

## Биоморфологические адаптации гелофитов

Н. П. САВИНЫХ, С. В. ШАБАЛКИНА, Е. В. ЛЕЛЕКОВА

Вятский государственный гуманитарный университет  
Институт естественных наук  
610007, Киров, ул. Ленина, 198  
E-mail: botany@vshu.kirov.ru

Статья поступила 18.02.2015

Принята к печати 03.03.2015

### АННОТАЦИЯ

С позиций системного подхода описана биоморфология девяти видов гелофитов – *Alisma plantago-aquatica*, *Butomus umbellatus*, *Sagittaria sagittifolia*, *Sparganium emersum*, *Glyceria maxima*, *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *Typha latifolia*, *T. angustifolia*. По их особенностям определено четыре группы растений: моноподиально нарастающие розеточные короткокорневищные; симподиально нарастающие полурозеточные короткокорневищные; симподиально нарастающие полурозеточные клубнеобразующие; симподиально нарастающие длиннокорневищные. Выявлено, что при сохранении поликарпичности растений появляется тенденция к малолетности семенных особей и их вегетативных потомков, которая реализуется по-разному.

**Ключевые слова:** экологический тип, воздушно-водные растения, гелофиты, жизненная форма, побег, почка, адаптация.

Разграничение водных и прибрежно-водных растений, определение их экологических групп и основных жизненных форм затруднено в связи с отсутствием резкой границы между водными и наземными местообитаниями, наличием переходных территорий по условиям увлажнения и биоморф, развитием в водоемах и водотоках не только водных, но и заходящих в воду особей береговых видов. Особенно это относится к растениям, органы которых расположены в воздушной, водной и почвенной средах. Разные авторы называют их водными, надводными, воздушно-водными, земноводными, прибрежно-водными, гидрофитами, гелофитами и

т. п. [Катанская, 1981]. Полный критический обзор терминов и подходов, применяемых при выделении экологических групп растений водоемов и водотоков, выполнен А. Г. Лапировым [2003]. Благодаря работам В. Г. Папченкова [2001] в гидрботанике широко используется классификация экологических типов этих организмов с выделением гидрофитов, гелофитов, гигрогелофитов, гигрофитов, гигромезофитов и мезофитов, земноводных растений.

Ответная реакция особей на смену условий увлажнения проявляется, прежде всего, как видимое изменение структуры, ритма развития, особенностей роста и форми-

рования побеговых систем. Познание этих признаков, часто появляющихся в разных неродственных группах растений, важно для выявления приспособлений отдельных организмов, возможных направлений, способов и механизмов возникновения вторично водных трав. К настоящему времени изучены многие из них. В данной работе с позиций системного подхода на примере модельных видов охарактеризована биоморфология гелофитов и определены их адаптации к условиям среды.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект исследования – гелофиты – прибрежно-водные, или воздушно-водные растения. В понятие «гелофиты» вкладывается часто разный смысл. Мы придерживаемся характеристики, данной экологической группе В. Г. Папченковым [2001, 2003]. Эти травы заселяют прибрежные мелководья с глубиной до 1–2 м. Базальные части надземных побегов укореняются и погружены в воду. Они способны переносить длительное обсыхание в период вегетации, занимают 104–109 степени шкалы увлажнения Л. Г. Раменского [1956], которые определяют местообитания прибрежно-водной растительности. Выделяют две группы гелофитов: низкотравные (обитают при глубине до 0,5 м) и высокотравные (проникают глубже) [Папченков, 2001]. У некоторых низкотравных гелофитов на значительных глубинах развиваются стерильные гидрофильные формы [Папченков, 2003]. Модельными видами выбраны гелофиты: низкотравные – *Alisma plantago-aquatica* L., *Butomus umbellatus* L., *Sagittaria sagittifolia* L., *Sparganium emersum* Rehm.; высокотравные – *Glyceria maxima* (G. Hartm.) Holmb., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Scirpus lacustris* L., виды рода *Typha* L.

Материал для изучения собран в Кировской и Ярославской областях. Некоторые детали структурной организации уточнены и дополнены по образцам в Гербариях SYKO, LE, MOSP, IBIW и гербарной коллекции кафедры биологии Вятского государственного гуманитарного университета.

