

А. К. Еськов

Диаспорология сосудистых эпифитов: анализ и систематизация литературных данных

В статье обсуждаются различные аспекты диаспорологии сосудистых эпифитов на основе имеющихся литературных данных. Предлагается анализ морфометрии семян 80 видов *Orchidaceae* в связи с их экологией.

Ключевые слова: диаспорология, сосудистые эпифиты, морфология диаспор.

А. К. Eskov

Diasporology of Vascular Epiphytes: Analysis and Systematization of Literature Data

The article discusses various aspects of diasporology of vascular epiphytes based on the available literature data. The analysis of morphometry of seeds of 80 species *Orchidaceae* due to their ecology is offered here.

Keywords diasporology, vascular epiphytes, morphology of diaspores.

Эпифитами (от греч. ἔπι – «на» и φυτόν – «растение») называются те растения, которые произрастают на других растениях, используя последние только в качестве опоры и субстрата, при этом не будучи паразитами. В широком смысле, эпифитами являются многие организмы: бактерии, грибы, водоросли, лишайники, мхи и сосудистые растения. Однако, говоря об эпифитах как о жизненной форме, как правило, имеют в виду именно сосудистые эпифиты. Это связано, с одной стороны, с тем, что они в основной своей массе гомойгидрические растения с определенными приспособлениями для эпифитного образа жизни (в отличие от пойкилогидрических бессосудистых эпифитных мхов и лишайников), с другой – именно сосудистые эпифиты составляют неотъемлемую часть структуры тропических и субтропических формаций, почти совсем отсутствуя в бореальном климате северного полушария. Тем не менее сосудистые эпифиты широко распространены и в умеренных областях южного полушария с морским климатом [9, 16]. Например, богатая флора сосудистых эпифитов характерна для Новой Зеландии (включая эпифитные орхидные) и для южного Чили («вальдивийский лес»). Очевидно, лимитирующим фактором для распространения сосудистых эпифитов в северном полушарии являются границы устойчивых отрицательных зимних температур. Например, для умеренной зоны Европы описан только единственный представитель сосудистых эпифи-

тов *Polypodium vulgare* [12, 15], который в южных частях Европы и у нас на черноморском побережье Кавказа («колхидский лес») сменяется близким *Polypodium serratum* [3]. Эти два вида являются настоящими эпифитами, никогда не становясь наземными. *Polypodium vulgare* в северных частях своего ареала является литофитом. Так, по нашим наблюдениям, на Валаамском архипелаге он поселяется в моховых подушках, покрывающих гранитные скалы, но не встречается на земле.

Кроме того, ряд видов наземных цветковых растений северного полушария достаточно часто становится в подходящих условиях факультативными эпифитами. Берг указывает для «колхидского леса» *Oxalis villosa*, а для «гирканского леса» – *Cardamine hirsuta*, *Geranium robertianum* и ту же *Oxalis villosa* [3]. Граница между факультативными и облигатными эпифитами, очевидно, лежит не только в общей эпи- и экоморфологии, как то: ксероморфоз, специальные видоизменения вегетативных органов, но и в не меньшей степени в специфике морфологических особенностей и расселения диаспор. Общее число видов сосудистых эпифитов достигает, по некоторым оценкам, 10 % от общего числа всех сосудистых растений [11]. Их видовое разнообразие составляет около 20000–25000 видов [8], что в целом соответствует предыдущей оценке, учитывая общее число сосудистых растений в 250800 видов [5]. Известно около 60 семейств, к которым

принадлежат сосудистые эпифиты [8]. При этом 80 % видов относятся к однодольным, а именно к орхидным и бромелиевым [11].

Распространение и расселение эпифитных растений имеют ряд особенностей, связанных с проблемами их прикрепления к субстратам высоко над землей и, соответственно, транспорта диаспор эпифитов к этим субстратам.

У семян орхидных может наблюдаться корреляция между экологией образа жизни и размером и формой семян. Так, для 18 видов рода *Paphiopedilum* Pfitz. (*Orchidaceae*) было весьма наглядно показано, что размер и отношение длины к ширине семени уменьшаются при переходе от наземных форм к литофитным и затем к эпифитным [1]. Однако сравнение морфометрических параметров семян орхидных в выборке неродственных таксонов (относящихся к разным родам, подтрибам, трибам и подсемействам) дает более сложную картину зависимости морфологии диаспор от экологии вида. Недавно опубликованные данные по морфометрии семян более чем 80 видов орхидных предоставили нам такую возможность [6].

