В.Р.Филин

ХВОЩ ЗИМУЮЩИЙ

Номенклатура и внутривидовая систематика

Equisetum hyemale L., 1753, Sp.pl. : 1062; Кауфм. 1866, Моск. фл., изд.: 613; 1889, изд.2 : 643; Цингер, 1886, Сборн. свед.: 500; Шмальг. 1897, Фл. 2:680; Флёров, 1907, Калужск.фл. 3:10; Федченко, Флеров, 1910, Илл.фл.Моск.губ. 1:23; Ильин,1934, Фл.СССР, 1:110; Аверкиев, 1938, Опр.раст.Горьк.обл.: 47; Станков, Талиев, 1957; Опр.высш.раст.евр.части СССР, изд. 2:45; Дубровина, 1961, Опр.раст.Яросл.обл. :41; Пояркова,1964, в Маевок. Фл., изд.9:50; Tutin, I964, Fl.Europ. 1:7; Скворцов, 1966, Опр.раст.Моск.обл.: 50; Бобров, 1974, Фл.евр.части СССР, 1:66; Босек, 1975, Раст. Брянск. обл.: 63; Черепанов, 1981, Сосуд. раст. СССР: 211. - E.Komarovii Iljin, I934, Фл.СССР, 1:110. - Хвощ зимующий (семейство Equisetaceae L.C. Richards ex DC. - хвощевые).

Хок (Hauke, I963) относит вид К подсекции Perennantia секции Hippoohaete подрода Hippochaete (Milde) Bak. и указывает, что вид является типом подрода. Немногие ботаники (Rothmaler, 1944; Fuchs, 1963; Holub, 1972) считают подрод самостоятельным родом -Hippochaete Milde (Pichi Sermalli, 1971).

В пределах вида Хок выделяет две разновидности - евразиатскую var.hyemale и в основном североамериканскую, но приуроченную также к тихоокеанскому побережью Восточной Аэии var.affine (Engeim.) A.A.Eat. Морфологические признаки растений первой разновидности довольно стабильны. Напротив, растения var.affine очень изменчивы, при этом изменчивость носит клинальшй характер. В большинстве североамериканских "Флор" растения var.affine относят к трем разновидностям или даже видам, но Хок отмечает, что резкого перехода между var.affine и var.hyemale как на западной, так и на восточной границе ареала var.hyemale нет, и поэтому не считает целесообразным повышать ранг этих таксонов, сводя в синонимы var,affine 4 видовых названия и названия более 10 разновидностей. Голуб (1972) в пределах Hippochaete hyemalis (L.) Bruhin выделяет 4 подвида: hyemalis, affine, californica, praealta (три последних входят в очерченный Хоком круг изменчиво-

сти var.affine).

E. hyemale образует гибриды с другими представителями подрода Hippochaete - с E.laevigatum A.Br., E. myriochaetum Schlecht. et Cham., E. ramosissimum subsp. ramosissimum и E. varlegatum Sohieich. Эти гибриды называют соответственно: E. x ferrissii Clute, E. x mexicanum Milde, E. x moorei Newm. и E. x trachyodon A. Br. (Эглите, 1979; Luerssen, I889; Hauke, I963; Borg,I967; Holub, 1972). Некоторые из гибридов получены при реципрокных скрещиваниях (Duckett, 1979a).

Географическое распространение

Голарктический неморально-бореальный вид (Hulten, I962; Hauke, 1963; Meusel et al., 1971; Atlas fl.Eur., 1972). Голуб (Holub, 1972) определяет тип ареала как северно-средиземный (северно-субтропический), отмечая приуроченность вида в основном к двум зонам растительности и захождение вида в арктическую и тропическую зоны (Holub, jirasek, 1968). Хвощ зимующий произрастает главным образом в широколиственных, хвойных и смешанных равнинных и горных лесах Евразии и Северной Америки, тяготея к долинам рек и их притоков. Встречен практически во всех районах Европы (Atlas Florae Europaeae, 1972) , но на юге редок и отсутствует на большей части Пиренейского п-ва, на юге Апеннинского п-ова и о.Сардиния и на юге Балканского п-ва. Встречается в Северной Африке (Алжир), на Кавказе, в Передней Азии.

В европейской части СССР вид отмечен во всех флористических районах (Флора европейской части СССР, 1974.Т.I). Северная граница ареала в европейской части совпадает в основном с северной границей северотаежных лесов: начинаясь на западе у основания Кольского п-ва почти у 70° с.ш., она спускается у вершины п-ва примерно до широты Полярного круга и идет далее к востоку по этой широте до Урала. Южная граница от дельты Дуная поднимается при пересечении Днепра и Дона примерно до 48° с.ш. и идет по южной границе лесостепи, пересекая Волгу примерно по 51° с.ш. и продолжаясь к востоку по этой широте до Урала. Вид встречен в Крыму и на Кавказе. В азиатской части СССР вид приурочен в основном к средне- и южнотаежным лесам на равнине и в горах, распространяясь далеко к северу и к югу по долинам крупных рек. Но в целом ареал изучен недостаточно хорошо.

Северная граница ареала пересекает Енисей по 63° с.ш. (Флора

Красноярского края, 1983. Вып.1), на Среднесибирском плоскогорье она спускается немного к югу, а затем по долинам Верхней Лены с притоками и Алдана постепенно поднимается к северу, достигая примерно 60° с.ш. у побережья Охотского моря и на Камчатке. Южная граница за Уралом идет го югу лесной зоны, затем по долинам Оби и Иртыша с притоками достигает Алтая, откуда ареал протягивается далеко к югу в Прибалхашье, Зайсанскую котловину, в котловину оз.Иссык-Куль (Никитина, Протопопов, 1952). К востоку за Алтаем южная граница ареала в основном совпадает с Государственной границей СССР. За пределами Советского Союза вид встречен в северо-западных горных районах КНР (Маценко, 1971), на северо-востоке КНР, на Корейском п-ве, в Японии. Наиболее южное(28°30 с.ш.) местонахождение вида известно в Индии, в Гималаях (Savena, 1976). Сужение ареала вида в Азии в области, где западный и восточный перенос осадков сходят на нет, указывает на океанический характер ареала хвоща зимующего.