Методология исследования определена представлениями о растении как морфологически непрерывном организме, все части

которого пространственно и физиологически связаны между собой и обособлены от других, признании растения как особой природной (биологической) системы. Поэтому биоморфологический анализ основывали на оценке строения и развития особей с позиций модульной организации [Савиных, Мальцева, 2008]. В основном сравнивали структуры на уровне двух категорий модулей: элементарных (междоузлие, узел, лист, почка или ее производные) и универсальных (одноосные побеги, формирующиеся в течение его моноподиального нарастания).

Основными методами исследования избраны классические: сравнительно-морфологический [Серебряков, 1964], ритмологический [Серебряков, 1949, 1954] и биоморфологический [Современные подходы..., 2008]. У растений зрелого генеративного онтогенетического состояния оценивали строение и развитие одноосных побегов, степень их структурно-функциональной зональности в сравнении с таковой у трав мезофитов [Борисова, Попова, 1990], способы формирования побеговых систем, тип и механизм морфологической дезинтеграции [Ценопопуляции..., 1976]. Основная жизненная форма – габитус растения в зрелом генеративном онтогенетическом состоянии – охарактеризована в соответствии с предложенным ранее алгоритмом [Савиных, 2003]. При выполнении рисунков использовали условные обозначения, представленные на рис. 1.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

По особенностям биоморфологии модельных видов выделили несколько групп растений.

**Моноподиально нарастающие розеточные короткокорневищные травы.** Модельные виды – *Butomus umbellatus* и *Scirpus lacustris*. Первые этапы онтогенеза *B. umbellatus* описаны А. Г. Лапиновым и В. А. Трусковым [1993]. Мы детально остановимся на характеристике побеговой системы этого растения. Она образована многолетними вегетативными побегами с листьями срединной формации у *B. umbellatus* и редуцированными у *S. lacustris* и моноциклическими ортотропными пазушными побегами-стрелками с терминальными

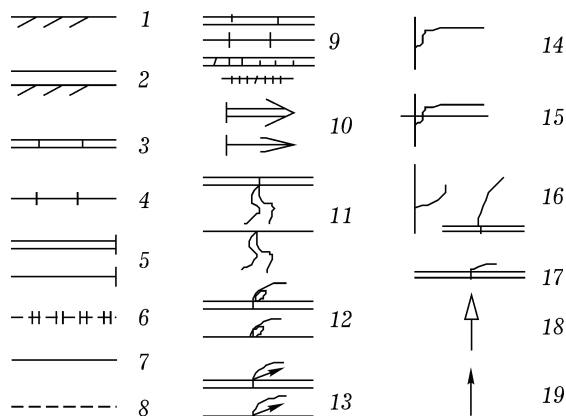


Рис. 1. 1 – уровень грунта; 2 – уровень воды; 3 – многолетние части побегов; 4 – однолетние части побегов; 5 – обрыв; 6 – повторение элементов того же строения; 7 – живые части побегов; 8 – отмершие части побегов; 9 – метамеры побегов с длинными и короткими междоузлиями; 10 – верхушечные почки побегов; 11 – придаточные корни; 12 – пазушные почки; 13 – боковые побеги; 14 – погруженный лентовидный лист; 15 – плавающий лист; 16 – воздушный лист; 17 – чешуевидный лист; 18 – соцветие; 19 – вегетативный побег

соцветиями (рис. 2). В целом эти системы подобны полициклическим поликарпическим розеточным плагиотропным побегам с моноподиальным нарастанием и рассеянным ветвлением у трав мезофитов – *Geum rivale* L., *Alchemilla vulgaris* L. и т. п. У *B. umbellatus* и *S. lacustris* также не все пазушные почки преобразуются в побеги. Из 8–10 метамеров годичного прироста только 2–3(4) содержат генеративные и 1–2 вегетативные боковые розеточные побеги. После отмирания листьев и цветоносных побегов остается утолщенная осевая часть вегетативного побега, которая входит в состав эпигеогенного корневища. Длительное моноподиальное нарастание побега сопровождается ранним (как правило, на следующий год) отмиранием базального участка. Дезинтеграция особей полная нормальная неспециализированная. Большое число придаточных корней обеспечивает связанность партикул. Моноподиальное нарастание и рассеянное ветвление способствуют формированию неявнополицентрической биоморфы. Эти растения, однажды заняв территорию, в течение длительного времени удерживают ее из-за небольших размеров годичных приростов эпигеогенных корневищ и укоренения. Отличаются *B. umbellatus* и

*S. lacustris* от моноподиально нарастающих розеточных трав мезофитов более ранней морфологической дезинтеграцией, что позволяет относить их к малолетникам вегетативного происхождения.

