0.48	5.00 ± 0.36	6.01 ± 0.53	25.13 ± 0.73	0.18 ± 0.06			
L _r /L _l	0.47 ± 0.01	0.47 ± 0.01	0.49 ± 0.01	0.43 ± 0.01	0.46 ± 0.01	0.47 ± 0.01	0.47 ± 0.01	0.44 ± 0.01	0.44 ± 0.01			
L _l /2L _{1s}	0.76 ± 0.01	0.65 ± 0.01	0.69 ± 0.01	0.70 ± 0.01	0.68 ± 0.01	0.72 ± 0.01	0.88 ± 0.01	0.82 ± 0.01	0.68 ± 0.01			
L _{cs} /2L _{2s}	0.68 ± 0.01	0.62 ± 0.01	0.61 ± 0.01	0.65 ± 0.01	0.61 ± 0.01	0.66 ± 0.01	0.71 ± 0.01	0.63 ± 0.01	0.66 ± 0.01			
L _{1s} /W _{1s}	1.14 ± 0.01	1.11 ± 0.01	1.13 ± 0.01	1.40 ± 0.02	1.22 ± 0.01	1.33 ± 0.01	1.33 ± 0.01	1.36 ± 0.02	1.20 ± 0.01			
L _{2s} /W _{2s}	1.46 ± 0.01	1.47 ± 0.01	1.58 ± 0.02	1.91 ± 0.03	1.67 ± 0.02	1.68 ± 0.02	1.52 ± 0.02	1.60 ± 0.02	1.54 ± 0.02			
L _{cs} /L _{1s}	1.05 ± 0.01	0.86 ± 0.01	0.98 ± 0.01	0.97 ± 0.01	0.92 ± 0.01	1.00 ± 0.01	1.21 ± 0.02	1.16 ± 0.02	0.97 ± 0.01			
L _{1s} /L _{2s}	1.27 ± 0.01	1.38 ± 0.01	1.21 ± 0.01	1.30 ± 0.01	1.29 ± 0.01	1.24 ± 0.01	1.11 ± 0.01	1.04 ± 0.01	1.29 ± 0.01			
L _r /W _r	3.14 ± 0.04	2.86 ± 0.04	2.22 ± 0.02	1.72 ± 0.03	2.12 ± 0.03	2.46 ± 0.03	3.14 ± 0.04	2.38 ± 0.04	2.54 ± 0.03			

