

## Модульная и структурно-функциональная организация видов рода *Sparganium* L. в различных экологических условиях

Е. А. БЕЛЯКОВ, А. Г. ЛАПИРОВ

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН  
152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок  
E-mail: eugenybeliakov@yandex.ru

Статья поступила 02.02.2015

Принята к печати 18.02.2015

### АННОТАЦИЯ

С помощью модульного подхода проанализирована структура монокарпических побегов ряда представителей семейства Sparganiaceae: *Sparganium emersum* Rehm. и *Sparganium natans* L. (подрод *Xanthosparganium*), *Sparganium erectum* L. и *Sparganium microcarpum* (Neum.) Domin (подрод *Melanosparganium*). Описано строение всех трех категорий модулей: элементарного (ЭМ), универсального (УМ) и основного (ОМ). По убыванию числа ЭМ все изученные виды выстраиваются в следующий ряд: *S. emersum* (23) > *S. erectum* (20) > *S. natans* (19) > *S. microcarpum* (18). Установлено, что уровень сходства ЭМ между двумя подродами ежеголовниковых достигает 30 %. Остальная часть ЭМ специфична как для конкретного подрода, так и для конкретного вида. Показано, что отличия между различными экологическими формами *Sparganium* обусловлены не количественным увеличением ЭМ, а их способностью к трансформации, повышающей приспособленность видов к меняющимся условиям уровня режима водоемов. Число УМ у представителей обоих подродов равно 4, ОМ у растений представлены в двух близких вариантах. Последнее связано со схожестью местообитаний модельных видов. Проведено сравнение и указаны особенности растений на уровне структурно-функциональной организации различных типов монокарпических побегов. Выявлены различия в наборе структурно-функциональных зон для отдельных типов побегов.

**Ключевые слова:** побеговая система, структурные элементы, модульная организация, структурно-функциональные зоны, *Sparganium emersum*, *Sparganium natans*, *Sparganium erectum*, *Sparganium microcarpum*.

Внешний облик растения формируется в процессе роста и развития в разнообразных условиях окружающей среды. Он представлен побеговой системой – комплексом годичных побегов, которые, как указывал И. Г. Серебряков [1952, с. 114], “...являются четкими структурными элементами, совокупность ко-

торых образует тело многолетнего растения...”. Свойства побеговых систем определяются как особенностями входящих в них побегов, так и их числом, взаимным расположением и последовательностью развития в пределах системы [Шафранова, 2012]. Кроме того, побеги обладают большим разнооб-

разием с точки зрения длительности жизни, циклов развития и направления их роста, а также ветвления.

В современных исследованиях архитектуры растений немаловажную роль играет рассмотрение и оценка значимости структурно-функциональных зон, выделение которых проводится в рамках анализа структурных элементов особи [Нотов, 2008; Савиных, 2008]. Последнее основано на постижении организации побеговых систем растений с позиций их модульной организации. Наличие или отсутствие отдельных элементов побега (модулей) в строении тела растения находится в прямой зависимости от экологических условий и непосредственным образом отражается на общем спектре и выраженности морфофункциональных зон монокарпических побегов разных видов растений [Савиных, Мальцева, 2008; Нотов, 2008]. В этом случае особенно интересны растения, произрастающие в литоральной зоне водоемов и водотоков, относящиеся к экологической группе низкотравных гелофитов [Папченков, 2001], особенности роста и развития которых связаны со специфическими условиями местобитания. Примером таких объектов могут служить представители семейства *Sparganiaceae*, сведения о модульной организации которых представлены в ряде отечественных работ [Семакина, Савиных, 2005; Беляков, 2014], однако полученные материалы пока не позволяют судить обо всем разнообразии модулей ежеголовниковых и структурно-функциональной организации побеговых систем и нуждаются в пополнении и обобщении.

Цель настоящей работы – изучение побеговых систем представителей рода *Sparganium* L. с позиции модульной организации и структурно-функциональной зональности.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве объекта исследований выбраны представители двух подродов: *Sparganium emersum* Rehm. и *Sparganium natans* L. (подрод *Xanthosparganium* [Юзепчук, 1934]), а также *Sparganium erectum* L. и *Sparganium microcarpum* (Neum.) Domin (подрод *Melanosparganium* [Юзепчук, 1934]).










Основная часть живого материала собрана в 2009–2014 гг. на реках Ярославской обл. *S. emersum* и *S. microcarpum* – на реках Великая близ дер. Образцово (Ярославский) и Корожечна у с. Масальское (Угличский р-н), *S. erectum* – в литорали зоны подпора р. Сутка (Некоузский р-н). *S. natans* отбирали рядом с оз. Чашницкое в мелиоративной канаве песчаного карьера (Ростовский р-н). Дополнительно сбор материала проводили на некоторых реках, озерах и внутриводотных водоемах Архангельской, Вологодской, Калужской, Кировской и Нижегородской областей, республик Удмуртия и Чувашия. Кроме того, уточнение структуры побеговой сферы изучаемых видов проведено по гербарным образцам (SYKO, LE, MOSP, IBIW, NNSU, UDU).

Структура побеговых систем изучена с помощью сравнительного морфологического метода [Серебряков, 1952]. Для характеристики модульной организации растений применяли три категории модулей [Савиных, 2007, 2008]: элементарный (ЭМ), универсальный (УМ) и основной (ОМ). При этом ЭМ выделялись в зависимости от длины междоузлия, типа листа и пазушной структуры, наличия придаточных корней. Структурно-функциональный анализ проводили с помощью комплекса различных подходов [Troll, 1964; Мусина, 1976; Серебрякова, Петухова, 1978; Серебрякова, Павлова, 1986; Борисова, Попова, 1990; Савиных, 2008; Савиных, Мальцева, 2008], на основании которых выделялся весь спектр структурно-функциональных зон: нижняя зона торможения (НЗТ), зона возобновления (ЗВ), скрытогенеративная зона (СГЗ), зона обогащения (ЗО), главное соцветие (ГС). Условные обозначения, используемые в рис. 1 и 2, представлены в табл. 1.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Симподиально нарастающие побеговые системы ежеголовниковых образованы разновозрастными моноподиальными побегами [Гатцук, 1974, с. 109], связанными между собой системой коммуникационных корневищ. Так, у изученных представителей подрода *Melanosparganium* побеги закрепления обыч-