В Северной Америке ареал вида протягивается от Аляски и Канады до Мексики и Гватемалы. В Норвегии хвощ зимующий поднимается до 1300 м, в Альпах - до 2600 м, в Колорадо - до 2600 м над уровнем моря (Hulten, I962).

Морфологическое описание

Сведения го морфологии и анатомии вида приведены во многих монографиях го хвощу и руководствах по архегониальным растениям (Duval-Jouve, I864; Milde, I867; Luerseen, 1889; Sadebeck, 1902; Campbell, 1905; Goebel, 1918; Ogura, 1938; Hauke, 1963; Bierhorst, 1971), но следует учесть, что в прошлом веке к хвощу зимующему относили и некоторые гибриды этого вида с другими представителями подрода.

Хвощ зимующий - многолетник с подземными горизонтальными или первичными корневищами, от которых вверх отходят погруженные в почву надземные побеги, основания которых нередко называют вертикальными, или вторичными корневищами.

Горизонтальные корневища моноподиально нарастающие, обычно скудно ветвящиеся, около 4-5 мм в диаметре, достигают нескольких метров в длину (максимальная длина неветвящегося куска корневища, раскопанного в сосняке в ЛитССР, достигала 12 м) . Молодые междоузлия густо покрыты тонкими, бурыми, вскоре опадающими волосками, сформировавшиеся междоузлия обычно 2-4 см (редко до 15

см) длиной, матово-черные, жесткие, шероховатые, с 8-18 слабо выступающими ребрами, с узкой (около четверти диаметре корневища) центральной полостью, с узкими валлекулярными полостями, с широкими каринальными каналами и с эндодермой, образующей обкладки вокруг каждого пучка. Верхушечные почки острые. Молодые влагалища с ланцетными, острыми, обычно сросшимися по 2-3 листовыми зубцами (число которых равно числу ребер на нижерасположенном междоузлии), покрытые снаружи темно-бурыми волосками. По мере старения междоузлий влагалища оголяются, а зубцы быстро разрушаются.

Клубни (до 9 мм в длину и до 7 мм в диаметре) встречаются, по-видимому, очень редко (Luerssen, I889) и, как у других хвощей, представляют собой боковую укороченную ветвь корневища с утолщенным междоузлием.

От некоторых узлов корневища отходят немногочисленные придаточные корни. Одни корни тонкие (менее I мм в диаметре)и короткие (5-7 см в длину), обычно простые, другие - толстые (2-3 мм, а местами и до 5 мм в диаметре), идущие глубоко (до 2 м) вниз, с многочисленными боковыми корешками.

Подземные основания отходящих от горизонтального корневища надземных побегов (вертикальные корневища) по строению сходны с горизонтальными, но их узлы несут более многочисленные и только тонкие короткие корешки. Заканчивающиеся первоначально одним зеленым стеблем эти побеги дают затем начало парциальным кустам.

Вегетативные и спороносные стебли серовато- или темно-зеленые, одиночные или располагаются пучками по 2-15, большей частью простые, реже с единичными ветвями, прямые или полегающие в основании, ОТ 10-15 см ДО 1,5 м (var. hyemale) или ДО 2,3 м (var. affine) в длину и 3-18 мм в диаметре, постепенно (более отчетливо у стерильных побегов) утончающиеся кверху, жесткие, шероховатые, зимующие.

Междоузлия у var. hyemale в средней части стебля с 10-30, у var. affine с 10-50 невысокими ребрами. У var. hyemale ребра с двумя разделенными бороздкой рядами кремниевых бугорков, у var. affine ребра с бороздками или без них. Поверхность ложбинок между ребрами с невысокими микробугорками или поперечными балками из кремнезема. Устьица располагаются в I ряд на каждом из склонов ложбинки. Замыкающие клетки перекрыты побочными клетками ("двухэтажные" устьица), а сами устьичные аппараты погружены в ямки. Наружная стенка побочных клеток ровная, без скульптурных украшений;

замковый Механизм устьичного аппарата построен по принципу гребень - паз (Филин, 1978, рис.78). Центральная полость широкая, достигает 2/3 - 3/4 диаметра междоузлия, валлекулярные полости небольшие, каринальные каналы узкие.

Листья редуцированы, с одной жилкой, срастаясь, образуют влагалище. Влагалища цилиндрические, внизу слегка суженные, плотно прилегающие к стеблю, кверху слегка расширенные, с узкими комиссуральными бороздками, редко все зеленоватые, а чаще в основании и у верхушки с темной кольцевидной полосой и розоватой, зеленоватой или пепельной средней зоной. Сегменты влагалища у var. hyemale обычно с 4, а у var. affine с 3 гребнями. На внутренней стороне влагалища есть гидатоды с водяными устьицами. Листовые зубцы у var. hyemale черновато-бурые, с узкой беловатой каймой, при удлинении стебля, отделяясь от влагалища, образуют похожую на японскую пагоду шапочку, впоследствии опадающую. Остающиеся по краю влагалища основания зубцов слегка загнуты внутрь. Зубцы у влагалищ, находящихся на уровне почвы, и влагалища, прикрывающего стробил, остающиеся. У var. affine зубцы быстро опадающиеся до остающихся, беловатые до темно-бурых, плотные и кожистые или бумажистые, морщинистые или скрученные.

Ветви 0,5-20 см в длину, простые, обычно отходят по одной от верхних узлов стебля. Первое междоузлие ветви равно примерно трети длины влагалища того узла стебля, от которого отходит ветвь. Листовые зубцы тонких ветвей обычно остающиеся. При повреждении почки или уже начавшего расти стебля от нижних его узлов могут вырасти мощные ветви,- по своей морфологии занимающие промежуточное положение между типичным стеблем и типичной ветвью.