Параметры	<i>Pteridium pinetorum</i>				<i>Pteridium aquilinum</i>				P
	14	15	17	2	7	9	13	16	
H	77.35 ± 1.56	71.63 ± 1.20	61.58 ± 0.80	106.51 ± 1.68	104.16 ± 1.84	103.13 ± 1.20	140.35 ± 1.84	114.19 ± 1.59	***
L _r	50.77 ± 0.97	50.90 ± 0.77	48.32 ± 0.69	63.69 ± 1.07	58.23 ± 0.92	52.79 ± 0.90	68.81 ± 1.20	58.61 ± 1.04	**
L ₁	65.25 ± 1.07	62.56 ± 0.82	62.74 ± 0.67	81.97 ± 1.12	100.95 ± 1.56	73.04 ± 0.91	106.71 ± 1.68	120.19 ± 1.45	***
L _{cs}	49.60 ± 0.84	47.97 ± 0.67	47.74 ± 0.53	63.50 ± 0.95	77.23 ± 1.25	53.87 ± 0.84	83.59 ± 0.59	94.40 ± 1.26	***
L _{1s}	49.87 ± 0.64	51.10 ± 0.65	48.52 ± 0.54	45.16 ± 0.60	46.29 ± 0.61	38.22 ± 0.48	45.23 ± 0.60	51.32 ± 0.56	—
W _{1s}	42.46 ± 0.55	45.96 ± 0.61	39.15 ± 0.52	31.94 ± 0.61	26.88 ± 0.45	22.87 ± 0.48	28.23 ± 0.65	29.55 ± 0.43	*
L _{2s}	42.92 ± 0.80	41.06 ± 0.61	37.70 ± 0.41	48.78 ± 0.60	48.91 ± 0.69	40.64 ± 0.48	54.52 ± 0.69	59.50 ± 0.65	**
W _{2s}	29.00 ± 0.66	27.11 ± 0.54	22.61 ± 0.36	30.31 ± 0.51	26.13 ± 0.44	23.99 ± 0.48	34.74 ± 0.59	34.51 ± 0.54	**
N _{cs}	3.93 ± 0.07	3.87 ± 0.07	3.69 ± 0.05	5.05 ± 0.07	6.79 ± 0.07	5.80 ± 0.07	7.04 ± 0.06	6.33 ± 0.06	***
N _{1s}	2.78 ± 0.06	2.85 ± 0.06	3.10 ± 0.06	1.48 ± 0.07	1.90 ± 0.08	0.85 ± 0.08	1.24 ± 0.07	0.81 ± 0.06	—
L _p	10.11 ± 0.30	8.83 ± 0.19	8.74 ± 0.13	13.54 ± 0.21	9.39 ± 0.18	8.59 ± 0.17	13.38 ± 0.25	9.03 ± 0.15	*
W _p	3.06 ± 0.05	3.14 ± 0.03	3.61 ± 0.05	3.72 ± 0.03	2.58 ± 0.02	3.04 ± 0.03	3.05 ± 0.03	2.61 ± 0.04	—
N _h	2.54 ± 0.20	6.95 ± 0.35	5.32 ± 0.27	21.32 ± 0.56	10.03 ± 0.39	20.70 ± 0.95	30.29 ± 0.65	13.56 ± 0.35	**
L _r /L ₁	0.45 ± 0.01	0.45 ± 0.01	0.43 ± 0.01	0.44 ± 0.01	0.37 ± 0.01	0.42 ± 0.01	0.39 ± 0.00	0.33 ± 0.01	**
L ₁ /2L _{1s}	0.71 ± 0.01	0.68 ± 0.01	0.71 ± 0.01	1.05 ± 0.02	1.21 ± 0.02	1.03 ± 0.01	1.28 ± 0.02	1.29 ± 0.02	***
L _{cs} /2L _{2s}	0.63 ± 0.01	0.63 ± 0.01	0.66 ± 0.01	0.72 ± 0.01	0.86 ± 0.01	0.71 ± 0.01	0.83 ± 0.01	0.87 ± 0.01	***
L _{1s} /W _{1s}	1.19 ± 0.02	1.12 ± 0.01	1.25 ± 0.01	1.44 ± 0.02	1.74 ± 0.02	0.71 ± 0.02	1.64 ± 0.02	1.75 ± 0.02	***
L _{2s} /W _{2s}	1.50 ± 0.02	1.54 ± 0.02	1.69 ± 0.02	1.63 ± 0.02	1.89 ± 0.02	1.73 ± 0.02	1.59 ± 0.02	1.74 ± 0.02	—
L _{cs} /L _{1s}	0.99 ± 0.01	0.94 ± 0.01	0.99 ± 0.01	1.44 ± 0.04	1.67 ± 0.02	1.42 ± 0.02	1.87 ± 0.04	1.86 ± 0.03	***
L _{1s} /L _{2s}	1.18 ± 0.01	1.25 ± 0.01	1.29 ± 0.01	0.93 ± 0.01	0.95 ± 0.01	0.94 ± 0.01	0.83 ± 0.01	0.87 ± 0.01	***
L _p /W _p	2.76 ± 0.05	2.81 ± 0.05	2.43 ± 0.03	3.64 ± 0.05	3.64 ± 0.06	2.82 ± 0.04	4.42 ± 0.09	3.48 ± 0.04	**

Примечание. Здесь и далее в табл. 3—6 расшифровку номеров популяций (1—17) и параметров (H — L_p/W_p) см. в тексте. P — достоверность различий; *** — на 99.9%-м уровне значимости; ** — на 95%-м уровне; * — на 95%-м уровне; «—» — различия незначимы.