Условные обозначения элементов побеговой сферы

Условные обозначения	Описание элементов побеговой сферы	Условные обозначения	Описание элементов побеговой сферы
	Длинные метамеры главной оси соцветия		Лист срединной формации
	Укороченные метамеры главной оси соцветия		
	Ось второго порядка		Лист верховой формации – брактея
	Место прирастания боковой оси к главной		Редуцированный участок цветоносной оси $n+1$ порядка
	Соцветие – головка из тычиночных цветков		Соцветие – головка из пестичных цветков

но представлены двулетними вегетативно-генеративными анизотропными среднерозеточными и 1–2-летними вегетативными розеточными побегами, развивающимися из пазушных почек розеточного или среднерозеточного побега предыдущего порядка. У представителей подрода *Xanthosparganium* побеговая система включает трехлетние вегетативно-генеративные анизотропные среднерозеточные побеги, двулетние вегетативно-генеративные анизотропные полурозеточные и вегетативные розеточные побеги, и (или) однолетние вегетативные розеточные побеги. Заметим, что в единичных случаях у *S. microcarpum* возможно формирование трициклических вегетативно-генеративных побегов, а на их основе только вегетативных анизотропных розеточных побегов. В то же время на базе трициклических вегетативно-генеративных побегов *S. emersum* и *S. natans* формируются один или два вегетативно-генеративных дициклических побега.

Кроме того, у представителей подрода *Melanosparganium* материнский моноподиальный побег закрепления образуется из верхушечной почки апикальной клубневидной структуры, формирующейся к концу августа – началу сентября на концах сравнительно коротких неветвящихся корневищ. У представителей второго подрода подобная структу-

ра образуется на базе розеточного побега второго года развития, терминальная почка которого продолжает нарастать моноподиально на третий год, при этом формируя новый ортотропный участок побега с заложением в верхушечной почке терминальным соцветием.

В ходе развития трициклические моноподиальные вегетативно-генеративные побеги *S. emersum* и *S. natans* проходят следующие периоды и фазы развития. Эмбриональный период – фаза почки продолжается, как правило, в течение неблагоприятного периода (8–9 месяцев). В это время она располагается в пазухе зачаточного листа терминальной почки одного из вегетативных побегов. Постэмбриональный период: на второй год почка переходит в фазу формирования геофильного побега (до 0,5 мес). Дальнейшее его развитие идет либо по полному, либо по неполному циклу. В первом случае дициклический побег в течение второго года переходит сначала в фазу вегетативного ассимилирующего побега, после чего – в фазу вегетативно-генеративного побега. Во втором, наиболее часто встречающемся, дициклический побег до конца вегетационного сезона остается в фазе вегетативного ассимилирующего побега. Его переход в следующую фазу – трициклического вегетативно-генера-

тивного побега достигается только на третий год его развития.

Как ранее установлено, у *S. erectum* и *S. microcarpum* развитие дициклических вегетативно-генеративных побегов происходит на основе терминальных клубневидных структур [Беляков, Лапиров, 2010; Лапиров, Беляков, 2011]. С учетом развития последних можно выделить следующие периоды и фазы формирования дициклического вегетативно-генеративного побега. Эмбриональный период – фаза почки продолжается, как правило, в течение 3–3,5 месяцев (май – июль). В это время она располагается в пазухе зачаточного листа терминальной почки одного из вегетативных побегов; к середине – концу августа первого года жизни почка переходит в постэмбриональный период своего развития, формируя при этом удлинённый геофильный участок побега, оканчивающийся терминальной клубневидной структурой. Последняя переживает период покоя (до 7–8 мес), после чего весной на второй год жизни трогается в рост и переходит в фазу вегетативного ассимилирующего побега (в течение 1,5–2 мес). Здесь, как и в предыдущем случае (с *S. emersum* и *S. natans*), отмечается поливариантность развития. При этом вегетативный ассимилирующий побег переходит либо в вегетативно-генеративную фазу в течение данного вегетационного сезона, либо осенью отмирает.

Рассматривая строение моноподиальных побегов ежеголовниковых с позиции модульной организации на уровне элементарных модулей, нами выделен 31 вариант (табл. 2).

У *S. emersum* обнаружено 23 варианта ЭМ, у *S. natans* – 19 ЭМ, в то время как для *S. erectum* – 20 и для *S. microcarpum* – 18 ЭМ. Исследования показали, что разнообразие модулей напрямую зависит от способности растений приспосабливаться к различным условиям окружающей среды. Так, представители подрода *Xanthosparganium* способны существовать в виде трех экологических форм: погруженной, полупогруженной и наземной (табл. 3). Здесь заметим, что отличия между различными экологическими формами модельных видов обусловлены не количественным усложнением ЭМ (увеличением общего числа вариантов ЭМ,

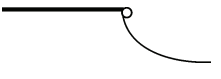
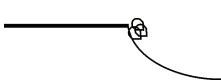
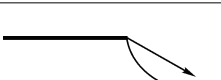
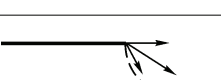



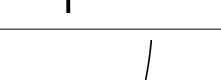

см. табл. 3), а качественным изменением отдельных ЭМ, что повышает приспособленность организмов к специфическим условиям обитания.

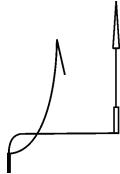
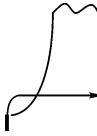
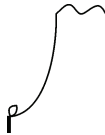
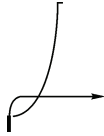
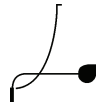



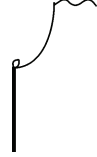
В отличие от *S. emersum* и *S. natans*, представители подрода *Melanosparganium* погруженных форм не образуют. Кроме того, их наземная и полупогруженная формы с морфологической точки зрения очень сходны, что ведет к снижению разнообразия ЭМ и практически равному их числу (20 и 18). Больше число ЭМ у *S. erectum* по сравнению с *S. microcarpum* является следствием формирования у *S. erectum* на базе геофильного участка побега пазушных комплексов с добавочными почками, иногда способными к развитию.