Стробилы, развивающиеся на концах стебля или ветвей, яйцевидные или продолговато-яйцевидные, до 10-15 мм в длину и до 4--7 мм в диаметре, с шиповато заостренной верхушкой и с колокольчатым влагалищем в основании. Зрелые, но еще не раскрывшиеся стробилы желтоватые до черных. На оси стробила мутовочками по 6-12 сидят структуры, которые, согласно Пейдж (Page, I972), представляют собой видоизмененные системы боковых ветвей и которые лучше поэтому называть спорангиофорами, а не спорофиллами, как предлагает Хок (Hauke, I970), гомологизирующий спороносные структуры с листьями. Спорангиофор состоит из ножки, заканчивающейся обычно шестиугольным щитком, на внутренней стороне которого располагаются продолговато-яйцевидные спорангии,

вскрывающиеся продольной щелью на стороне, обращенной к ножке спорангиофора.

2п= 216 (Love et al., 1977).

Зрелые жизнеспособные споры ярко-зеленые, сфероидальные, 40-80 мкм в диаметре (измерены в воде по границе экзины, Duckett.1970 в), аполярные (скрыто полярные), с двумя обвернутыми по спирали вокруг тела спора и скрученными по своей оси гигроскопическими лентами-элатерами.

Зрелые заростки однополые или вторично обоеполые, зеленые с буроватым или красноватым оттенком, в природе достигают 35 мм в диаметре (Mesier, Lu, I977). Заросток состоит из массивного основания подушки, от брюшной стороны которой отходят ризоиды, а на спинной - располагаются многоклеточные фотосинтезирующие выросты, или ламеллы. По краю подушки развивается меристема, дающая начало половым ветвям с архегониями или антеридиями. Сведения по морфологии заростков видов подрода Hippochaete сведены в работах Дакетта (Duckett,1979 в), который, изучая заростки в культуре, обнаружил, что вида подрода неплохо различаются между собой по морфологии ламелл, антеридиев и архегониев. Ламеллы на архегониальных ветвях заростка хвоща зимующего колонновидные, разветвленные, их апикальные клетки сильно вздуты и уплощены; ламеллы на антеридиальных ветвях мелкие, их апикальные клетки вздутые и папиллозные. Возникающие на антеридиальных ветвях (до 50 на одной ветви) антеридии полностью погружены в ткань заростка, их полость в очертании овальная (длина превышает ширину в 1,5 раза), а 2 (реже 3-4) клетки крышечки при рассматривании вскрывшегося антеридия сверху напоминают замыкающие клетки устьица. Архегонии располагаются у основания ламелл. Четыре конечные клетки трехъярусной шейки невскрывшегося архегония прямые или слабо скручены по ОСЕ шейки. При вскрывании архегония клетки шейки сильно удлиняются. Длина конечных клеток в это время превышает их ширину в несколько (до 6) раз, а сами клетки, отходя одна от другой и открывая канал шейки, закручиваются так сильно, что их кончики проделывают оборот до 270°.

Онтогенез

В спорангиях хвоща зимующего, как правило, содержатся споры двух типов: более крупные, ярко-зеленые, с нормальной оболочкой, с многочисленными хлоропластами и осмиофильным веществом и

более мелкие, бесцветные или буровато- или желтовато-зеленые, иногда деформированные, с нарушенной оболочкой, без осмиофильного вещества. Споры второго типа нежизнеспособны, но наличие в спорангии спор двух типов явилось, по мнению Дакетта (Duckett, 1970В) , основой для утверждений о том, что хвощам свойственна гетероспория.

Сведения по онтогенезу заростков получены, в основном, при выращивании заростков в лабораторных условиях (Петрова, 1940; Чистякова, 1955; Duckett, 1972, 1979в; Hauke, I97I). Хотя споры хвощей и могут прорастать в темноте (Wollersheim, 1975а,в), для развития заростков нужен свет (Hauke, I97I). Согласно Дакетту (Duckett, 1972, 1979в), уже через 15-20 дней после посева спор хвоща зимующего на агаризированную питательную среду у заростка различимы массивная незеленая подушка с 1-2 первичными ризоидами и торчащие вверх фотосинтезирующие ламеллы, имеющие вид уплощенных колонн. По краю подушки затем дифференцируется меристема, при пролиферации которой заросток становится лопастным, а затем и ветвистым.

Споры потенциально способны к образованию как мужских,так и женских заростков, но условия среды на очень ранних стадиях развития определяют пол заростка. В конечном счете количество мужских и женских заростков в посеве зависит от источника получения и условий хранения спор, качества среды и режима выращивания заростков, в том числе от состава и силы света, регулирующего развитие посредством какой-то, пока не вскрытой морфогенетической системы, реагирующей на синий свет (Hauke, I97I, 1977). В условиях аксенической культуры (при выращивании одиночных заростков в пробирках) первые антеридии появляются на заростках на 25-80-й день после посева спор, архегонии - на 40-80-й день. На 100-й день культуры мужские заростки достигают 1-2 мм в диаметре, женские - обычно 3-6 мм, но некоторые женские заростки дорастают до стенок пробирки диаметром 10-15 мм.

При формировании мужского заростка меристема подушки, образовав небольшое число ламелл, превращается в антеридиальную меристему, переходя к формированию антерадиальных ветвей, почти не имеющих ризоидов, с редуцированными ламеллами и с многочисленными антеридиями. Те заростки, которые созревают первыми, нередко обладают всего одной антеридиальной ветвью. Некоторые мужские заростки недолговечны: сформировав несколько десятков антеридиев, меристема прекращает функционировать. Но многие (иногда

до 50%) заростки способны жить в культуре до 300 дней, они хорошо развиты, имеют до 10 ветвей. Основания некоторых (обычно старых) ламелл у таких заростков могут пролиферировать и давать начало новой меристеме, в результате деятельности которой возникнут дополнительные антеридиальные ветви или же подушка с ламеллами и архегониями. Таким образом, первоначально мужской заросток становится обоеполым. Но в природе пролиферация ламелл при одновременном отмирании старых частей заростка ведет к появлению клона разнополых заростков.