ТАБЛИЦА 3

Результаты анализа главных компонент параметров
вайи ценопопуляций *Pteridium aquilinum* и *P. pinetorum*

Параметры	F ₁	F ₂	Параметры	F ₁	F ₂
L ₁	0.966	0.032	L _p	0.687	0.531
L _{cs}	0.960	0.035	L _{1s} /W _{1s}	0.685	-0.502
L _{2s}	0.910	0.269	L _r	0.667	0.377
H	0.903	0.075	L _r /L ₁	-0.596	0.277
N _{cs}	0.903	-0.043	N _h	0.468	-0.277
L ₁ /2L _{1s}	0.902	-0.321	W _{1s}	-0.204	0.876
L _{cs} /L _{1s}	0.895	-0.325	L _{1s}	0.438	0.712
L _{1s} /L _{2s}	-0.840	0.220	N _{1s}	-0.193	0.696
L _p /W _p	0.795	0.320	L _{2s} /W _{2s}	0.066	-0.559
W _{2s}	0.786	0.498	W _p	0.105	0.520
L _{cs} /2L _{2s}	0.760	-0.280			

Примечание. F₁, F₂ — главные компоненты.

ний всех изученных признаков, за исключением счетных, в пределах каждой ЦП достоверно не отличалось от нормального (*Z* Колмогорова—Смирнова не более 1.3 при 1.85 для P₀ = 0.05), нами не проводилось дополнительного преобразования признаков.

В ходе проведенного анализа были выделены 4 главные компоненты с собственными значениями выше единицы, которые описывали более 80 % общей дисперсии признаков. Интерпретируемые результаты при этом получаются при анализе первых двух главных компонент (51 и 18.75 % общей дисперсии соответственно). Максимальные нагрузки на первую главную компоненту имеют признаки, характеризующие разрастание вайи в длину (табл. 3). В то же время вторая главная компонента имеет положительные связи с линейными размерами первого бокового сегмента и отрицательные — со степенью удлиненности пластинки, участка пластинки от основания второй пары боковых сегментов первого порядка и до верхушки, первого и второго боковых сегментов, а также с отношением длины участка пластинки от основания второй пары боковых сегментов первого порядка и до верхушки к длине первого бокового сегмента. Таким образом, вторую главную компоненту можно интерпретировать как фактор разрастания пластинки в ширину.

Анализ распределения особей *P. aquilinum* и *P. pinetorum* показал, что они довольно четко разделяются в пространстве первой и второй главных компонент (рис. 1), хотя и имеется небольшая зона перекрывания. Основное расхождение видов происходит по первой главной компоненте. Как показывает анализ положения отдельных ЦП в пространстве выделенных компонент (рис. 2),¹ перекрывание происходит, в первую очередь, за счет близости двух пар ценопопуляций, принадлежащих разным видам: 1) ЦП 9 (*P. aquilinum*, вырубка) и ЦП 11 (*P. pinetorum*, опушка); 2) ЦП 2 (*P. aquilinum*, сильно разреженный сосняк) и ЦП 10 (*P. pinetorum*, опушка).

Учет особенностей местообитания анализируемых ЦП хорошо объясняет причины возникновения зоны перекрывания на рис. 1. Она возникает за счет того, что на открытых местообитаниях, которые являются для обоих видов экстремальными, происходит конвергенция морфологических признаков у обоих видов. В то же вре-

¹ Ввиду плохой читаемости графиков, на которых были бы показаны облака рассеяния всех 17 ЦП, на рис. 2 и 3 нами представлены только положения центроидов ЦП.