**Симподиально нарастающие полурозеточные травы.** Эта группа представлена *Alisma plantago-aquatica* [Савиных, Лелекова, 2006; Лапиров, 2014]. Побеговая система растения формируется за счет сменяющихся во времени монокарпических ортотропных полурозеточных побегов. Главный побег ди- или трициклический, последующие – с учетом фазы почки моно- и дициклические. Одновременно с началом цветения исходного побега развивается пазушная почка метамера под соцветием, и за счет акросимподиального нарастания образуется первый побег замещения в водно-воздушной системе особи (рис. 3). Ось первого соцветия в результате смещается вбок и принимает вид пазушного моноциклического генеративного побега, подобного побегу-стрелке растений описанной ранее группы. После развертывания 5–6 метамеров с ассимилирующими листьями срединной формации у побега  $n + 1$  порядка в этой системе вновь формируется терминальное метельчатое соцветие. Одновременно почка в пазухе ближайшего ко второму соцветию листа реализуется в побег замещения следующего порядка ветвления. В конце вегетационного периода в пазухе листа верхнего вегетативного метамера у этого побега (последнего в системе) закладывается почка возобновления. Она надежно защищена влажными листьями, содержит 10–12 листовых зачатков [Лапиров, 2014]. В результате, на основе дициклического монокарпического побега за один вегетационный период формируется 3–4-членный симподий из полурозеточных моноциклических ортотропных монокарпических побегов. Сформировавшаяся таким образом система побегов значительно увеличивает энергию семенного размножения и ассимилирующую поверхность особи. Стебли розеточных участков паренхиматизируются и утолщаются до 1–3 см в диаметре, втягиваются в грунт придаточными корнями.

Растение остается моноцентрическим в течение первых трех лет жизни. Позднее полностью отмирает базальная часть системы главного побега. В результате формиру-