Для выявления сходства в экоморфологии семян орхидных нами был проведен кластерный анализ морфометрических данных методом средних связей между евклидовыми расстояниями. Анализировались 80 видов из 31 рода по следующим параметрам: длина семенной оболочки, ширина семенной оболочки, длина зародыша, ширина зародыша. Дендрограмма кластеризации показана на рис. 1. Морфометрические параметры выявленных классов (по средним) показаны на рис. 2. и в табл. По результатам данного кластерного анализа можно сделать следующие выводы: наименьшими в размерах семенами с наименее вытянутой формой, а также самой небольшой долей воздушного пространства семени (61,6 %) обладают типичные эпифиты (кластер 2). Однако более крупные и более вытянутые семена с большим воздушным пространством могут быть как у эпифитных, так и у наземных орхидей (кластеры 1, 3, 4). Тем не менее рекордные морфометрические характеристики принадлежат эпифитно-литофитным представителям рода *Coelogyne* (кластеры 5 и 6). Можно предположить, что, прежде всего, размер и форма семени связаны со стратегией расселения и, во вторую очередь, с наличием (отсутствием) эпифитизма как такового. Как видно из рис. 2, размер (и в особенности ширина) зародыша меняется сравнительно мало, тогда как колебания ширины семенной оболочки отличаются в разы, а объем,

соответственно, может различаться более чем в 20 раз, то есть семена с большим воздушным пространством, очевидно, лучше приспособлены к воздушной флотации. Почему семена эпифитных орхидей в целом уступают наземным по своей приспособленности к воздушной миграции, – несомненно, интересный вопрос, требующий дальнейшего исследования.

Косвенным подтверждением данного вывода служат интересные данные по о. Кракатау, потерявшему всю свою растительность в результате извержения в 1883 г. Спустя 20 лет после извержения орхидеи были представлены 1 эпифитным видом и 5 наземными, и лишь спустя 50 лет флора эпифитных и наземных видов примерно выровнялась – 17 и 18 видов соответственно [6].

Бромелиевые представляют собой еще одно крупное, по преимуществу эпифитное, семейство. У них также может наблюдаться зависимость строения плодов и семян от экологии вида. Так, у наземного ананаса развивается большое сочное соплодие, и распространение семян идет через эндозоохорных агентов среди наземных животных. Крупные «резервуарные» бромелиевые, растущие в развилках деревьев, часто имеют сочные ягоды и, по всей видимости, разносятся птицами, поедающими их. Наиболее специализированными эпифитами из бромелиевых являются представители рода *Tillandsia* L., мелкие семена которых, распространяющиеся воздушным путем, имеют характерные волосовидные выросты (подобные семянкам одуванчика) и при перепадах влажности воздуха совершают винтообразные гигроскопические движения. Благодаря этому семя весьма цепко прикрепляется к самым, казалось бы, неподходящим субстратам, где и прорастает. Это не только очень тонкие ветви верхушек деревьев, где обычно эпифиты не встречаются, но и линии электропередач, что часто удивляет многих путешественников по Южной Америке.

Диаспорология эпифитных представителей семейства кактусовых также имеет ряд особенностей. Так, при прорастивании большого числа семян эпифитных кактусов было отмечено, что зародышевый корень сразу после появления из оболочки семени обильно обрастает корневыми волосками и прекращает свой рост. При этом первых митотических делений апикальной меристемы на таких корнях обнаружено не было. Лишь по истечении пяти-семи дней у проростков стали появляться адвентивные корни.

