

ЗНАЧЕНИЕ ПРИЗНАКОВ ФЕРТИЛЬНЫХ СТРУКТУР ВИДОВ *DIPHASIASTRUM* HOLUB (*LYCOPODIACEAE*) ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ И ДИАГНОСТИКИ

Иваненко Ю. А.

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург
yury_ivan@mail.ru

Род *Diphasiastrum* Holub насчитывает до 25-30 видов [3]. Виды *Diphasiastrum* гибридизируют между собой, в результате чего возникают промежуточные формы, рассматриваемые систематиками как гибриды или как гибридогенные виды (подвиды) [3–10]. Мы признаём такие формы в качестве видов гибридного происхождения [1, 2]. В этой статье особое внимание будет уделено 8 распространённым в России видам.

В ключах для определения видов и подвидов *Diphasiastrum*, помимо наиболее ценных признаков вегетативных структур, в особенности веточек и их филлоидов, используют также некоторые признаки фертильных структур: наличие или отсутствие ножек, несущих стробилы, степень разветвлённости ножки (то есть число стробилов, расположенных на одной ножке), длину ножки. Значение для систематики имеют и признаки фертильной ветви («fertile branch»), то есть боковой ветви ортотропных побегов, несущей ножки со стробилами или сидячие стробилы [10]. J. Wilce [10] подробно обсудила таксономическую ценность различных морфологических признаков в роде *Diphasiastrum*, поэтому мы рассмотрим здесь главным образом те признаки фертильных структур, об изменчивости и видовой специфичности которых у нас есть оригинальные данные.

Признаки фертильной ветви.

1. Продолжительность роста фертильной ветви. У *D. alpinum* (L.) Holub, *D. sitchense* (Rupr.) Holub и *D. takedae* Ivanenko (*D. alpinum* x *D. sitchense*) фертильная ветвь может расти до формирования стробилов на протяжении 1-2, редко 3 лет. При кустовидном или карликовом габитусе ортотропных побегов *D. alpinum*, *D. sitchense* и *D. takedae* их растущие на протяжении 2(3) лет фертильные ветви достигают немалой длины и заметно возвышаются над собранными в пучки вегетативными веточками. Гораздо реже отдельные фертильные ветви могут расти на протяжении 2 лет у *D. issleri* (Rouy) Holub (*D. alpinum* x *D. complanatum*). У типового подвида *D. complanatum* (L.) Holub, *D. tristachyum* (Pursh) Holub и *D. zeilleri* (Rouy) Holub (*D. complanatum* x *D. tristachyum*) фертильная ветвь растёт только на протяжении 1 года.

2. Наличие или отсутствие выраженной периодичности роста фертильной ветви и степень её обособленности от расположенной на ней ножки со стробилами или стробила. У большей части видов фертильная

ветвь заканчивает рост в конце вегетационного периода, причём её верхушка становится похожей на почку [10]. На следующий год на верхушке фертильной ветви отрастают сидячие стробилы или ножки со стробилами. Лишь у нескольких тропических видов, например у *D. angustiramosum* (Alderw.) Holub из Новой Гвинеи, фертильная ветвь не чётко ограничена от расположенной на ней ножки [10]; без периода покоя фертильная ветвь постепенно переходит в ножку, образуя структуру, названную Wilce «peduncle branch», то есть «ножкоподобная ветвь» или «ветвь-ножка». Мы обнаружили наличие ножкоподобной ветви также у образца *D. tristachyum*, из Северо-Восточной Турции (LE!). У двух из трёх ортотропных побегов этого образца отмечено непрерывное преобразование фертильной ветви в ножку. Сходным образом у *D. zeilleri* верхушка фертильной ветви на протяжении одного вегетационного периода может иногда непосредственно (без развития ножки!) преобразоваться в сидячий стробил. Такую фертильную ветвь мы предлагаем назвать «стробиловидной ветвью». У одного клона *D. zeilleri* в окрестностях ст. Толмачёво Лужского р-на Ленинградской обл. мы наблюдали формирование стробиловидных ветвей на протяжении более 10 лет. Стробиловидные ветви мы нашли также у *D. oellgaardii* Stoor et al. (*D. alpinum* × *D. tristachyum*) в июле 2012 г. во время экскурсии, организованной К. Horn. в Баварии западнее г. Фурт-им-Вальд.

Признаки ножки.