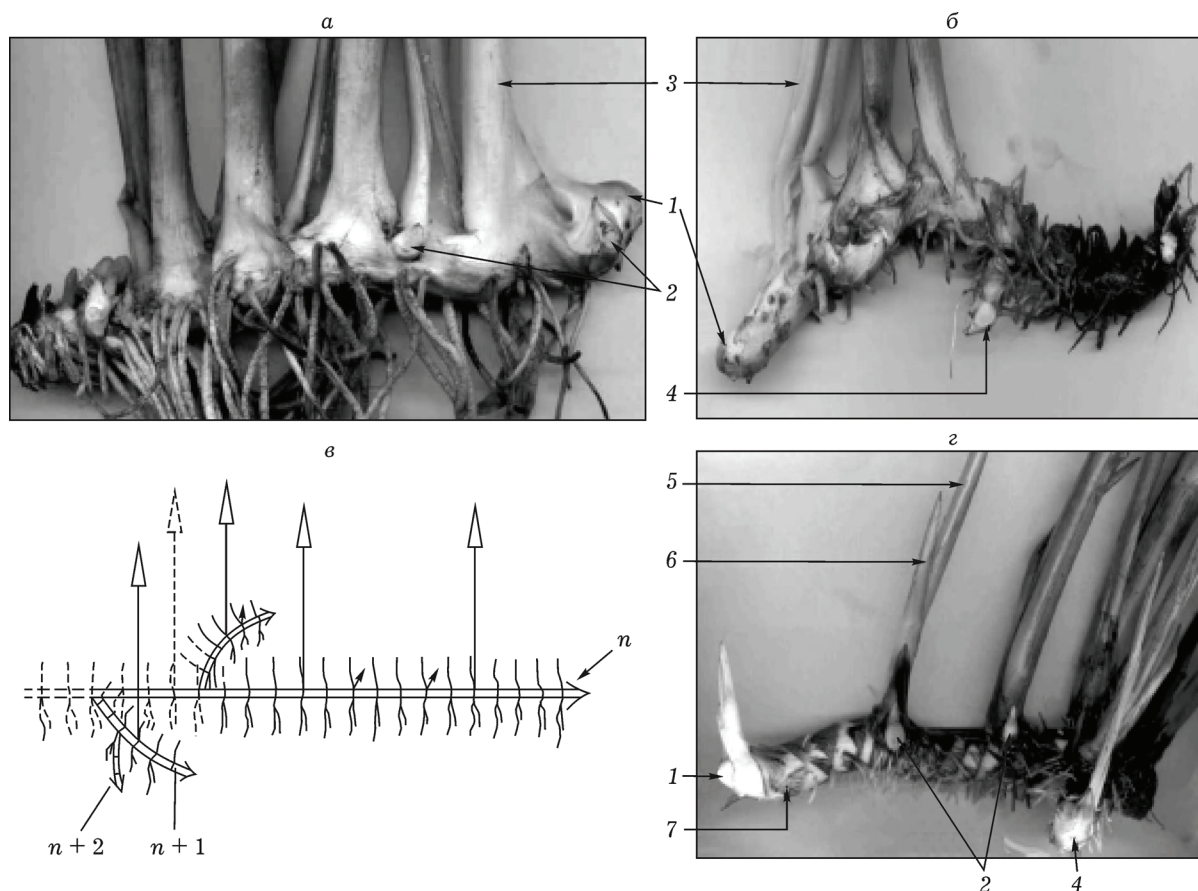


Рис. 2. Фрагменты побеговых систем: а, б, в – *Butomus umbellatus* (июнь 2004 г.); з – *Scirpus lacustris* (июль 2004 г.). 1 – верхушечная почка полициклического побега; 2 – пазушные почки; 3 – ассимилирующие листья; 4 – побег  $n + 1$  порядка; 5 – основание генеративного побега; 6 – редуцированный ассимилирующий лист; 7 – чешуевидный лист метамера побега  $n$ -го порядка;  $n, n + 1, n + 2$  – порядки ветвления побегов

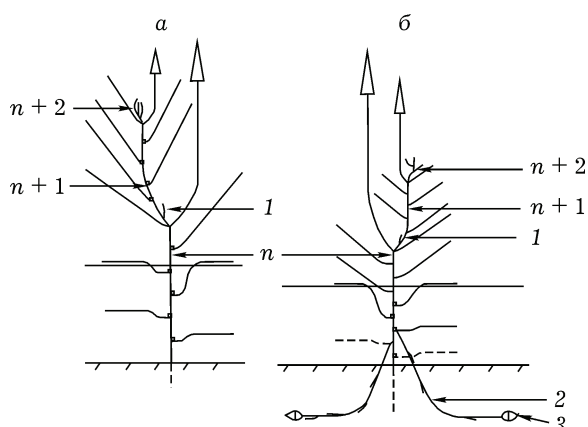


Рис. 3. Побеговые системы (узлы для наглядности расставлены): а – *Alisma plantago-aquatica*; б – *Sagittaria sagittifolia*. 1 – профили; 2 – столоны; 3 – клубень;  $n, n + 1, n + 2$  – побеги замещения последовательных порядков

ется структура, все партикулы которой переплетены большим числом придаточных корней. Она имеет единый центр воздействия на среду, моноцентрическая в виде компактного клона. Продолжительность жизни особей, с учетом фазы клона, – не более пяти лет. Наши данные подтверждены детальными исследованиями онтогенеза этого растения А. Г. Лапириным [2014]. Таким образом, *A. plantago-aquatica* – моноцентрическое короткокорневищное малолетнее растение с однолетними в водно-воздушной части акросимподиальными системами монокарпических побегов 3–4-х порядков ветвления и высокой энергией семенного размножения.