Краевая меристема при формировании женского заростка, продолжая наращивать ткань подушки и число ламелл, приступает к формированию архегониев, которые, сдвигаясь на спинную сторону заростка, располагаются у основания ламелл. Архегонии быстро некротизируются, поэтому на каждой из ветвей в какой-либо момент, по-видимому, имеется всего лишь одна способная к оплодотворению яйцеклетка (Duckett, 1979a). Некоторые архегониальные ветви, изгибаясь кверху, перерождаются в антеридиальные .При пролиферации старых ламелл женских заростков образуются вторичные, большей частью мужские заростки, а при пролиферации ламелл на вторичных заростках возникают третичные заростки. Разрушение части клеток таких ветвистых заростков (что, несомненно, имеет место в природе) ведет к появлению клона из разнополых заростков. В аксенической культуре вырастают мощные женские заростки, которые поздно вступают в фазу обоеполого заростка. Но в популяции заростков этот переход совершается много раньше. Опыты по пересадке женских заростков на свежую питательную среду с добавлением вытяжки из старой культуры свидетельствуют о том, что заростки выделяют какие-то вещества, ускоряющие переход однополых (женских) заростков в обоеполое состояние (Hauke, I97I).

В антеридии образуется 256-1024 сперматидиев. К телу сперматидия прижато 6-12 фибрилл, выпрямление которых способствует выходу сперматидиев из антеридия (Bilderback et al., 1973). Высвобождающийся затем из оболочки сперматидия сперматозоид плавает в воде по спиральной траектории со скоростью около 300 мкм в I с. По сравнению с мужскими гаметами других высших растений сперматозоиды хвоща зимующего (и изученного одновременно хвоща большого) обладают наиболее сложно дифференцированным блефаропластом: многослойная структура, состоящая более чем из 300 микротрубочек, образует спираль в 2,5 оборота и поддерживает 80-120 жгутиков (Dackett, Bell, I977).

При внутризаростковом оплодотворении или межзаростковом скрещивании в культуре на одном заростке возникает 1-5 спорофитов (Duckett, 1979a), в природе на одном заростке насчитано до 27 спорофитов (Mesler, bu, I977). Зародыш хвощей состоит из расположенных на противоположных концах оси зародышевого стебелька с мутовкой зародышевых листочков и зародышевого корешка (Taylor, I939). В культуре в колбах на питательной среде менее чем за год из проростков получены спороносящие экземпляры (Hoffman, I977), но особенности онтогенеза этих карликовых растений не изучены. О развитии молодого спорофита хвоща зимующего можно судить, сопоставляя скудные данные по онтогенезу этого вида с данными по развитию других хвощей (Hofmeister, 1862; Jeffrey, 1899; Sadebeck, 1902; Campbell, 1905, 1928; и др.).

Над поверхностью заростка спустя примерно 2 недели после оплодотворения первым показывается побег проростка, пробивающий колпачок своим первым влагалищем, состоящим из трех листьев. Первый побег как и все последующие, обладает апикальной меристемой, формирующей определенное число метамеров, междоузлия которых нарастают в длину в результате деятельности интеркалярной меристемы. У побегов зрелого растения в узлах под листовым влагалищем, чередуясь с листовыми зубцами, закладываются очаги меристемы, каждый из которых, подобно зародышу, обладает двумя полюсами роста и может дать начало побегу и корню. Из таких очагов на подземных узлах обычно возникают корни и изредка побеги с корнями, на наземных - ветви. У молодого растения хорошо выраженные очаги приурочены в основном к основаниям побегов.

Б развитии побега зрелого растения хвоща, как и в онтогенезе побегов других растений с детерминированным (конечным) ростом, можно выделить три фазы или этапа (Eggert, 1961,1962). Первая фаза - эпидогенез - характеризуется увеличением объема апекса и, соответственно, увеличением диаметра оси и усложнением ее первичной структуры (увеличением числа проводящих пучков и листьев в последовательно расположенных метамерах). В фазе менетогенеза объем апекса остается более или менее неизменным, равно как и диаметр оси и структура последовательно образуемых метамеров. Третья фаза - апоксогенез - характеризуется постепенным уменьшением объема апекса, диаметра оси и упрощением ее структуры и заканчивается с прекращением деятельности верхушечной меристемы. Соответствующие этим этапам участки сравнительно

легко выделить на протяжении надземных побегов зрелого растения, но, естественно, в пределах тела всего растения их установить трудно.

Первый побег проростка невелик, он состоит из 5-12 междоузлий, а влагалища побега имеют по 3 листовых зубца. Еще тогда, когда зачаток первого побега не вышел за пределы колпачка, на уровне первого узла побега закладывается почка, из которой затем вырастает побег второго порядка, на уровне первого узла которого возникает почка, которая даст начало побегу третьего порядка, и т. д. Каждый из молодых побегов обладает собственным корнем в основании, но проводящие системы побегов взаимосвязаны.

В почках молодого растения, как и в почках зрелого растения, преформирована лишь часть метамеров, и число преформированных метамеров, естественно, зависит от количества ассимилятов, которые развивающая почка получает от растения до того,как в вырастающем из нее побеге не начнется фотосинтез. Поэтому в условиях, благоприятных для роста растения, каждый последующий побег развит мощнее предыдущего, а в кривой хода развития каждого последующего побега все более четко выделяются восходящий, горизонтальный и нисходящий участки, соответствующие эпидо-, менето- и апоксогенезу.