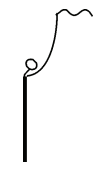
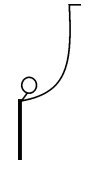
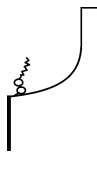
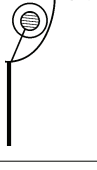


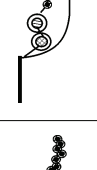
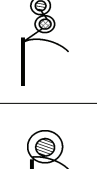

Совокупность перечисленных выше элементарных модулей формирует модуль следующего порядка – универсальный. Последний представляет собой новый структурный элемент – одноосный побег [Гатцук, 1974]. Универсальные модули для обоих подродов ежеголовников представлены четырьмя типами побегов замещения. Три из них характерны для представителей обоих подродов: 1) вегетативно-генеративный трициклический анизотропный среднерозеточный моноподиальный побег, несущий терминальное соцветие; 2) вегетативный ассимилирующий дициклический анизотропный розеточный побег; 3) вегетативный ассимилирующий моноциклический анизотропный розеточный побег. Различия заключаются в одном типе УМ: для подрода *Xanthosparganium* характерен вегетативно-генеративный дициклический анизотропный полурозеточный моноподиальный побег, несущий терминальное соцветие, а для подрода *Melanosparganium* – вегетативно-генеративный дициклический анизотропный среднерозеточный моноподиальный побег, несущий терминальное соцветие. Отметим также, что у *S. erectum* не обнаружено первого типа УМ, а для *S. microcarpum* его наличие крайне редко.

Весь спектр структурно-функциональных зон вегетативно-генеративных побегов рассмотрен на примере ди- и трициклических побегов модельных видов *Sparganium*. У обоих типов моноподиальных побегов *S. emersum* и *S. natans* выделены следующие структурно-функциональные зоны (рис. 1, а, б):

## Элементарные модули представителей модельных видов семейства Sparganiaceae

Описание элементарного модуля	Вид				Обозначение ЭМ
	<i>S. emer- sum</i>	<i>S. na- tans</i>	<i>S. eresc- tum</i>	<i>S. micro- carpum</i>	
1	2	3	4	5	6
Вегетативная часть побега ЭМ в пределах геофильного участка побеговой системы					
1. Длинное междоузлие, узел с чешуевидным листом и пазушной почкой, придаточными корнями, либо без них	+	+	+	+	
2. Длинное междоузлие, узел с чешуевидным листом и 2-3 пазушными почками, придаточными корнями, либо без них	-	-	+	-	
3. Длинное междоузлие, узел с чешуевидным листом, вегетативным побегом, с придаточными корнями, либо без них	+	+	+	+	
4. Длинное междоузлие, узел с разрушенным основанием чешуевидного листа, 2-3 вегетативными побегами, придаточными корнями, либо без них	-	-	+	-	
5. Длинное междоузлие, узел с разрушенным основанием чешуевидного листа, пазушной клубневидной структурой, придаточными корнями, либо без них	+	-	+	+	
6. Короткое междоузлие, узел с чешуевидным листом, пазушной почкой и с системой стеблеродных междоузловых придаточных корней	+	+	+	+	
7. Короткое междоузлие, узел с чешуевидным листом и с системой стеблеродных междоузловых придаточных корней	-	-	+	+	
8. Короткое междоузлие, узел с листом переходного типа, пазушной почкой и с системой стеблеродных междоузловых придаточных корней	+	+	+	+	
9. Короткое междоузлие, узел с листом переходного типа, вегетативным побегом и с системой стеблеродных междоузловых придаточных корней	+	+	+	+	

1	2	3	4	5	6
10. Короткое междоузлие, узел с листом переходного типа, вегетативно-генеративным побегом и с системой стеблеродных межузловых придаточных корней	+	+	-	-	
11. Короткое междоузлие, узел с полностью погруженным, либо плавающим на поверхности воды листом срединной формации, вегетативным побегом и с системой стеблеродных межузловых придаточных корней	+	+	-	-	
12. Короткое междоузлие, узел с полностью погруженным, либо плавающим на поверхности воды листом срединной формации, пазушной почкой и с системой стеблеродных межузловых придаточных корней	+	+	-	-	
13. Короткое междоузлие, узел с воздушным листом срединной формации, вегетативным побегом и с системой стеблеродных межузловых придаточных корней	+	+	+	+	
14. Короткое междоузлие, узел с воздушным листом срединной формации, вегетативным побегом с терминальной клубневидной структурой на конце	-	+	+	+	
ЭМ в пределах надземного участка побеговой системы					
15. Короткое междоузлие, узел с воздушным листом срединной формации и пазушной почкой овальной формы	+	+	-	-	
16. Короткое междоузлие, узел с воздушным листом срединной формации и пазушной почкой треугольной формы	-	-	+	+	
17. Длинное междоузлие, узел с воздушным листом срединной формации и пазушной почкой	+	+	+	+	
18. Длинное междоузлие, узел с плавающим на поверхности воды листом срединной формации и пазушной почкой	+	+	-	-	

1	2	3	4	5	6
19. Длинное междоузлие, узел с плавающим на поверхности воды листом срединной формации и нереализованным пестичным головчатым соцветием на ножке	+	+	-	-	
20. Длинное междоузлие, узел с воздушным листом срединной формации и нереализованным пестичным головчатым соцветием на ножке	+	+	-	-	
21. Длинное междоузлие, узел с воздушным листом срединной формации и нереализованной цветоносной осью второго порядка	-	-	+	+	
22. Длинное междоузлие, узел с плавающим на поверхности воды листом срединной формации и пестичным головчатым соцветием на ножке	+	-	-	-	
23. Длинное междоузлие, узел с воздушным листом срединной формации и пестичным головчатым соцветием на ножке (при основании частично (на 1/3, на 1/2, более чем на 1/2) либо полностью приросшей к расположенному выше метамеру главной оси цветоноса)	+	+	-	-	
24. Длинное междоузлие, узел с воздушным листом срединной формации и сидячим пестичным головчатым соцветием	+	-	-	-	
25. Длинное междоузлие, узел с воздушным листом срединной формации и цветоносной осью второго порядка	-	-	+	+	
26. Длинное междоузлие, узел с воздушным листом верховой формации и цветоносной осью второго порядка	-	-	+	+	
27. Длинное междоузлие, узел с воздушным листом верховой формации и сидячим пестичным головчатым соцветием	+	+	+	+	

1	2	3	4	5	6
28. Длинное междоузлие, узел с воздушным листом верховой формации и тычиночным головчатым соцветием на короткой ножке, полностью сросшейся с осью соцветия	+	-	-	-	
29. Длинное междоузлие, узел с листом верховой формации и сидячим тычиночным головчатым соцветием	+	+	+	+	
30. Короткое междоузлие, узел с сидячим тычиночным головчатым соцветием	+	-	+	+	
31. Короткое междоузлие, терминальное тычиночное головчатое соцветие	+	+	+	+	

П р и м е ч а н и е. Плюс – указанный вариант ЭМ присутствует в составе побега; минус – отсутствует.