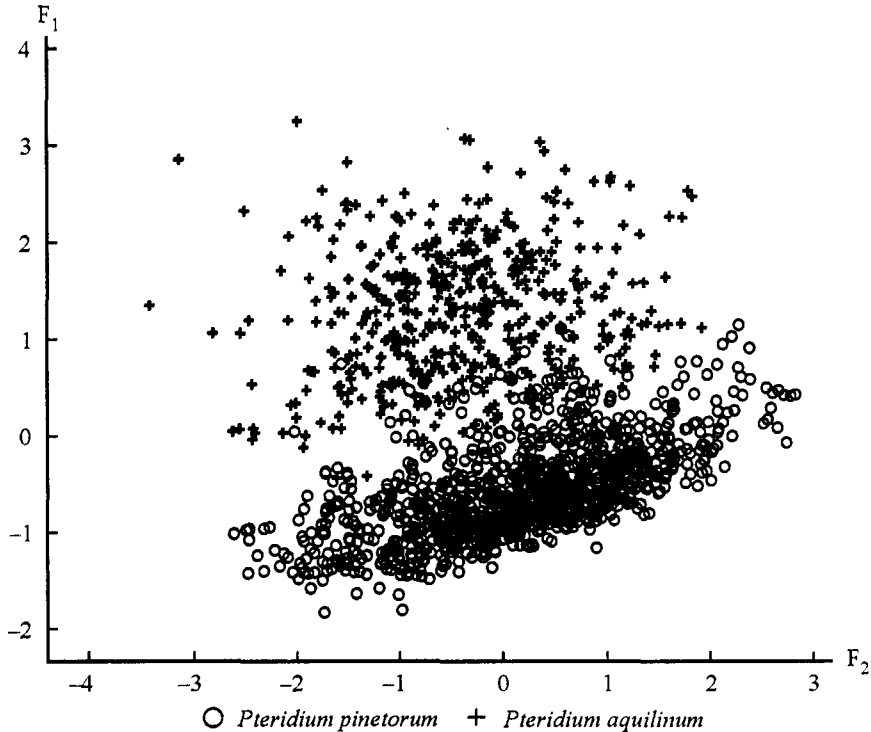


Рис. 1. Распределение особей *Pteridium aquilinum* и *P. pinetorum* в пространстве первой (F₁) и второй (F₂) главных компонент.

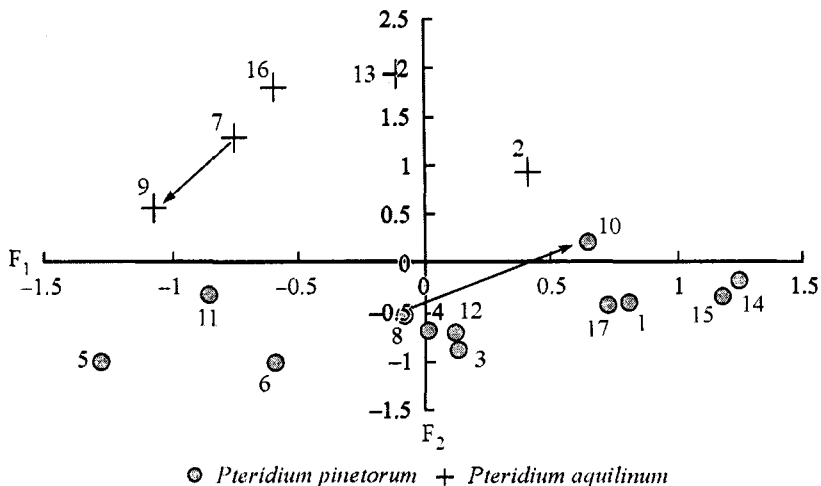


Рис. 2. Положение центров ценопопуляций *Pteridium aquilinum* и *P. pinetorum* в пространстве первой (F₁) и второй (F₂) главных компонент (стрелками показано направление от лесной к опушечной ЦП).

Здесь и на рис. 3 расшифровку номеров ценопопуляций (1—17) см. в тексте.