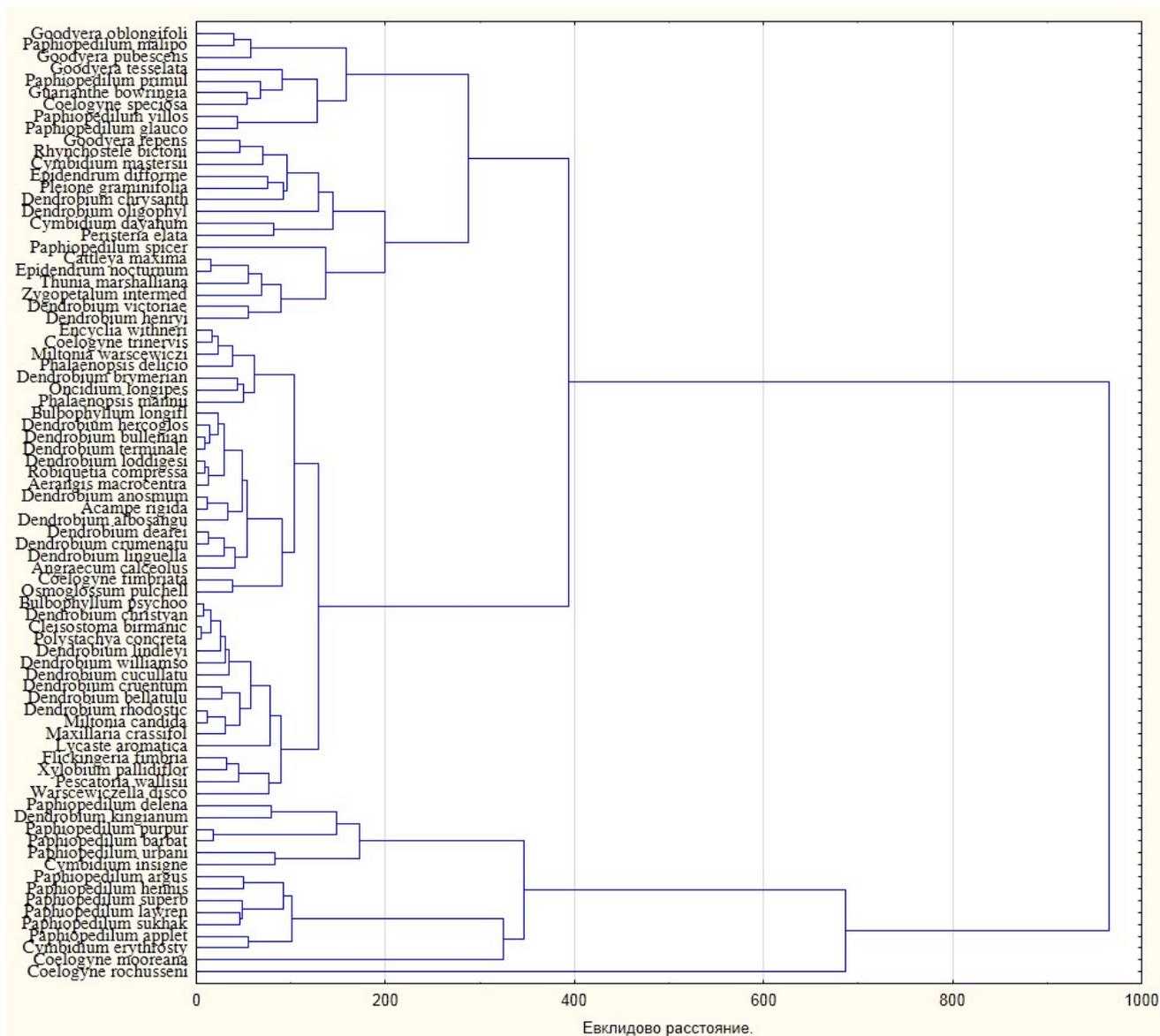


Рис. 1. Дендрограмма кластеризации сходства экоморфологии диаспор 80 видов *Orchidaceae*, построенная с использованием метода средних связей между евклидовыми расстояниями, по морфометрическим параметрам семени: длина семенной оболочки, ширина семенной оболочки, длина зародыша, ширина зародыша

Видимо, это обусловлено необходимостью проростков как можно более прочно закрепиться на эпифитном субстрате после прорастания [7].

Менее ясна диаспорология споровых сосудистых эпифитов. Так, по нашим наблюдениям, в условиях Фондовой оранжереи ГБС РАН самосев *Asplenium nidus* L происходит только на эпифитных субстратах.