Уже сам характер заложения побегов молодого растения ведет к тому, что первый узел каждого последующего побега находится на уровне, расположенном чуть ниже, чем первый узел предыдущего побега. Кроме того, если первый побег проростка ортотропный, то с каждым последующим побегом у растения все заметнее проявляется способность к положительному геотропизму: появляются восходящие побеги, затем - побеги, которые первоначально растут горизонтально, а затем вверх, и наконец побеги, которые с самого начала на некоторую глубину проникают в почву, а затем выходят на поверхность. На погруженных в почву узлах образуются корни и побеги, некоторые из которых углубляются в почву, наращивая симподиально образовавшееся корневище. Очевидно, что степень погружения зависит от условий питания, свойств почвы и от запаса питательных веществ в растении и энергии роста его побегов (судя по фотографии в работе Hoffman, 1977, все многочисленные побеги выращиваемого в колбе хвоща зимующего восходящие). В целом, характер роста вновь возникающих побегов направлен на бесперебойное и гарантированное обеспечение растения водой и пищей и на

защиту почек возобновления от неблагоприятных условий. Следует учесть, что в природе заростки хвоща зимующего во время сильных паводков могут быть частично занесены аллювием, что, по всей вероятности, ускорит появление корневищ.

Б зависимости от времени своего появления и условий роста молодой спорофит к осени может состоять или из одного побега с почкой в основании или иметь вид кустика, состоящего из разновозрастных и разновеликих побегов, объединенных симподиальной системой корневищ. В свете данных Гофмана (Hoffman, I977) можно допустить, что в очень благоприятных условиях в районах атлантического климата (где-нибудь на юге ареала в Северной Америке) спороносные побеги у проростка могут появиться на следующий год.

Момент, когда корневище хвоща зимующего достигнет оптимальной для данных экологических условий глубины залегания, по-видимому, предшествует окончанию первого этапа онтогенеза. По мере увеличения объема первичного тела, а, следовательно, и запасов питательных веществ, которые можно использовать для построения нефотосинтезирующих органов, образуется корневище, которое нарастает моноподиально в течение десятков лет, изредка ветвится и отделяет кверху надземные побеги из боковых почек. Горизонтальное корневище зрелого растения можно рассматривать как побег, который углубился в почву на многие годы. Переход верхушки этого побега к ортотропному росту и превращение в надземный побег будет, видимо, знаменовать окончание этапа менетогенеза и вступление растения в завершающую фазу онтогенеза - апоксогенез.

Надземные побеги возникают на горизонтальном корневище в акропетальном порядке. В Московской области на годичном приросте корневища каждый год, кажется, закладывается по одному побегу, удаленному от побега предыдущего года иногда на 80-100 см (20-30 междоузлий). Не исключено, что в благоприятных для роста условиях, на легких влажных аллювиальных почвах на годичном приросте корневища закладывается большее число надземных побегов. При глубоком залегании корневища в тяжелых почвах побег достигает поверхности на следующий год после своего заложения, и его верхушечная почка зимует в подстилке или в самом верхнем горизонте почвы и, перезимовав, дает начало зеленой части побега,которая в зависимости от условий живет 2-4 (6) года.

В основании зеленой надземной части в год ее образования

закладываются обычно 1-3 почки (или укороченные побеги), из которых на СЛЕДУЮЩИЙ год (а иногда и через год) вырастут новые надземные побеги с почками в основании, и.т.д. Эта упрощенная схема образования парциального куста осложняется тем, что почка или почки в основании зеленого побега могут закладываться и в первый и в последующие годы его жизни (а точнее, до тех пор, пока живет находящееся в земле основание побега), а также тем,что близ поверхности почвы в один год может образоваться укороченный побег с почкой (Лучник, 1938 а). Все это затрудняет анализ парциального куста, который, в зависимости от возраста и от условий местообитания, может быть составлен 2-15 разновозрастными надземными побегами. После стравливания скотом у хвоща зимующего наблюдается усиленное побегообразование (Лучник, 1938 а) ,при этом новые побеги образуются из латентных очагов меристемы в зоне кущения парциального куста. Не исключено, что после заноса аллювием парциального куста из почек в зоне кущения или из очагов меристемы на вертикальных корневищах могут возникнуть новые горизонтальные корневища, располагающиеся на новой, более оптимальной для жизни растения глубине.

Перезимовавшие зеленые побеги могут ветвиться. Как правило, ветви образуются в условиях, благоприятных для роста хвоща и возникают близ верхушки побега по 1-2 от узла. Ветви простые, иногда спороносные. Некоторые спороносные ветви настолько коротки, что стробилы кажутся сидячими на главной оси.

При отклонении от обычного хода онтогенеза у хвощей образуются извилистые надземные побеги, побеги, в надземной части которых попадаются аномально короткие междоузлия, дихотомически ветвящихся побеги и побеги с проросшими стробилами (Schaffner, 1928, 1933 а,в).

Сезонное развитие

Побеги в Московской обл. показываются над землей на пригреваемых склонах лесных оврагов во второй-третьей декадах мая, в более тенистых местах иногда и в начале июня. Молодые побеги 'напоминают телескопическую трубу с более короткими и тонкими члениками-междоузлиями вверху. Внутри трубы и на ее конце, находятся самые молодые членики. Кончик трубы первоначально удлиняется как бы путем выталкивания новых члеников изнутри по мере их роста, а не под действием силы, прилагаемой к конечному членику,как

это имеет место при удлинении оптической телескопической трубы. Края показавшихся на поверхность листовых влагалищ обозначены черными основаниями оторвавшихся при "выталкивании" членика листовых зубцов, которые первоначально остаются внутри кончика трубы и защищают молодые, еще не вылезшие междоузлия и точку роста от иссушения и других неблагоприятных воздействий внешней среды. Верхние членики трубы телесно-розовые, у средних члеников их нижняя, не защищенная влагалищем предыдущего междоузлия часть - бледно-зеленая. У самых нижних, самых длинных члеников, интеркалярная меристема которых работает наиболее продуктивно, молодые нижние части не успевают позеленеть сразу после выхода из-под прикрывающих их влагалищ, и окрашены в такой же розовый цвет, что и влагалища.