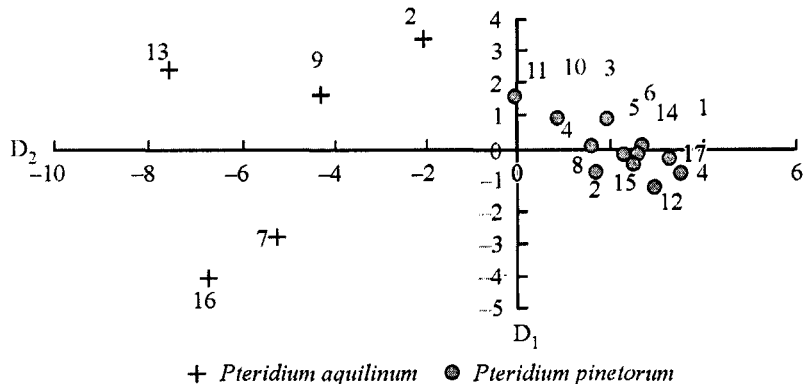


Рис. 3. Положение центроидов ценопопуляций *Pteridium aquilinum* и *P. pinetorum* в пространстве первой (D_1) и второй (D_2) канонических дискриминантных функций.

Сравнение видов только по лесным ЦП показывает, что они хорошо обособлены друг от друга.

Дискриминантный анализ (ДА), при проведении которого в качестве группирующей переменной был использован номер ЦП, подтверждает выводы, полученные при сравнении средних значений изученных признаков и по результатам РСА. Как видно из рис. 3, виды довольно четко обособляются друг от друга в пространстве первой и второй канонических дискриминантных функций. При этом относящиеся к *P. pinetorum* ЦП образуют очень плотное скопление, а ЦП *P. aquilinum* формируют значительно большее облако рассеяния, что связано, в первую очередь, с тем,

ТАБЛИЦА 4

Результаты классификации ЦП *Pteridium aquilinum* и *P. pinetorum* с помощью дискриминантного анализа

№ ЦП	Исходная классификация	Предсказанная классификация, %	
		<i>Pteridium aquilinum</i>	<i>Pteridium pinetorum</i>
1	<i>Pteridium pinetorum</i>	0	100
2	<i>P. aquilinum</i>	80	20
3	<i>P. pinetorum</i>	0	100
4	То же	0	100
5	» »	0	100
6	» »	0	100
7	<i>P. aquilinum</i>	100	0
8	<i>P. pinetorum</i>	0	100
9	<i>P. aquilinum</i>	99	1
10	<i>P. pinetorum</i>	4	96
11	То же	1	99
12	» »	0	100
13	<i>P. aquilinum</i>	100	0
14	<i>P. pinetorum</i>	2	98
15	То же	1	99
16	<i>P. aquilinum</i>	99	11
17	<i>P. pinetorum</i>	0	100
Суммарное значение	<i>P. aquilinum</i>	95.59	4.41
	<i>P. pinetorum</i>	0.67	99.33

они обладают значительной большей изменчивостью морфологических признаков. Да, при проведении которого в качестве группирующей переменной используется принадлежность к виду, показывает, что в этом случае корректно классифицируется 98.3 % анализируемых образцов (табл. 4), что является очень высоким результатом. Как видно из табл. 4, основной вклад в некорректно классифицируемые объекты вносит ЦП 2, что подтверждают данные, полученные с помощью РСА.

Анализ структурных коэффициентов, которые отражают корреляцию между исследуемыми признаками и выделенной канонической дискриминантной функцией, показывает, что наибольшую связь с канонической дискриминантной функцией имеют такие параметры, как N_{cs} , $L_1/2L_{1s}$, L_{cs}/L_{1s} , H , L_1 , L_{cs} и L_{1s}/L_{2s} (табл. 5).

Стандартизированные коэффициенты канонической дискриминантной функции, которые отражают тот вклад, который вносит каждая переменная в значение дискриминантной функции, а также отражают последовательность включения параметров в анализ, демонстрируют несколько иные результаты. Как видно из табл. 5, наибольший вклад в значение дискриминантной функции вносят такие параметры, как N_{cs} и H , а несколько меньший — $L_1/2L_{1s}$, L_{cs}/L_{1s} и L_{1s}/L_{2s} , что совпадает с их сильной корреляцией с данной переменной. Вместе с тем сильно коррелирующие со значением дискриминантной функции параметры L_1 и L_{cs} вообще не были включены в пошаговый дискриминантный анализ, что связано, вероятно, с их частичной избыточностью. В то же время такие параметры, как N_{1s} и L_{τ} , слабо коррелирующие со значением дискриминантной функции, вносят существенный вклад в ее собственное значение. Анализ средних значений этих параметров в конкретных ЦП (табл. 2) показывает, что у *P. pinetorum* существует ЦП как четко отличающиеся от ЦП *P. aquilinum* по N_{1s} и L_{τ} , так и не отличимые по этим параметрам. Таким образом, проведенный дискриминантный анализ показывает, что наиболее информативными параметрами при разграничении видов являются N_{cs} , H , $L_1/2L_{1s}$, L_{cs}/L_{1s} и L_{1s}/L_{2s} . Это в целом подтверждает выводы, сделанные в ходе сравнения средних значений исследуемых параметров.