нижняя зона торможения, зона возобновления, скрытогенеративная зона и зона главного соцветия. Спектр структурно-функциональных зон три- и дициклических вегетативно-генеративных побегов *S. microcarpum* и *S. erectum* отличается от такового у описанных выше видов за счет наличия у них зоны обогащения. Заметим однако, что наличие данной зоны характерно и для некоторых представителей подрода

*Xanthosparganium*, например, для *Sparganium gramineum* Georgi. Полагаем, что у этого полностью погруженного вида зона обогащения не только увеличивает общую репродуктивную сферу растения, но и играет определенную роль в поддержании ее над поверхностью воды. Кроме того, у трициклических вегетативно-генеративных побегов *S. microcarpum* и *S. erectum* НЗТ однородна в морфологическом отношении. У ди-

Т а б л и ц а 3

Варианты элементарных модулей у различных экологических форм *S. emersum* и *S. natans*

Экологическая форма	Наземная	Полупогруженная	Погруженная	Количество сходных вариантов ЭМ
<i>S. emersum</i>				
Варианты ЭМ, характерные для данной экологической формы	<b>1, 3, 5, 6, 8, 9,</b> 10, 13, 15, 17, 20, <b>23, 24, 27, 28, 29,</b> <b>30, 31</b>	<b>1, 3, 5, 6, 8, 9,</b> 10, 11, 12, 13, 15, 17, 20, <b>23, 24, 27,</b> <b>28, 29, 30, 31</b>	<b>1, 3, 5, 6, 8, 9,</b> 11, 12, 18, 19, 22, <b>23, 24, 27, 28, 29,</b> <b>30, 31</b>	13
Общее количество вариантов ЭМ	18	20	18	
<i>S. natans</i>				
Варианты ЭМ, характерные для данной экологической формы	<b>1, 3, 6, 8, 9,</b> 10, 13, 14, 15, 17, 20, 23, <b>27, 29, 31</b>	<b>1, 3, 6, 8, 9,</b> 10, 11, 12, 14, 15, 17, 18, 20, 23, <b>27,</b> <b>29, 31</b>	<b>1, 3, 6, 8, 9,</b> 11, 12, 18, 19, <b>27, 29, 31</b>	8
Общее количество вариантов ЭМ	15	17	12	

П р и м е ч а н и е. Варианты ЭМ, выделенные полужирным шрифтом, являются сходными для всех экологических форм указанного вида.



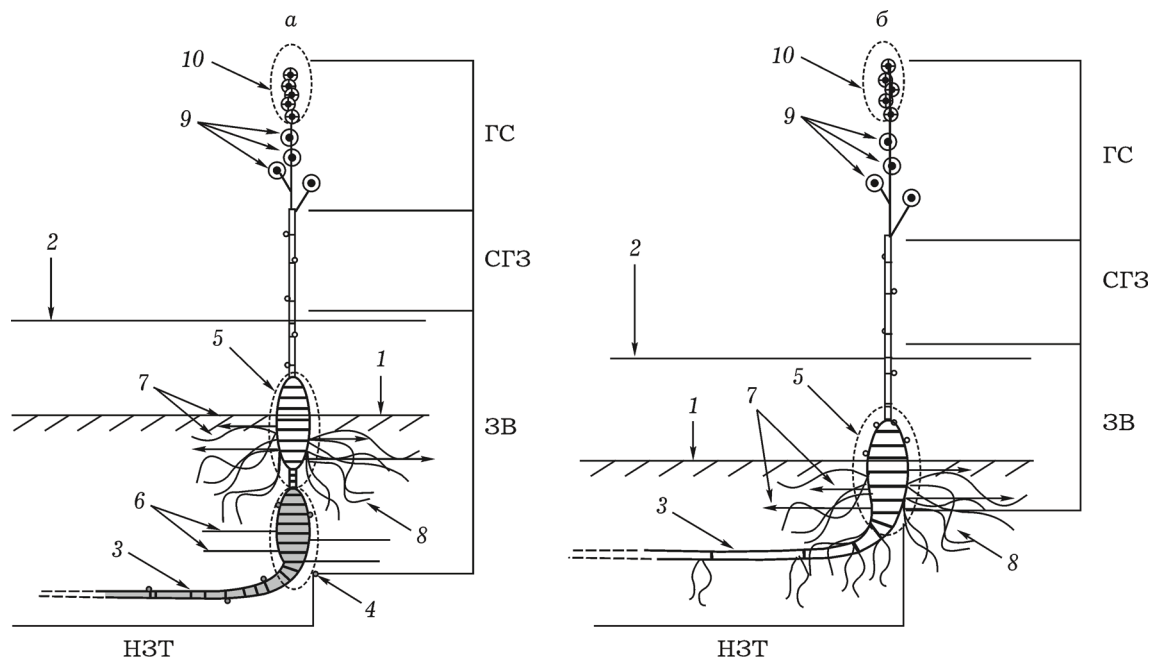


Рис. 1. Структурно-функциональные зоны вегетативно-генеративного побега *S. emersum*: а – трициклический вегетативно-генеративный среднерозеточный побег; б – дициклический вегетативно-генеративный анизотропный среднерозеточный побег.

1 – уровень грунта; 2 – уровень воды; 3 – геофильная часть вегетативно-генеративного побега; 4 – базальный розеточный участок побега, сформированный в течение прошлого вегетационного сезона; 5 – базальный розеточный участок побега, сформированный в течение нынешнего вегетационного сезона; 6 – коммуникационные корневища прошлого года; 7 – коммуникационные корневища нынешнего года; 8 – стеблеродные придаточные корни; 9 – пестичные головчатые соцветия; 10 – комплекс, представленный тычиночными головчатыми соцветиями. Все остальные пояснения в тексте

циклических побегов этих видов данная зона на всем своем протяжении морфологически и ритмологически неоднородна, и может быть разделена на три части: НЗТ-1, НЗТ-2, НЗТ-3 (их описание представлено ниже) (рис. 2, а, б).

Описание спектра структурно-функциональных зон ди- и трициклических моноподиальных побегов *Sparganium* приведено ниже.