Также мы наблюдали в природе, в Южном Индокитае (о. Фу-Куок), что упавшие экземпляры *Drynaria quercifolia* (L.) J. Sm не гибнут и продолжают расти наземно в условиях разреженного саванного криволесья, но никогда не размножаются на земле самостоятельно. Ювенильные экземпляры спорофита *Platyserium*

grande (Fée) Kunze в том же редколесье, встречались на стволах деревьев на высоте не больше одного метра и не наблюдались на поверхности земли. Таким образом, здесь может иметь место наличие облигатности типичных споровых эпифитов, но сами причины и механизм селективного прорастания спор нам пока не ясен. Сравнивая же морфологию спор и гаметофитов эпифитных папоротников, очень трудно выявить какую-либо четкую тенденцию, предполагающую облигатный эпифитизм. На приведенных ниже примерах видно, насколько затруднительно выявить существенную корреляцию между эпифитным образом жизни и морфологией спор и проталиев.

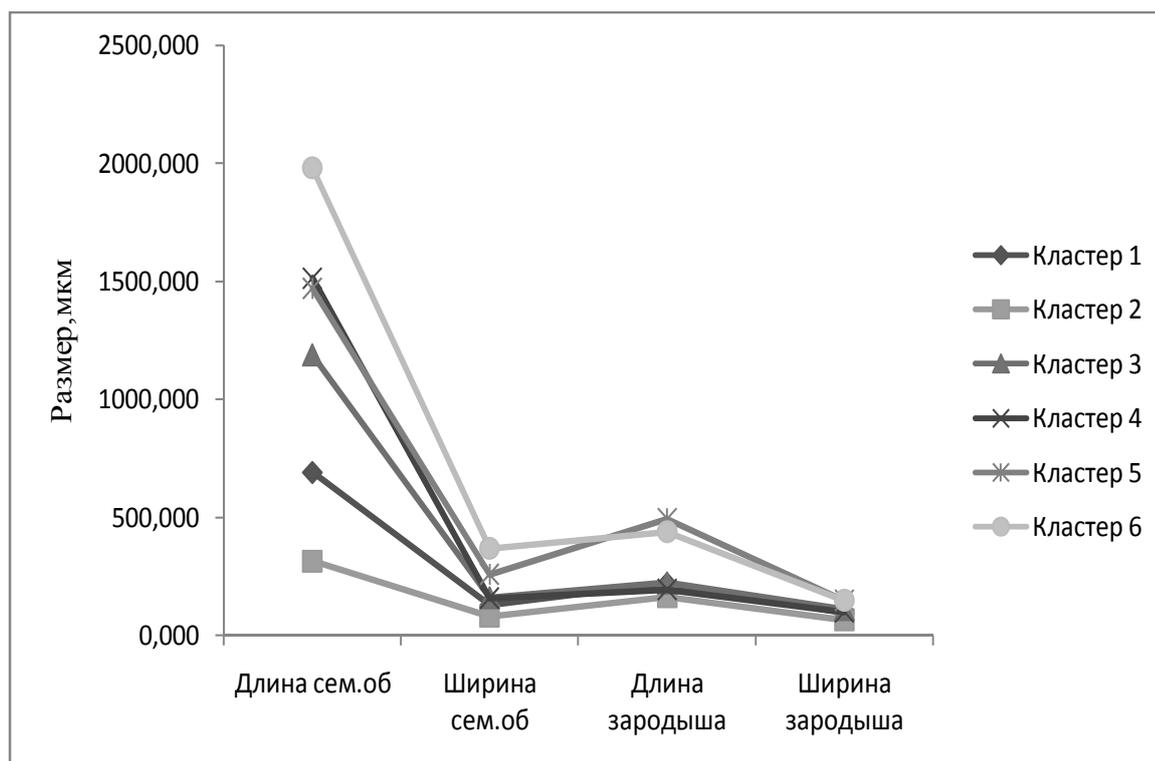


Рис. 2. График средних морфометрических параметров разных кластеров

Так, для рода *Ophioglossum* L. (*Ophioglossaceae*) описаны проталии эпифитных видов *O. pendulum* L. и *O. palmatum* L., которые чаще всего имеют вытянутую форму, но могут быть и относительно бесформенными. Они, как правило, очень хрупкие, мясистые, имеют микоризу и не содержат хлорофилла. Их споры, как и у прочих представителей семейства, прорастают строго в темноте [2], что делает не совсем понятным механизм их распространения в природе. Возможно, здесь имеется некий эндозоохорный агент среди членистоногих. Споры другого эпифитного семейства *Vittariaceae* зачастую прорастают в спорангиях. Их проталии имеют необычную лентовидную форму и многочисленные органы вегетативного размножения – геммы [2]. Кроме того, проталии рода *Vittaria* Sm способны долго жить независимо. Следует отметить и тот факт, что по гаметофиту был описан и первый вид папоротника, *Vittaria appalachiana* Farrar & Mickel, спорофит которого неизвестен [10].