Влияние экологических условий. Для того чтобы оценить влияние не только видовой принадлежности, но и экологических условий на морфологические при-

ТАБЛИЦА 5

Значения структурных коэффициентов и стандартизированных коэффициентов канонической дискриминантной функции

Параметры	Структурный коэффициент	Стандартизированный коэффициент канонической дискриминантной функции	Параметры	Структурный коэффициент	Стандартизированный коэффициент канонической дискриминантной функции
N_{cs}	0.693	0.699	N_h	0.286	0.137
L_1/L_{1s}	0.645	0.203	L_{τ}/L_1	-0.283	—
$L_{cs}/2L_{1s}$	0.586	-0.238	W_{2s}	0.279	—
H	0.570	0.492	L_{τ}	0.241	-0.345
L_1	0.560	—	L_p	0.218	—
L_{cs}	0.525	—	W_{1s}	-0.203	—
L_{1s}/L_{2s}	-0.524	-0.103	N_{1s}	-0.169	-0.459
L_{1s}/W_{1s}	0.472	0.132	L_{2s}/W_{2s}	0.113	0.260
L_{2s}	0.422	—	L_{1s}	0.090	—
$L_{cs}/2L_{2s}$	0.379	—	W_p	-0.030	—
L_{τ}/W_p	0.348	0.184			

Примечание. «—» — признаки не были использованы при пошаговом включении.

Результаты дисперсионного анализа (ANOVA)

Параметр	Критерий F		
	видовая принадлежность	экология	видовая принадлежность* экология
H	32.514***	1.379	0.0386
L _r	5.274*	1.295	0.153
L ₁	41.326***	1.577	6.253*
L _{cs}	34.846***	1.301	5.603*
L _{1s}	1.579	1.545	0.377
W _{1s}	2.612	0.798	0.536
L _{2s}	18.638***	0.0927	2.218
W _{2s}	5.834*	0.2	0.461
N _{cs}	55.19***	0.109	1.954
N _{1s}	1.183	1.116	0.509
L _p	3.19	3.038	0.256
W _p	1.15	4.139	1.15
N _n	4.704*	10.673**	0.0981
L _r /L ₁	31.719***	6.566*	6.972*
L ₁ /2L _{1s}	118.858***	0.0851	13.989**
L _{cs} /2L _{2s}	49.215***	3.561	10.31**
L _{1s} /W _{1s}	46.178***	0.0113	6.017*
L _{2s} /W _{2s}	4.229	2.039	0.683
L _{cs} /L _{1s}	74.554***	0.0464	8.697*
L _{1s} /L _{2s}	64.497***	9.47**	7.712*
L _p /W _p	10.711**	0.299	0.102

Примечание. Достоверность различий: *** — на 99.9%-м уровне значимости, ** — на 99%-м уровне, * — на 95%-м уровне.

знаки исследуемых ЦП, нами был проведен дисперсионный анализ (ANOVA). При этом все исследованные ЦП были разделены на 2 группы: произрастающие в условиях хорошей освещенности и произрастающие под более или менее густым пологом леса. Полученные данные представлены в табл. 6. Как видно из представленной таблицы, на подавляющее большинство исследуемых параметров оказывает влияние в первую очередь видовая принадлежность анализируемой ЦП. Исключение составляет лишь такой признак, как опушение ложного индузия (N_n), для которого влияние экологических условий было существенно более значимо, хотя оказывает влияние и фактор видовой принадлежности. Это еще раз подтверждает тот факт, что опушение ложного индузия не может использоваться в качестве одного из основных диагностических признаков. Характер местообитания оказывает влияние также на такие параметры, как L_{1s}/L_{2s} и L_r/L₁, хотя и не столь значимо по сравнению с факторами видовой принадлежности. В ряде случаев (параметры L₁, L_{cs}, L_r/L₁, L₁/2L_{1s}, L_{cs}/2L_{2s}, L_{1s}/W_{1s}, L_{cs}/L_{1s} и L_{1s}/L_{2s}) отмечено также взаимодействие между исследуемыми переменными.