Нижняя зона торможения (НЗТ) выражена у ди- и трициклических монокарпических среднерозеточных побегов *S. emersum*, *S. natans* (см. рис 1, а, б) и у трициклических побегов *S. microcarpum* (см. рис. 2, а). Представляет собой участок корневища с длинными метамерами и чешуевидными листьями, а также двумя (тремя) нижними короткими метамерами розеточного участка побега, в пределах которых становится заметен рост усиления. В узлах укороченных метамеров располагаются листья пере-

ходного типа (между типичным чешуевидным и настоящим ассимилирующим листьями). В пазухах чешуевидных листьев почки закладываются, но, как правило, не развиваются.

Ранее установлено, что для дициклических побегов *S. microcarpum* и *S. erectum* характерно разделение нижней зоны торможения на три морфологически различные части (см. рис. 2, б). НЗТ-1 представлена геофильным участком побега с длинными метамерами и чешуевидными листьями, НЗТ-2 – клубневидной структурой, ее функция – накопление питательных веществ и перезимовка, НЗТ-3 включает геофильный участок анизотропного побега, представленный четырьмя короткими метамерами (длиной до 2,6–3,0 мм, диаметром до 3,0 мм), в узлах которых располагаются чешуевидные листья, не несущие пазушных почек. Кроме того, в состав НЗТ-3 входят 2–3 метамера розеточного участка побега с листьями пе-

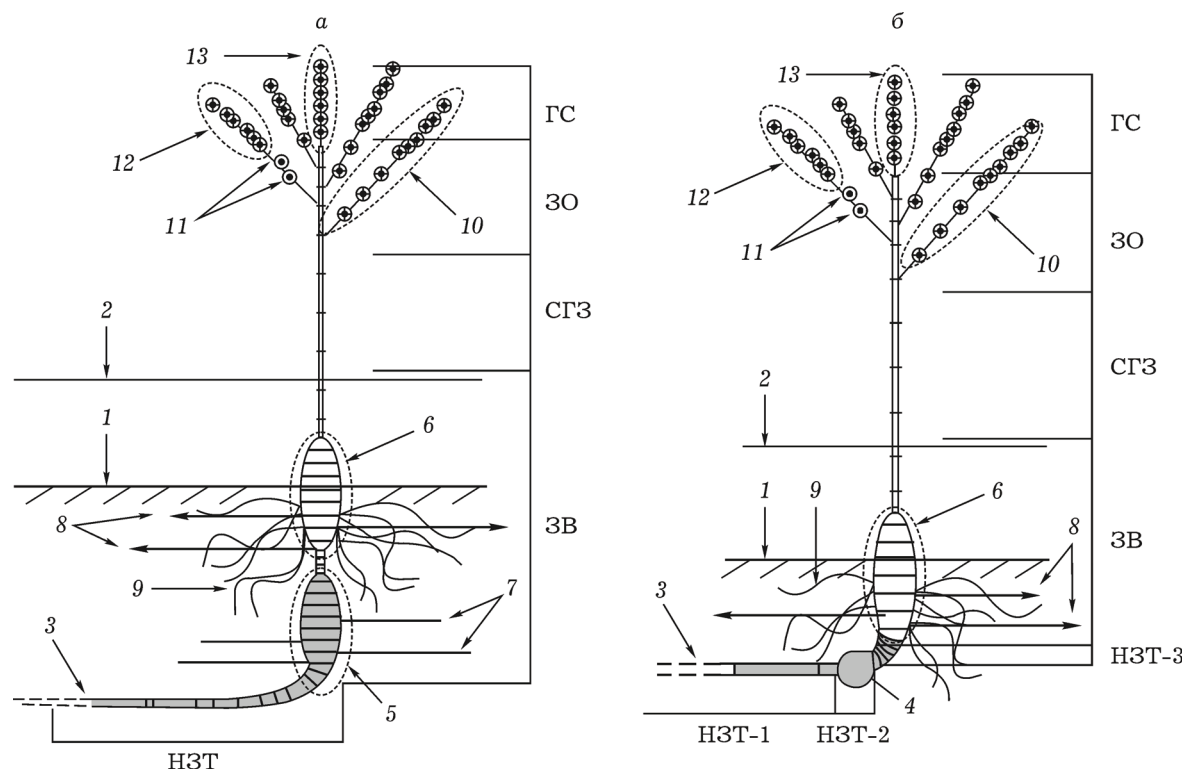


Рис. 2. Структурно-функциональные зоны вегетативно-генеративного побега *S. erectum*: а – трициклический вегетативно-генеративный среднерозеточный побег; б – дициклический вегетативно-генеративный анизотропный среднерозеточный побег.

1 – уровень грунта; 2 – уровень воды; 3 – геофильная часть вегетативно-генеративного побега; 4 – терминальная клубневидная структура; 5 – базальный розеточный участок побега, сформированный в течение прошлого вегетационного сезона; 6 – базальный розеточный участок побега нынешнего года развития; 7 – коммуникационные корневища, реализованные в течение прошлого года; 8 – коммуникационные корневища нынешнего года; 9 – стеблеродные придаточные корни; 10 – цветоносная ось  $n+1$  порядка; 11 – пестичные головчатые соцветия; 12 – комплекс, представленный тычиночными головчатыми соцветиями; 13 – терминальная часть главной цветоносной оси, представленная комплексом из тычиночных головчатых соцветий. Остальные пояснения даны в тексте

реходного типа. Здесь пазушные почки имеются, но не развиваются и, как правило, отмирают по окончании вегетационного сезона. Основной функцией данной зоны является вынос формирующегося побега ближе к поверхности субстрата.

Зона возобновления (ЗВ) имеется у всех типов моноподиальных побегов (см. рис. 1, 2). При этом у трициклических вегетативно-генеративных побегов, в отличие от дициклических, она имеет свои особенности как в структурном, так и в функциональном плане.