Тут прослеживаются параллели с другим обширным эпифитным семейством *Hymenophyllaceae*, проталии которого также имеют необычную лентовидную или нитевидную форму и нередко образуют эндомикоризу. Они могут жить и независимо на протяжении длительного периода. В процессе изучения таких автономных гаметофитов были опи-

саны два новых вида, спорофиты которых не найдены: *Trichomanes intricatum* Farrar и *Hymenophyllum tayloriae* Farrar & Raine [2]. У типично эпифитных родов семейства *Polypodiaceae*, таких как *Platycerium* Desv и *Pyrrosia* Mirb., наблюдается опушение проталиев многоклеточными волосками сложной формы, что можно рассматривать как приспособление для выживания в строго эпифитных условиях. Важно и то, что достаточно часто споры эпифитных папоротников содержат хлорофилл и маслянистые включения, вследствие чего быстро теряют всхожесть из-за полного отсутствия у таких спор периода покоя [2]. Ряд споровых сосудистых эпифитов обладает интересными механизмами вегетативного размножения. Так, эпифитные представители рода *Huperzia* Bernh. (*Lycopodiaceae*), попадая на подходящий субстрат (например, покрытую мхом ветку), способны образовывать выводковые почки на свешивающихся вниз спорофиллоносных частях побега. Мы считаем, что диаспорология споровых эпифитов, несомненно, требует дополнительных исследований.

Необходимо также отметить, что расселение эпифита по отдельно стоящему дереву очень сильно зависит от типовой организменной модели, к которой относится данный вид – *экорбиоморфы*.

Таблица

Видовой состав кластеров и средние показатели, характеризующие способность семени к воздушной флотации (на основе данных монографии [5])