Помимо общего анализа влияния характера освещенности на исследуемые ЦП для более детального исследования характера изменчивости изучаемых параметров в разных экологических условиях нами были сделаны 2 выборки (ЦП 7 и ЦП 9 у *P. aquilinum*, а также ЦП 8 и ЦП 10 у *P. pinetorum*) в пределах одной заросли, но в контрастных местообитаниях: под пологом леса и на его опушке (ЦП 10) или на вырубке (ЦП 9). Сравнение средних значений морфологических признаков лесных и

опушечных ЦП у обоих видов орляков (табл. 2) показало, что ЦП 7 и ЦП 8, произрастающие в лесу, достоверно различаются по всем анализируемым признакам. В то же время при произрастании в открытых местообитаниях по параметрам 10 происходит конвергенция значений: полная — по L_1 , L_{cs} , L_{2s} , $L_{cs}/2L_{2s}$, частичная — по H , N_{cs} , L_p/L_1 , $L_1/2L_{1s}$, L_{cs}/L_{1s} , L_{1s}/L_{2s} ; 5 параметров характеризуются однонаправленной изменчивостью (N_{1s} , W_p , N_h , L_{1s}/W_{1s} , L_{2s}/W_{2s}) и лишь по 1 параметру (W_{1s}) наблюдается дивергенция значений. Кроме того, по L_r , L_{1s} , W_{2s} , L_p и L_p/W_p наблюдается ситуация, когда значения параметра меняются на противоположные (если в лесу у *P. aquilinum* значения параметра большие, то в освещенных местообитаниях большие значения данного параметра характерны, наоборот, для *P. pinetorum*, и наоборот). Все это приводит к тому, что в открытых местообитаниях виды конвергируют по комплексу морфологических признаков и отличить их друг от друга становится гораздо сложнее.

Подобная конвергенция, на наш взгляд, связана с особенностями формирования пластинки вайи у данных видов. У *P. aquilinum* имеется одна главная ось формирования пластинки, соответствующая рахису. В благоприятных условиях под пологом леса пластинка способна достаточно длительное время нарастать по этой оси, что приводит к формированию крупных и длинных вай. Недостаток влаги в период разворачивания вай и меньшая влажность воздуха, которая наблюдается на открытых местообитаниях по сравнению с лесными, будет приводить к более раннему завершению роста пластинки и, как следствие, к ее меньшей длине. У *P. pinetorum* помимо оси рахиса формируются еще две дополнительные оси разворачивания, соответствующие первой паре перьев первого порядка. В благоприятных почвенно-климатических условиях под пологом леса функционируют все 3 оси, что в конечном итоге приводит к формированию пластинки, имеющей вид треугольника с почти равными лопастями (ширина пластинки превышает ее длину, а длина первого бокового сегмента первого порядка примерно равняется длине участка пластинки от основания второй пары боковых сегментов первого порядка и до верхушки). На открытых местообитаниях, где наблюдается большая сухость воздуха, первыми прекращают рост боковые оси, отчего первая пара перьев не получает должного развития. В итоге формируются пластинки, имеющие эллиптическую форму. Таким образом, на открытых местообитаниях формируются растения, по комплексу морфологических признаков являющиеся как бы «переходными» между типичными *P. pinetorum* и *P. aquilinum*, произрастающими в лесу. Но необходимо учитывать тот факт, что у *P. aquilinum* это происходит за счет укорочения рахиса, а у *P. pinetorum* — за счет укорочения первой пары перьев первого порядка.