На верхушке молодого стебля долгое время сохраняются листовые зубцы, совокупность которых на первый взгляд напоминает засохший маленький стробил, но при ближайшем рассмотрении более похожа на пагоду, которая служит дополнительной защитой для находящихся внутри трубы у ее верхушки молодых члеников и точки роста.

Молодые побеги с розоватыми нижними концами междоузлий, естественно, непрочны на разрыв, но как только интеркалярная меристема "выработается" и все ее производные дифференцируются в постоянные ткани, стебли приобретают большую прочность, так как оболочки клеток эпидермиса и частично субэпидермальных слоев пропитываются кремнеземом. Растущие стебли проявляют фототропизма. Окончившие рост к концу июня-началу июля стебли своей сочной зеленой окраской хорошо отличаются от прошлогодних темно-зеленых стеблей.

К концу июня на концах некоторых побегов можно различить зачатки стробилов, спрятанные внутри колокольчатых влагалищ. Мейоз в спорангиях проходит в начале июля, когда верхушка стробила показалась из влагалища. В конце июля-в августе стробилы созревают. Большинство спорангиев вскрывается следующей весной во время цветения эфемероидов - в начале мая, реже в конце апреля, но некоторые из стробилов не удлиняются до июня и даже начала июля. Растянутый характер спороношения указывает на то, что вид сложился в районах с более мягким климатом, где более длительный период рассеивания спор увеличивал шансы на появление полового поколения. Одновременно при этом облегчается возможность гибридизации хвоща зимующего с другими видами.

Встречающиеся в отечественной литературе указания на то,что хвощ зимующий в подзонах хвойно-широколиственных и хвойных лесов спороносит в июле - августе следует, видимо, отнести на счет того, что авторы приняли зрелые стробилы за спороносящие. Но в районах с океаническим климатом спороношение возможно и во второй половине лета (Duckett, 1970 c). Согласно Хоку (Hauke, 1963), стебли у E.h.var.hyemale растут в июне - июле, стробилы на концах стеблей созревают к концу июля, а рассеивают споры в августе - сентябре или в апреле - мае следующего года; E.h.var. affine растущие стебли можно встретить с июня до осени.

Ветви, если они образуются, растут примерно в то же время, что и молодые надземные побеги. Совпадает по фазе и развитие стробилов на ветвях и стеблях. Согласно Хоку (Hauke, 1963),стробилы, возникшие на ветвях, рассеивают споры в мае - июне в год их образования, но в Московской обл., как и в других районах бредней полосы, они спороносят весной - в начале лета следующего года.

Отмирание зеленой части побегов начинается со 2-3 года их жизни и во многом зависит от условий местообитания. При этом зеленая часть побега на третьем году или полностью обламывается (обычно во время паводков весной) или же членики, начиная с верхушки побега, подсыхают, выветриваются, становятся пепельно-серыми и опадают под действием ветра или дождя. По мере старения побега изменяются цвет и характер закраины листовых влагалищ,которые постепенно бледнеют и разрушаются. Большинство авторов указывают на то, что стебли хвоща зимующего двухлетние, но наблюдения в Московской обл. подтверждают выводы З.И.Лучник (1938а) о том, что у этого вида наряду с I-2-летними побегами в состав куста могут входить и 3-4 (реже 5-6)-летние стебли, утерявшие часть своих члеников.

Способы размножения и распространения

Число спороносных побегов в популяции хвоща зимующего зависит от многих факторов, из которых не последнюю роль играют погодные условия и условия водоснабжения в период формирования стробилов. Суровые малоснежные зимы, недостаток влаги в почве и сухая жаркая погода весной и в начале лета нередко являются причиной отмирания стробилов на ранних стадиях их развития. Сформированные летом споры, как отмечено выше, зимуют над поверхностью

снега. При мягких зимах физиологические механизмы защиты клеток от охлаждения работают, кажется, достаточно эффективно: в Англии в мае в спорангиях содержится примерно такое же количество жизнеспособных спор, что и в сентябре (соответственно, 26-35% и 16-48%), в то время как в оторванных от стебля и сохранявшихся при 4°С стробилах все споры погибают на 150-й день (Duokett, 1970В). Не исключено, что у растений, перенесших очень суровую зиму или обитающих в условиях резко континентального климата, количество жизнеспособных спор в спорангиях к моменту рассеивания спор невелико. Если учесть к тому же, что из выделенных- из спорангиев в мае жизнеспособных спор прорастает всего 5-10% (Duckett, 1970 в), вряд ли есть смысл рассчитывать споровую продуктивность растения.

В культуре около трети заростков погибает на стадии 2-3 клеток (Duokett, 1972). В природе, очевидно, эта доля еще больше, но гибель части заростков в какой-то мере компенсируется затем их вегетативным размножением при пролиферации ламелл и отмирании частей, соединяющих ламеллы с материнским заростком. В природе на одном заростке насчитано до 27 спорофитов (Mesler, Lu, 1977), в культуре при внутризаростковом оплодотворении (когда сперматозоид оплодотворяет яйцеклетку того же заростка) на одном заростке может возникнуть до 5 спорофитов, не проявляющих явных признаков генетического груза (Duckett, I970 в, 1979 а). Поэтому попадание даже одной споры в благоприятные для роста и развития заростка и молодого спорофита условия может привести к появлению на новом месте особи и даже популяции. Споры будучи соединенными одна с другой элатерами разносятся ветром обычно комками. О возникновении новых популяций или клонов хвоща зимующего именно из спор свидетельствуют факты находок вида в тех местах, куда занос вегетативных частей растения исключен. Такие микропопуляции или клоны встречены и в Московской обл. на месте бывших блиндажей и огневых точек, выемок грунта близ дорог.