Так, у дициклических побегов *S. microcarpum* и *S. erectum* ЗВ включает в себя базальный розеточный участок и расположенные выше 2–3 длинных метамера. В пределах базального розеточного участка побега

в пазухах листьев переходного типа (1–2) и последующих листьев срединной формации (3–4) имеются пазушные почки овальной формы, которые, в свою очередь, акропетально формируют коммуникационные корневища (до 3–4 (5) порядков ветвления), заканчивающиеся вегетативными розеточными побегами. К осени из расположенных выше на розеточном участке побега почек возобновления треугольной формы (1–2) развиваются неветвящиеся корневища с клубневидными структурами на конце, которые впоследствии дают начало новым дициклическим вегетативно-генеративным побегам. Выше расположенная часть розеточного участка побега охватывает 4–5 метамеров, несущих листья срединной формации, в пазухах которых располагаются почки тре-

угольной формы. Они, как правило, не развиваются в течение нынешнего вегетационного сезона. В редких случаях, после перезимовки сохранившейся розеточной части вегетативно-генеративного побега, они могут сформировать достаточно слабые розеточные побеги. Далее следуют два-три метамера, длина которых постепенно увеличивается. Они несут листья срединной формации, почки в их пазухах не развиваются. Основной функцией этого участка побега является участие в выносе соцветия над поверхностью воды.

У дициклических побегов *S. emersum* и *S. natans* ЗВ имеет такое же строение, как описано выше. Между тем у этих видов все пазушные почки базального розеточного участка морфологически и физиологически однородны.

У трициклических побегов *S. emersum*, *S. natans* и *S. microcarpum* ЗВ включает в себя два нарастающих моноподиально розеточных участка побега (прошлого и нынешнего года), и расположенные выше 2–3 длинных метамера (см. рис. 1, а; рис. 2, а). Оба розеточных участка побега сходны по структуре с описанным выше подобным участком дициклического моноподиального побега. Фактически каждый из них представляет собой отдельный элементарный побег (побег ритма [Грудзинская, 1960]). Границей, разделяющей их, являются 2–3 метамера меньшего диаметра, несущие чешуевидные листья с пазушными почками, которые никогда не развиваются.

Таким образом, в связи с развитием пазушных почек, входящих в состав зоны возобновления, происходит "...многократное использование уже занятой однажды территории с формированием новых центров закрепления и воздействия на среду обитания..." [Лелекова, 2006, с. 121]. Кроме того, листья, располагающиеся в пазухах зоны возобновления, выполняют ассимилирующую функцию. На основании всего вышесказанного можно заключить, что данный участок функционально является зоной возобновления, в то время как структурно и ритмологически – средней зоной торможения (СЗТ).

Скрыто-генеративная зона (СГЗ) [Савиных, 1999] является необходимой частью об-

щей структуры всех модельных видов *Sparganium*. Она включает в себя 2–3 (4) длинных метамера и характеризуется тем, что в узлах последних имеются не развившиеся генеративные структуры. У *S. emersum* это неразвившиеся пестичные головчатые соцветия, в то время как у *S. erectum* и *S. microcarpum* – неразвившиеся оси второго порядка, представленные комплексом из зачаточных пестичных и тычиночных головок. Таким образом, эта часть побега полностью утрачивает функцию семенной продуктивности, обеспечивая при этом вынос соцветия над поверхностью воды.

Зона обогащения (ЗО) характерна только для вегетативно-генеративных побегов *S. erectum* и *S. microcarpum*. Она представлена участком побега (от одного до 4 (5) метамеров), несущим оси второго порядка с генеративными структурами – пестичными и тычиночными головчатыми соцветиями из однополых цветков (см. рис. 2, а, б). Оси второго порядка могут располагаться как в пазухах ассимилирующих листьев срединной формации, так и в пазухах листьев верховой формации – брактей. Сами оси второго порядка различаются по количеству пестичных и тычиночных головчатых соцветий, а также отсутствию тех или других на всем протяжении оси. Основными функциями этой зоны являются фотосинтез и репродукция.

Главное соцветие (ГС) у всех модельных видов построено по типу закрытой кисти с флоральными единицами [Кузнецова и др., 1992], состоящими из пазушных однополых головчатых соцветий. В случае *S. emersum* в эту зону входит все соцветие с реализованными пестичными и тычиночными головками. У *S. erectum* сюда входит обычно только комплекс, представленный исключительно тычиночными головчатыми соцветиями, в то время как у *S. microcarpum* структурно-функциональная зона ГС может включать в себя, наряду с комплексом, представленным тычиночными головками, одну пестичную головку, сидящую в пазухе брактей. Последнее, очевидно, происходит из-за редукции части боковой цветоносной оси на этапе ее закладки.

В рамках подрода *Xanthosparganium* большим разнообразием реализованных пазушных

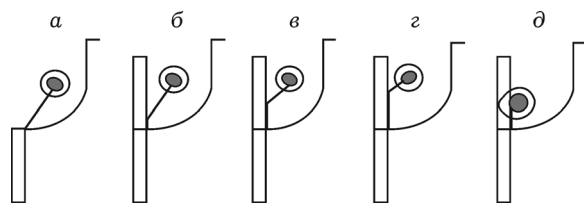


Рис. 3. Пазушные генеративные структуры – разновидности 23-го варианта (см. табл. 2) элементарного модуля в зоне соцветия *S. emersum*.

*a* – ножка с терминальным пестичным головчатым соцветием не прирастает к выше расположенному метанеру; *б* – прирастает на 1/3; *в* – прирастает на 1/2; *г* – прирастает более чем на 1/2; *д* – сростается полностью

генеративных структур представлена зона ГС у *S. emersum* (8 вариантов – см. табл. 2, варианты ЭМ: 22, 23 (представлен пятью разновидностями (рис. 3)), 24 и 27–31). При этом у *S. natans* разнообразие пазушных генеративных структур в 2 раза меньше (4 варианта – см. табл. 2, варианты ЭМ: 23 (см. рис. 3, *a*), 27, 29, 31).

Более сложно устроены соцветия модельных видов, относящихся к подроду *Melanosparganium*. Они представлены зоной обогащения и зоной главного соцветия. Зона обогащения включает в себя пять вариантов цветоносных структур второго порядка:

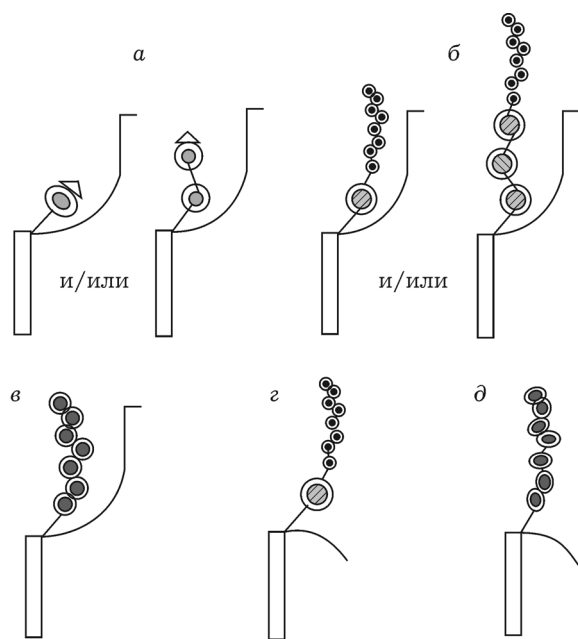


Рис. 4. Разнообразие пазушных структур *S. microscarpum* в зоне обогащения

– длинное междоузлие, узел, лист срединной формации, ось второго порядка, оканчивающаяся единичным пестичным головчатым соцветием, либо комплексом из двух удаленных друг от друга пестичных соцветий, с редуцированным участком из тычиночных головчатых соцветий (рис. 4, *a*);

– длинное междоузлие, узел, лист срединной формации, ось второго порядка с 1–2 (3) удаленными друг от друга пестичными головчатыми соцветиями и комплексом из тычиночных головчатых соцветий (см. рис. 4, *б*);

– длинное междоузлие, узел, лист срединной формации, ось второго порядка с комплексом из тычиночных головчатых соцветий (см. рис. 4, *в*);

– длинное междоузлие, узел, лист верховой формации, ось второго порядка с 1 (2) удаленными друг от друга пестичными головчатыми соцветиями и комплексом из тычиночных головчатых соцветий (см. рис. 4, *г*);

– длинное междоузлие, узел, лист верховой формации, ось второго порядка с комплексом из тычиночных головчатых соцветий (см. рис. 4, *д*).

В зоне главного соцветия *S. erectum* и *S. microscarpum* наблюдаются пять пазушных генеративных структур, характерных для главного соцветия *S. emersum* и *S. natans* (см. табл. 2, варианты ЭМ: 29–31).

С учетом вышесказанного мы определяем основной модуль *S. emersum* и *S. natans* как симподиально нарастающую побеговую систему (до 5 порядков ветвления), формирующуюся на основе трициклического вегетативно-генеративного побега и, как правило, представленную 1–2 дициклическими вегетативно-генеративными побегами и разновозрастными розеточными вегетативными побегами замещения. ОМ *S. erectum* и *S. microscarpum*, как и в предыдущем случае, представлен симподиально нарастающей побеговой системой (до 3 (4) порядков ветвления), формирующейся на основе дициклического вегетативно-генеративного побега и, как правило, представленной разновозрастными розеточными вегетативными побегами замещения. Во всех случаях каждый тип побега является центром закрепления и воздействия на среду обитания.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе анализа модульной организации модельных видов *Sparganium* установлено наличие десяти однотипных вариантов элементарных модулей (из 31). Остальные варианты ЭМ являются специфическими для каждого подрода и вида. Количество ЭМ у *S. emersum* – 23, *S. natans* – 19, *S. erectum* – 20, в то время как у *S. microcarpum* – 18. Большее количество вариантов ЭМ в подроде *Xanthosparganium* связано с большим по сравнению с подродем *Melanosparganium* разнообразием экологических форм. Так, представители первого подрода способны формировать как наземную, так и полупогруженную и погруженную формы, в то время как представители второго подрода – только сходные с морфологической точки зрения наземную и полупогруженную. При этом отличия между экологическими формами модельных видов обусловлены не количественным увеличением числа вариантов ЭМ, а их качественным изменением – их способностью к трансформации. В результате повышается приспособленность растений, популяций и вида в целом к экологическим условиям местобитания. Отметим, что самой обедненной по количеству ЭМ является погруженная форма *S. natans* (12 вариантов ЭМ). Это связано с тем, что почти вся ассимилирующая часть побега, исключая область соцветия, находится в однородной среде – водной толще. Даже частичный выход этой части побега в воздушную среду (полупогруженная форма) приводит к увеличению числа вариантов ЭМ почти в 1,5 раза.

В различных экологических условиях наиболее стабилен и практически не подвержен изменениям комплекс ЭМ, слагающих геофильную часть побеговой сферы ежеголовниковых. Исключением здесь является *S. erectum*, у которого имеются характерные только для данного вида почечные сериальные комплексы в пазухах чешуевидных листьев. Надземная сфера растения, как правило, находится в неоднородных условиях среды (вода, воздух), что и обеспечивает большее разнообразие ЭМ.

Универсальный модуль у особой обеих подродов представлен четырьмя вариантами.

Различия наблюдаются только в одном варианте универсального модуля. Так, у представителей подрода *Xanthosparganium* дициклический вегетативно-генеративный побег, несущий терминальное соцветие, является полурозеточным, в то время как в подроде *Melanosparganium* он среднерозеточный.

Универсальные модули ежеголовников дифференцированы на ряд структурно-функциональных зон, имеющих свои существенные различия. Так, у обоих типов монокарпических побегов *S. emersum* и *S. natans*, выявлено четыре структурно-функциональные зоны (НЗТ, ЗВ, СГЗ и ЗГС). В отличие от трициклических, у дициклических вегетативно-генеративных побегов *S. microcarpum* и *S. erectum* структура побега является более сложной. Так, вместо одной нижней зоны торможения выделяются три (НЗТ-1, НЗТ-2, НЗТ-3), отличающиеся между собой как морфологически, так и ритмологически. Кроме того, общий спектр структурно-функциональных зон обоих типов вегетативно-генеративных побегов *S. microcarpum* и *S. erectum* пополняется наличием зоны обогащения, отсутствующей у *S. emersum* и *S. natans*.

Сходство УМ (обладающих свойствами целого организма) является прямым следствием произрастания модельных видов в близких экологических условиях. Последнее получило отражение и в формировании похожих во всех отношениях двух основных модулей. ОМ *S. emersum* и *S. natans* представлен симподиально нарастающей побеговой системой (до пяти порядков ветвления), формирующейся на основе трициклического вегетативно-генеративного побега, 1–2-дициклических вегетативно-генеративных побегов и разновозрастных розеточных вегетативных побегов замещения. ОМ *S. erectum* и *S. microcarpum* представлен симподиально нарастающей побеговой системой (до 3 (4) порядков ветвления), формирующейся на основе дициклического вегетативно-генеративного побега с разновозрастными розеточными вегетативными побегами замещения.