1. Наличие или отсутствие ножки. Из произрастающих в России видов *Diphasiastrum* ножки обычно не развиты у *D. alpinum*, *D. takedae*, *D. sitchense* и близкого к последнему *D. nikoënsis* (Franch. et Sav.) Holub. Однако у *D. alpinum* по всему ареалу (в том числе в России) отмечены экzemпляры с короткими ножками не более нескольких мм дл., а у *D. sitchense* на юго-востоке североамериканской части его ареала обычны растения с ножками не более 1 см дл. [10]. Нам известен один экземпляр *D. takedae* с ножками 0.2-0.5 см дл. с Камчатки (МНА!). Этот экземпляр мы в своё время ошибочно определили как *D. issleri* из-за его кустовидного габитуса и наличия коротких ножек [1]. У *D. complanatum* subsp. *hastulatum* (Sipl.) Ivanenko et Tzvelev и *D. complanatum* subsp. *montellii* (Kukkonen) Kukkonen ножки короткие, изредка встречаются сидячие стробилы. Также нечасто сидячие стробилы встречаются у гибридогенных видов *D. issleri* и *D. oellgaardii*, которым они достались по наследству от *D. alpinum*. Наконец, сидячие стробилы могут наличествовать у *D. oellgaardii* и *D. zeilleri* вследствие формирования стробиловидных ветвей.

2. Наличие или отсутствие ножки на верхушке главной оси. Согласно Wilce, у 2 видов, *D. tristachyum* и мадагаскарско-южноафриканского *D. zanclophyllum* (Wilce) Holub, ножка со стробилами формируется не

только на фертильных ветвях, но и на верхушке главной оси ортотропного побега [10]. Однако это характерно и для *D. zeilleri*: примерно у половины побегов *D. zeilleri* ножки расположены на фертильных ветвях, а у остальных и на фертильных ветвях, и на главной оси [8]. Ножка на верхушке главной оси – хороший диагностический признак для различения сходных между собой и нередко смешиваемых *D. zeilleri* и *D. complanatum*. Правда, мы обнаружили ножку на верхушке главной оси также у 2 образцов *D. complanatum* (Россия, Курганская обл., наш гербарий; Япония, пров. Синано, LE!) и у 2 образцов *D. wilceae* Ivanenko (Китай, пров. Юньнань и Ляонин; оба в LE!). Однако этот признак отнюдь не характерен для *D. complanatum* и *D. wilceae*.

Признаки фертильных структур пригодны для систематики и диагностики видов *Diphasiastrum* как дополнительные, и их не следует игнорировать. Однако переоценка значения признаков спороносных структур и габитуса побегов для диагностики видов ведёт к ошибкам в определении; например, образцы *D. complanatum* ssp. *hastulatum* неверно определяют как *D. issleri*, а образцы *D. complanatum* ssp. *montellii* как *D. alpinum*.

1. Иваненко Ю. А. Проблема гибридного происхождения *Diphasiastrum issleri* (*Lycopodiaceae*) и распространение этого вида в СССР // Вест. Ленингр. Ун-та, Сер. 3, 1991. Вып. 4. N 24. С. 28-31.

2. Иваненко Ю. А., Цвелёв Н. Н. О роде *Diphasiastrum* (*Lycopodiaceae*) в Восточной Европе // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 1. С. 100-113.

3. Holub J. *Diphasiastrum*, a new genus in *Lycopodiaceae* // Preslia. 1975. Vol. 47. N 2. P. 97-110.

4. Holub J. Notes on some species of *Diphasiastrum* // Preslia. 1975. Vol. 47. N 3. P. 232-240.

5. Horn K., Bennert H. W. *Diphasiastrum oellgaardii* Stoor et al. (*Lycopodiaceae*, *Pteridophyta*), eine neue Flachbärlapp-Art für die Flora von Österreich // Phyt. 2002. Bd. 42. N 1. S. 125-148.

6. Kukkonen I. Studies on the variability of *Diphasium* (*Lycopodium*) *complanatum* // Ann. Bot. Fenn. 1967. Vol. 4. P. 441-470.

7. Pacyna A. Biometrics and taxonomy of the polish species of the genus *Diphasium* Presl // Fragm. Flor. Geobot. 1972. Vol. 18. N 3-4. P. 255-297.

8. Pacyna A. Polskie gatunki rodzaju *Diphasium* Presl i ich rozmieszczenie w kraju // Fragm. Flor. Geobot. 1972. Vol. 18. N 3-4. P. 309-341.

9. Stoor A.M., Boudrie M., Jérôme C., Horn K., Bennert H. W. *Diphasiastrum oellgaardii* (*Lycopodiaceae*, *Pteridophyta*), a new lycopod species from Central Europe and France // Feddes Repert. 1996. H.107. N 3-4. S. 149-157.

10. Wilce J.H. Section *Complanata* of the genus *Lycopodium* // Beih. Nova Hedw. 1965. H. 19. 233 S.