Кластер	Виды	Объем семенной оболочки, мкм ³ *10 ³	Объем зародыша, мкм ³ *10 ³	Отношение объема оболочки и зародыша	Доля воздушного пространства в семени, %
1	<i>Cattleya maxima</i> , <i>Coelogyne speciosa</i> , <i>Cymbidium dayanum</i> , <i>C. mastersii</i> , <i>Dendrobium chrysanthum</i> , <i>D. henryi</i> , <i>D. oligophyllum</i> , <i>D. victoriae-reginae</i> , <i>Epidendrum difforme</i> , <i>E. nocturnum</i> , <i>Goodyera oblongifolia</i> , <i>G. pubescens</i> , <i>G. repens</i> , <i>G. tessellata</i> , <i>Guarianthe bowringiana</i> , <i>Paphiopedilum glaucophyllum</i> , <i>P. malipoense</i> , <i>P. primulinum</i> , <i>P. spicerianum</i> , <i>P. villosum</i> , <i>Peristeria elata</i> , <i>Pleione graminifolia</i> , <i>Rhynchosele bictoniensis</i> , <i>Thunia marshalliana</i> , <i>Zygopetalum intermedium</i>	6108,8	1230,28	5,867	78,5
2	<i>Acampe rigida</i> , <i>Aerangis macrocentra</i> , <i>Angraecum calceolus</i> , <i>Bulbophyllum longiflorum</i> , <i>B. psychoon</i> , <i>Cleisostoma birmanicum</i> , <i>Coelogyne fimbriata</i> , <i>C. trinervis</i> , <i>Dendrobium albosanguineum</i> , <i>D. anosmum</i> , <i>D. bellatulum</i> , <i>D. brymerianum</i> , <i>D. bullenianum</i> , <i>D. christyanum</i> , <i>D. cruentum</i> , <i>D. crumenatum</i> , <i>D. cucullatum</i> , <i>D. dearei</i> , <i>D. hercoglossum</i> , <i>D. lindleyi</i> , <i>D. linguella</i> , <i>D. loddigesii</i> , <i>D. rhodostictum</i> , <i>D. terminale</i> , <i>D. williamsonii</i> , <i>Encyclia withneri</i> , <i>Flickingeria fimbriata</i> , <i>Lycaste aromatic</i> , <i>Maxillaria crassifolia</i> , <i>Miltonia candida</i> , <i>Miltonia warszewiczii</i> , <i>Oncidium longipes</i> , <i>Osmoglossum pulchellum</i> , <i>Pescatoria wallisii</i> , <i>Phalaenopsis deliciosa</i> , <i>Ph. mannii</i> , <i>Polystachya concreta</i> , <i>Robiquetia compressa</i> , <i>Warszewiczella discolor</i> , <i>Xylobium pallidiflorum</i>	1152,308	404,205	3,715	61,655
3	<i>Cymbidium insigne</i> , <i>Dendrobium kingianum</i> , <i>Paphiopedilum barbatum</i> , <i>P. delenatii</i> , <i>P. purpuratum</i> , <i>P. urbanianum</i>	16383,33	1655	12,67	90,73
4	<i>Cymbidium erythrostylum</i> , <i>Paphiopedilum appletonianum</i> , <i>P. argus</i> , <i>P. hennisianum</i> , <i>P. lawrenceanum</i> , <i>P. sukhalulii</i> , <i>P. superbiens</i>	21114,29	1067,14	19,43	94,49
5	<i>Coelogyne mooreana</i>	51600	5800	8,80	88,75
6	<i>Coelogyne rochussenii</i>	139000	5100	27,3	96,3

Ранее нами была предложена классификация сосудистых эпифитов, в основу которой положе-

но выделение такой типовой модели, как эко-биоморф [4]. Принадлежность к экобиоморфе во

многим может предопределять стратегию расселения. Например, представители экибиоморф куртинообразующих эпифитов способны сплошь затащить дерево, тогда как представители гнездовых экибиоморф встречаются более или менее одиночно. При этом оба растения могут представлять собой по сути один экземпляр, но физиологически воспринимаются совсем по-разному. Соответственно, и, так сказать, «выход» эффективности диаспор будет совсем разный, поскольку несопоставимое количество биомассы получится из одного семени или споры в описываемых случаях. Кроме того, деление куртины проходит достаточно безболезненно для растения – зачастую именно фрагменты куртины могут выступать в роли диаспор.

Надо отметить, что проблематика диаспорологии эпифитов не исчерпывается только изучением экоморфологии их диаспор и стратегий расселения, но и должна включать понимание причин глубинных связей «хозяин-эпифит», которые до последнего времени были малопонятны (кроме самоочевидных соображений по поводу текстуры коры). Важными при расселении эпифитов оказались также возраст и размер дерева-хозяина [13]. Однако самые последние исследования показывают, что эти специфические связи актуальны не только на уровне фенотипических изменений вида, но и на уровне конкретного генотипа дерева-хозяина. Было доказано, что с увеличением расстояния между деревьями *Brosimum alicastrum* Sw. (*Moraceae*), растут и генетические отличия у исследуемых экземпляров, что, в свою очередь, влияет на сообщество

эпифитов, а также беспозвоночных, живущих на стволе и в опаде. Вполне возможно, что лимитирующим фактором при расселении диаспор в данном случае уже играют более тонкие связи, например, присутствие нужных для прорастания семян штаммов эндофитных грибов, химизм стекающей по стволу воды (тесно связанный с вторичными метаболитами растения-хозяина), мощность мохового и лишайникового покрова ствола. Эти факторы могут сильно варьировать в зависимости от внутривидового генотипа хозяина и создают мозаичную картину уникальных экологических связей тропического леса, что делает его практически невозможным при нарушении вследствие антропогенного влияния [14].