Таким образом, нами подтверждается мнение Н. П. Савиных [2008] о том, что в рамках гигро- или гидрофильной линии эволюции у малолетников вегетативного про-

исхождения возникновение нового целого проявляется не в количественном усложнении системы, а в качественном ее изменении. Именно упрощение целой системы на основе ее отдельных элементов способствует усилению приспособленности различных видов прибрежно-водных растений к меняющимся экологическим условиям водоемов и водотоков.

Авторы выражают благодарность Н. П. Савиных (ВятГУ) за просмотр рукописи и ценные замечания, Д. А. Филиппову (ИБВВ РАН) за образцы *S. natans*, привезенные с Архангельской и Вологодской областей.

Работа выполнена за счет частичной финансовой поддержки Программы фундаментальных исследований Президиума РАН “Живая природа: современное состояние и проблемы развития”, подпрограмма “Биоразнообразие: состояние и динамика”.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Беляков Е. А. Структурно функциональная зональность монокарпических побегов *Sparganium microcarpum* (Neum.) Domin. Фундаментальная и прикладная биоморфология в ботанических и экологических исследованиях: мат-лы Всерос. науч. конф. с междунар. участием (к 50-летию Кировского отделения Русского ботанического общества). Киров: ООО “Радуга-ПРЕСС”, 2014. С. 116–120.
- Беляков Е. А., Лапиров А. Г. Морфология клубневидных структур *Sparganium emersum* Rehm. // Биология внутренних вод: мат-лы XVI школы-конф. молодых ученых. Борок. Ярославль: Принт Хаус, 2010. С. 3–8.
- Борисова И. В., Попова Г. А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Ботан. журн. 1990. Т. 75, № 10, С. 1420–1426.
- Гатцук Л. Е. Геммаксилярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 1. С. 100–113.
- Грудзинская И. А. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация // Ботан. журн. 1960. Т. 45, № 7. С. 968–978.
- Кузнецова Т. В., Пряхина Н. И., Яковлев Г. П. Соцветия: Морфологическая классификация. СПб.: Химико-фармацевтический ин-т, 1992. 125 с.
- Лапиров А. Г., Беляков Е. А. Морфология вегетативной и генеративной сферы *Sparganium microcarpum* (Neum.) Raunk. // Ярославский пед. вестн. 2011. Т. 3, № 1. С. 133–138.
- Мусина Л. С. Побегообразование и становление жизненных форм некоторых розеткообразующих трав // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81, вып. 6. С. 123–132.
- Нотов А. А. Модульная организация как модельный объект в биологических исследованиях // Вестн. ТьГУ. Сер. Биология и экология. 2008. Вып. 9. С. 162–176.
- Папченков В. Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 200 с.
- Савиных Н. П. Побегообразование, морфогенез *Veronica gentianoides* Vahl. (Scrophulariaceae) и происхождение полурозеточных трав // Ботан. журн. 1999. Т. 84, № 6. С. 20–31.
- Савиных Н. П. Род вероника: морфология и эволюция жизненных форм. Киров, 2006. 324 с.
- Савиных Н. П. Модульная организация растений // Онтогенетический атлас растений. Йошкар-Ола: МарГУ, 2007. Т. 5. С. 15–34.
- Савиных Н. П. Применение концепции модульной организации к описанию структуры растения // Современные подходы к описанию структуры растений. Киров: ООО “Лобань”, 2008. С. 47–69.
- Семакина Е. В., Савиных Н. П. Побеговая система и жизненная форма *Sparganium emersum* Rehm // Двенадцатая молодежная конф. Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН “Актуальные проблемы биологии и экологии” (Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 4–7 апреля 2005 г.). Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2005. С. 144–146.
- Савиных Н. П., Мальцева Т. А. Модуль у растений как структура и категория // Вестн. ТьГУ. Сер. Биология и экология. 2008. Вып. 9. С. 227–233.
- Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 390 с.
- Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М., Л., 1964. Т. 3. С. 146–208.
- Серебрякова Т. И., Павлова Н. Р. Побегообразование, ритм развития и вегетативное размножение в секции *Potentilla* рода *Potentilla* (Rosaceae) // Ботан. журн. 1986. Т. 71, № 2. С. 154–167.
- Серебрякова Т. И., Петухова Л. В. Архитектурная модель и жизненные формы некоторых травянистых розоцветных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83, вып. 6. С. 51–65.

- Шафранова Л. М. Внешнее строение вегетативного тела растения // Учебно-полевая практика по ботанике: учеб. пособие для вузов. 2-е изд., перераб. и доп. М.: ГЭОТАР-Медиа, 2012. С. 18–31.
- Юзепчук С. В. Сем. Ежеголовниковые – Sparganiaceae ENGL. // Флора СССР. Л.: 1934. Т. 1. С. 219–229.
- Troll W. Die Infloreszenzen. Jena, 1964. Bd. 1. 615 p.

## Modular and Structural-Functional Organization of g. *Sparganium* L. Species in Different Ecological Conditions

E. A. BELYAKOV, A. G. LAPIROV

I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters, RAS  
152742, Yaroslavl region, Nekouz district, Borok  
E-mail: eugenybeliakov@yandex.ru

Structure of monocarpic shoots of some representatives of the Sparganiaceae family (*Sparganium emersum* Rehm., *S. natans* L. (subgenus *Xanthosparganium*), *Sparganium erectum* L. and *Sparganium microcarpum* (Neum.) Domin (subgenus *Melanosparganium*)) was analyzed with the help of the modular approach. The structure of all three module categories – elementary (EM), universal (UM) and basic (BM) – was described. With decreasing of EM value, all investigated species lined up in the following descending order: *S. emersum* (23) > *S. erectum* (20) > *S. natans* (19) > *S. microcarpum* (18). It was determined that the level of EM similarity between two bur-reed subgenera reached 30 %. The rest EM part was specific for certain subgenera as well as for certain species. It was shown that dissimilarities between different ecological forms of *Sparganium* were due not to quantitative EM increase but to their transformation ability which improves species adaptation to varying water level conditions of reservoirs. UM value in the representatives of both subgenera equaled 4, BM values were represented by two similar variants. This was caused by the similarity of habitats of the model species. The plants' special features on the level of structural-functional organization of different types of monocarpic shoots were shown. Differences in the set of structural-functional zones for particular shoot types were also revealed.

**Key words:** shoot system, structural elements, modular organization, structural-functional zones, *Sparganium emersum*, *Sparganium natans*, *Sparganium erectum*, *Sparganium microcarpum*.