Заключение

На территории Республики Беларусь произрастают 2 вида орляков: *Pteridium pinetorum* С. N. Page et R. R. Mill и *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, которые достоверно (на 99.9 %) различаются по средним значениям 9 морфологических параметров вегетативной сферы: H , L_1 , L_{cs} , N_{cs} , $L_1/2L_{1s}$, $L_{cs}/2L_{2s}$, L_{1s}/W_{1s} , L_{cs}/L_{1s} , L_{1s}/L_{2s} .

Результаты многомерного анализа комплекса морфологических признаков подтверждают хорошую обособленность *P. pinetorum* и *P. aquilinum*, обитающих в сходных местообитаниях. Наиболее надежными для разграничения видов из изученных морфологических признаков являются: число дважды перистых пар сегментов первого порядка (N_{cs}), расстояние от самой высокой точки вайи до поверх-

ности земли (H), длина пластинки (L_1), степень удлинённости пластинки ($L_1/2L_{1s}$), а также отношение длины участка пластинки от основания второй пары боковых сегментов первого порядка и до верхушки к длине первого бокового сегмента (L_{cs}/L_{1s}) и отношение длины первого бокового сегмента к длине второго бокового сегмента (L_{1s}/L_{2s}). Данные признаки являются видоспецифичными и влияние экологических условий на них невелико.

В экстремальных условиях в открытых местообитаниях формируются растения, по комплексу морфологических признаков являющиеся как бы «переходными» между типичными *P. pinetorum* и *P. aquilinum*, произрастающими в лесу. При этом у *P. aquilinum* происходит укорочение рахиса, а у *P. pinetorum* — укорочение первой пары перьев первого порядка.

Благодарности

Автор выражает благодарность Н. С. Ростовской (С.-Петербург) за оказанную помощь в проведении статистической обработки данных и обсуждении полученных результатов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Тихомиров Вал. Н. Изменчивость морфологических признаков *Pteridium aquilinum* и *Pteridium pinetorum* в Беларуси // Актуальные проблемы изучения фито- и микобиоты: Сб. статей Междунар. науч.-практ. конф. 25—27 октября 2004, Минск. Минск, 2004. С. 116—118.
- Цвелёв Н. Н. Род Орляк (*Pteridium*, *Hypolepidaceae*) в Восточной Европе и Северной Азии // Бот. журн. 2005а. Т. 90. № 6. С. 891—896.
- Цвелёв Н. Н. Краткий конспект сосудистых споровых растений Восточной Европы // Новости систематики высших растений. 2005б. Т. 37. С. 7—32.
- Karlsson T. *Pteridium* // Flora Nordica. Stockholm, 2000. Vol. 1. P. 43—47.
- Page C. N., Mill N. N. Scottish Bracken (*Pteridium*): New Taxa and a New Combination // Bot. J. Scotl. 1995а. Vol. 47. N 1. P. 139—140.
- Page C. N., Mill N. N. The Taxa of Scottish Bracken in a European Perspective // Bot. J. Scotl. 1995b. Vol. 47. N 2. P. 229—247.
- Thomson J. A. Morphological and genomic diversity in the genus *Pteridium* (*Dennstaedtiaceae*) // Ann. Bot. 2000. Vol. 85 (Suppl. B). P. 77—99.
- Thomson J. A. Towards a taxonomic revision of *Pteridium* (*Dennstaedtiaceae*) // Telopea. 2004. Vol. 10. N 4. P. 793—803.
- Tryon R. M. A revision of the genus *Pteridium* // Rhodora. 1941. Vol. 43. P. 1—31, 37—67.

SUMMARY

Morphometric comparisons of 12 populations of *Pteridium pinetorum* C. N. Page et R. R. Mill. and 5 populations of *P. aquilinum* (L.) Kuhn support to their differentiation. The most constant diagnostic characters of *P. aquilinum* and *P. pinetorum* are revealed. In exposed habitats, *P. aquilinum* and *P. pinetorum* converge by a complex of morphological characters, to make more difficult their distinguishing from each other.