Появившиеся в новом месте молодые спорофиты затем распространяются по территории с помощью своих быстро растущих горизонтальных корневищ. Отмирание старых участков корневища или его разрыв роющими животными (кротами, кабанами) ведет к клонированию. Клоны или группы клонов могут занять большие площади за сравнительно короткий срок. В районах, где климатические условия в настоящее время не благоприятствуют жизни заростков, популяции хвоща, вероятно, являются реликтовыми и существуют сотни, а, воз-

можно, и тысячи лет.

Посаженные весной во влажный грунт по берегам ручья куски перезимовавших зеленых стеблей хвоща зимующего легко укореняются и уже к осени многие из них развивают ветви из латентных очагов меристемы в узлах стебли. Нет сомнений в том, что обитающие по берегам ручьев, рек и озер спорофиты хвоща зимующего могут расселяться в иные места с помощью воды, переносящей куски надземных стеблей или корневищ, выпаханных льдом во время ледохода или вымытых водой во время паводка.

Экология

Споры хвощей содержат много воды и не обладают хорошо развитыми экзиной или периной. Они быстро теряют всхожесть при высокой температуре и сухости воздуха. Но причина редкого нахождения заростков хвоща зимующего в природе кроется скорее в том, что не всегда встречается подходящий для прорастания спор и для развития заростков субстрат. Судя по опубликованным данным (Peigley, 1949; Mesler, Lu, 1977), наиболее благоприятные для роста заростков условия - достаточно освещенные, песчаные или илистые, хорошо увлажненные свежие субстраты по берегам ручьев и рек. При поиске заростков в подобных местах следует учесть, что они нередко имеют не бросающуюся в глаза окраску и потому плохо заметны (Mesler, Lu, I977), На сильно освещенных местах в клетках, окружающих антеридии, увеличивается содержание каротиноидного пигмента типа родоксантина (Mesler, Lu, I977). 1973), что, возможно, защищает спермагенную ткань от инсоляции. Полагают, что смертность среди молодых спорофитов довольно велика (Mesler, Lu, I977).

Эвритопность зрелого спорофита хвоща зимующего стоит в прямой связи с морфолого-анатомическими и физиологическими особенностями растения. Горизонтальные корневища, залегающие в зависимости от состава и режима почвы на глубине от 5 до 70 см, обладают большой скоростью роста и быстро захватывают освободившиеся ниши. Верхушка корневища, проявляя тропизмы, редко растет по прямой, так что проекция корневища на вертикальную плоскость иногда несколько напоминает синусоиду, а проекция на горизонтальной плоскости хорошо вписывается в окружение хвоща (пни, деревья, кустарники, ложбины). Верхушечная почка корневища с тесно сомкнутыми зубцами листового влагалища очень плотная и

острая и, движимая вперед при интеркалярнсм росте конечного междоузлия, успешно пронизывает и плотную глину и расположенные в почве гнилушки.

Молодые междоузлия и узлы корневища хвощей покрыты волосками, выделяющими слизь (Ludwigs, I9II). Очевидно, эта слизь и волосяной покров не только облегчают продвижение кончика корневища в почве, но и защищают молодые части от иссушения, если корневище в своем движении попадет в пересыхающий горизонт почвы. После окончания роста междоузлий оболочки эпидермальных и субэпидермальных клеток пропитываются жироподобными веществами и надежно защищают ткани зрелых междоузлий от иссушения.

Тонкие корни, отходящие от узлов горизонтальных и вертикальных корневищ недолговечны и поглощают воду с минеральными солями из сравнительно небольшого объема почвы, но проявляющие геотропизм толстые, длинные, с многочисленными боковыми корешками многолетние корни достигают постоянно увлажненных, а то и водоносных горизонтов почвы и снабжают растение водой на протяжении большей части года. Оболочки клеток внешних слоев коры корней также пропитываются жироподобными веществами и защищают водопроводящую систему от потери воды.

Большая протяженность растения при относительно малой площади поперечного сечения стелы хорошо коррелирует с высокой степенью совершенства строения водопроводящей системы, состоящей из трахей и гипертрахей в корнях, картельных водоносных каналов в междоузлиях и перфорированных трахеид в узлах (Филин, 1981). Такая система позволяет быстро и в достаточных количествах поставлять воду в период активного роста надземных побегов, так что у вылезающих из-под земли молодых побегов вода не только заполняет каринальные каналы, но часто и валлекулярные и центральные полости, поэтому клетки быстро удлиняющихся стеблей не испытывают недостатка в воде.

У молодых метамеров стебля вначале формируется влагалище,а затем междоузлие. На внешней поверхности влагалища расположены обычные воздушные устьица, а на внутренней - гидатоды с водяными устьицами (Johnson, 1937). Испарение воды с внешней поверхности влагалища или выделение капельно-жидкой воды в моменты большой относительной влажности воздуха из водяных устьиц способствует непрерывной подаче солей (в том числе и ионов кремневой кислоты), необходимых не только для укрепления быстро удлиняющихся надземных побегов, но и для нормального хода онтогене-

за (Hoffman, Hilison, 1979). Испарению активно подаваемой корнями воды способствуют и развивающиеся на поверхности междоузлий многочисленные устьица (на зрелом влагалище длиной в 7 см в одной из 25 его ложбин насчитано в двух рядах 1200 устьиц), что ведет к усиленному отложению кремнезема на поверхности стебля.

Ребристая конструкция стебля с хорошо развитой механической тканью и панцирь из кремнезема делают побеги хвоща зимующего весьма совершенными с механической точки зрения конструкциями и позволяют им без видимых повреждений выносить шлифующее воздействие частиц песка и снега. Устьичный аппарат погружен в ямки, при этом устьица открыты лишь у молодых междоузлий, а позже почти наглухо закрываются (Dayanandan, Kaufman, I973; Kaufman et al., 1973). Таким образом, испарение с поверхности зрелых побегов, не имеющих к тому же листовых пластинок и покрытых тонким слоем кутикулы, падает до минимума, что наряду с осахариванием крахмала и появлением большого количества жиров (до 8% от веса сухого стебля; Лучник, 1938 а,б) при наступлении холодов увеличивает зимостойкость хвоща (разные популяции по-разному переносят наиболее суровые зимы; Schaffner, I935).