Таким образом, из всего вышеизложенного можно сделать следующие выводы:

- анализ литературных данных показывает, что диаспорология сосудистых эпифитов как экогруппы находится практически в зачаточном состоянии;
- имеющиеся данные о морфологии диаспор крайне трудно систематизировать ввиду малого количества полевых наблюдений, позволяющих правильно интерполировать обсуждаемые морфометрические и морфологические особенности; тем не менее корреляция между эпифитным образом жизни и морфологией диаспор, судя по всему, существует, хотя, скорее всего, это прямая связь со стратегиями и способами расселения диаспор, свойственных эпифитизму, а не с эпифитным образом жизни как таковым.

Библиографический список

1. Антипина, В. А., Коломейцева, Г. Л. Морфометрия семян видов рода *Raphiopedilum* Pfitz. (*Orchidaceae* Juss.) в связи с их систематикой и экологией [Текст] / В. А. Антипина, Г. Л. Коломейцева // Труды 8 международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых. – Т. 1. – М., 2009. – С. 27–31
2. Арнаутова, Е. М. Гаметофиты равноспоровых папоротников [Текст] / Е. М. Арнаутова. – СПб. : Изд-во СПб. ун-та, 2008. – 456 с.
3. Берг, Л. С. Географические зоны Советского Союза [Текст]. Т. 2 / Л. С. Берг. – М. : Географгиз, 1952. – 511 с.
4. Еськов, А. К. Экофизиологическая классификация сосудистых эпифитов как теоретическая предпосылка формирования коллекций и сообществ эпифитных растений в условиях оранжерейной культуры [Текст] / А. К. Еськов // Естественные и технические науки. – 2012. – № 4. – С. 93–98.
5. Зитте, П. Ботаника [Текст]. В 4 т. Т. 4. Экология // П. Зитте, Э. В. Вайлер, Й. В. Кадерайт и др. ; под ред. А. К. Тимонина, В. В. Чуб. – М. : Академия, 2007. – 248 с
6. Коломейцева, Г. Л. Семена орхидей : развитие, структура, прорастание [Текст] / Г. Л. Коломейцева [и др.]. – М. : Геос. – 352 с.
7. Панкин, В. Х., Кариологический анализ некоторых представителей эпифитных кактусов (*Cactaceae* Juss.) [Текст] // Бюл. Главн. ботан. сада. – М., 2005. – Вып. 189. – С. 136–150.
8. Benzing, D. H. Vascular epiphytes. General biology and related biota. – Cambridge: Cambridge University Press, 1990. – 354 p.
9. Camppbell, D. H. Ботанические ландшафты земного шара [Текст] : [пер. с англ.] / Д. Н. Camppbell. – М. : Иност. лит., 1948. – 434 с
10. Farrar, D. R., Mickel, J. T. *Vittaria appalachiana*: a name for the Appalachian gametophyte // American Fern Journal. – 1991. – V. 81. – № 3. – P. 69–75.

11. Kress, W. J. A symposium: the biology of tropical epiphytes // *Selbyana*. – 1986. – № 9. – P. 1–22.
12. Richards, P. W. Тропический дождевой лес [Текст] : [пер. с англ.] / P. W. Richards. – М. : Иностр. лит., 1961. – 448 с.
13. Zotz, G., Vollrath, B. The epiphyte vegetation of the palm *Socratea exorrhiza* correlations with tree size, tree age and bryophyte cover // *J. Trop. Ecol.*, 2003. – V.19. – P. 81–90.
14. Zytynska, E.S., Fay, M.F., Penney, D., Preziosi, R.F. Genetic variation in a tropical tree species influences the associated epiphytic plant and invertebrate communities in a complex forest ecosystem // *Phil. Trans. R. Soc.* – 2011. – V. 366. – P. 1329–1336.
15. Walter, H. Растительность земного шара: эколого-физиологическая характеристика [Текст]. Т. 1: Тропические и субтропические зоны / пер. с нем. Ю. Я. Ретеюма и И. М. Спичкина ; под ред. П. Б. Виппера. – М.: Прогресс. – 1968. – 551 с.
16. Walter, H. Растительность земного шара: эколого-физиологическая характеристика [Текст]. Т. 2 : Леса умеренной зоны / сокр. пер. с нем. Лисовской и Ю. Я. Ретеюма. – М.: Прогресс, 1974. – 423 с.