Развитие перидермоподобной ткани в диафрагмах стебля (Jeffrey, 1899) облегчает отделение члеников стебля при их старении и препятствует испарению с образовавшегося торца.

Хорошо развитая система валлекулярных и центральных воздухоносных полостей способствует газообмену в теле растения и снабжению кислородом подземных органов, которые могут находиться в почти анаэробной среде. Наличие глубоко залегающих (на песках до 70 см) корневищ с большим запасом питательных веществ и с многочисленными зачатками корней и почек позволяет хвощу зимующему успешно переносить и губительные для многих травянистых растений сосняков низовые пожары.

Все вышеперечисленные особенности строения не позволяют характеризовать хвощ зимующий более или менее однозначно по отношению ко многим факторам внешней среды. Например, его относят к гигромезофитам (Быков, 1960) и к мезофитам с признаками ксерофита (Holub, 1972).

Оптимального развития травостой хвоща зимующего достигает в долинах рек и их притоков или по распадкам и овражной сети на аллювиальных и делювиальных гравийных, песчаных и глинистых почвах с близким или неглубоким залеганием грунтовых вод в районах океанического или субокеанического климата в неморальной и бореаль-

ной зонах.

Фитоценология

Описано сравнительно немного ассоциаций, где хвощ зимующий является субдоминантой третьего яруса (Быков, I960). Это - пионерный вид, которая обычно удерживает территорию в течение многих десятилетий, образуя иногда очень густые труднопроходимые заросли (Hauke, I963). Устойчивость вида в фитоценозе связана не столько с его средообразукщей способностью, сколько с широкими пределами приспособляемости. Б сырых тенистых долинных лесах Дальнего Востока осоки и страусник угнетают хвощ (Лучник, 1938. а,б).

Вид произрастает не только в пионерных фитоценозах, но также в широколиственных, хвойно-пшроколиственных, мелколиственных и хвойных лесах, в том числе и в зеленомошно-елово-сосновых. Его можно встретить не только в пойменных лесах, но и на совершенно безлесных склонах водоразделов, где его наличие указывает на облесенность этих склонов в прошлом. Хотя вид и отмечен на моховых болотах в предгорьях (Мишкин, 1953; Kallio et al., I969) и на болотах у верхнего лесного пояса, указание на нахождение вида на сфагновом болоте с сосной в Приокско-террасном заповеднике (Костенчук, Шахова, 1975), видимо, ошибочно и за хвощ зимующий была принята форма хвоща приречного.

Консортивные связи

Хвощ зимующий - факультативный микотроф: у некоторых растений, обитающих на песчаных дюнах в Англии, найдена везикулярно-арбускулярная микориза (Laferriere, Koske, I960). На стеблях хвоща найдены довольно многочисленные виды грибов - Gloeosporium (Marssonia) equiseti Ell.et Ev., Stamnaria americana Mass. et Morg., S.equiseti (Hoffm.) Sacc., Phaeosphaeria berlesei (Larsen et Munk) Hedjaroude, Didymosphaeria equiseti-hyemalis Larsen et Munk, Scirrhia castagnei (Mont.)Nitscke et Puckel (Schaffner, 1931; Gregor, 1938; Holm, 1981).

Хвощ зимующий не содержит инсектицидов, а от нападения насекомых его, видомо, надежно защищает толстый панцирь из кремнезема (Heal et ai., 1950). Не исключено, что слабо окремнелые проростки хвоща могут повреждать слизни (walker, 1921).

Стробилы хвоща зимующего найдены в зобу рябчика (Лучник, Надецкий, 1938). Стебли его едят многие звери, в том числе и охотничье-промысловые: бобры (Дьяков, 1975), олени и кабаны (Рябова, Саверкин, 1937; Лучник, Надецкий, 1938). В многоснежные суровые зимы, когда почва сверху промерзла, кабаны питаются иногда исключительно стеблями хвоща зимующего.

Биологическая продуктивность

Запасы надземной фитомассы вида определяли в уссурийской тайге (Лучник, 1938 а,б). Средняя биомасса стеблей (сухой вес) в широколиственной уреме со страусником была равна 0,2-14,7, в уреме с осоками - 7,5, в безграбовых кедровниках по подошвам северных склонов хребтиков - 4,5-5,8 ц/га. В перечисленных типах леса заросли хвоща распределялись неравномерно, кое-где образуя пятна. В таких пятнах запасы надземной биомассы составляют от 12 до 88 ц/га. В подобных пятнах в дубняке волосистоосоковом с лещиной по склону оврага в долине р.Москвы фитомасса достигает 17 ц/га (сухой вес). При выпасе запасы хвоща резко убывают, так как после стравливания заросли на следующий год полностью не восстанавливаются, хотя и наблюдается усиленное почкообразование и рост молодых побегов.

Хозяйственное значение

В народной медицине растение употребляют при ревматизме, диаррее, кровотечении, как дезинфицирующее средство и др. Индейцы Северной Америки использовали его в пищу и применяли при некоторых культовых церемониях (Роллов, 1908; Hauke, 1963; Lloyd, 1964; Brooks, 1979). Его также применяли в Голландии для закрепления дюн.

Хвощ зимующий - ценное дикорастущее кормовое растение, хорошо поедаемое в районах его массового произрастания (Дальний Восток) крупным рогатым скотом, свиньями, лошадьми при выпасе (Лучник, 1938 а,б). По содержанию растворимых углеводов (около 10% в перезимовавших стеблях) хвощ зимующий в 2-4 раза превосходит все другие лесные травы. Стебли содержат довольно много жиров, но мало белков (Лучник, 1938; Кормовые растения... ,1950). В некоторых районах Камчатки население заготавливает хвощ зимующий на зиму на корм скоту (Комаров, 1927).