**Симподиально нарастающие полурозеточные клубнеобразующие травы.** Модельный вид – *Sagittaria sagittifolia* [Современ-

ные подходы..., 2008]. В генеративном состоянии особи представлены полурозеточными монокарпическими побегами. В грунте располагаются многочисленные стеблеродные придаточные корни и редко ветвящиеся столоны с верхушечными клубнями. Монокарпические побеги развиваются в течение двух вегетационных сезонов (см. рис. 3). В первый год из пазушных почек 4–7 длинночерешковых ассимилирующих листьев побега развиваются шнуровидные экстравагинальные столоны – вторая после почки фаза в развитии монокарпического побега – промежуточная [Серебряков, 1959]. Столоны прорывают влагалище листа и уходят в грунт на глубину до 10–15 (30) см. После этого они нарастают параллельно его поверхности, достигая в длину 0,2–0,5 м [Алябышева и др., 2000]. В это время растение из моноцентрического становится явнополицентрическим. На верхушках столонов формируются клубни с верхушечной почкой. Они сине-фиолетовые, длиной 0,5–1,5 (2,5) см и шириной до 1 (2) см, состоят из двух метамеров с короткими утолщенными междоузлиями и крупными бесцветными, полностью покрывающими клубень чешуевидными листьями. Шиловидная верхушечная почка длиной до 2 см и в диаметре 0,2–0,3 см содержит 8–10 листовых зачатков, покрыта тонкими светлыми чешуевидными листьями длиной до 4,5 см. Поэтому третья фаза в развитии монокарпического побега *S. sagittifolia* также промежуточная – клубень. Полицентричность особи продолжается недолго – до отмирания столонов и отделения клубней – специализированных диаспор. В этом виде вновь как моноцентрическое растение, потомки существуют в течение периода покоя. С началом весны трогается в рост верхушечная почка перезимовавшего клубня. Первыми формируются 3–4 геофильных метамера ортотропного участка с чешуевидными листьями и длинными (до 8–15 см) междоузлиями. Это также промежуточная фаза в развитии монокарпического побега *S. sagittifolia*. С выходом почки на поверхность субстрата образуются, как правило, девять метамеров с короткими междоузлиями и ассимилирующими подводными и плавающими листьями и терминальное соцветие. Простая или слабо разветвленная брактеозная кисть завершает

развитие побега  $n$ -го порядка. Он быстро проходит фазы вегетативного ассимилирующего и бутонизации.

Одновременно с развитием соцветия почка в пазухе листа верхнего вегетативного метамера побега, как и у *A. plantago-aquatica*, трогается в рост. Образуется ортотропный полурозеточный вегетативно-генеративный побег  $n + 1$  порядка (см. рис. 3). Первый лист его представлен профиллом. Последующие шесть метамеров имеют воздушные длинночерешковые листья с треугольно-стреловидной листовой пластинкой. Из пазушных почек побега  $n + 1$  порядка реализуется только почка верхнего вегетативного метамера. В результате формируется побег замещения следующего порядка. Он вегетативный, с неполным циклом развития, имеет профилл и 2–3 воздушных листа. Это подтверждают данные И. С. Кривохарченко и П. Ю. Жмылева [1996] о формировании у *S. sagittifolia* в течение вегетационного сезона трехчленной акросимподиально нарастающей побеговой оси. Эта система структурно, функционально и по ритму развития аналогична однолетней побеговой системе *A. plantago-aquatica*. В отличие от последней, у *S. sagittifolia* она нацело отмирает в конце вегетационного сезона без сохранения базального участка. Поэтому растение отнесено к однолетникам вегетативного происхождения. Способ образования потомков и расселение особей преимущественно вегетативные. Запасные вещества откладываются только в осевой части специализированной диаспоры.

В развитии побега выделяются следующие фазы: почка – промежуточная 1 (геофильный диагеотропный побег) – промежуточная 2 (клубень) – промежуточная 3 (геофильный апогеотропный побег) – вегетативного ассимилирующего – бутонизации, цветения, плодоношения. В дальнейшем формируются моноциклические монокарпические силлептические побеги без промежуточных фаз из почек, развивающихся без периода покоя. Это можно оценить как пролонгацию в развитии монокарпического побега. Повышенное увлажнение способствует более раннему отмиранию базальных участков побегов, укорачивая жизнь целой особи. Образование новых побегов замещения, увеличивая площадь ассимилирующей поверхности, а также чис-

ло репродуктивных структур, формирующихся за один вегетационный период, повышает энергию семенного размножения особи, компенсируя сокращение ее жизни. Поликарпичность растения в целом при монокарпичности отдельных рамет (вегетативных потомков) в данном случае гарантирована еще и формированием специализированных диаспор. В развитии раметы чередуются две фенобиоморфы (терминология по: [Хохряков: Современные подходы..., 2008]) – габитус растения в определенном фенологическом состоянии – моноцентрическая (диаспора – клубень, вегетативно-генеративное растение до образования столонов) и явнополицентрическая (вегетативно-генеративное растение со столонами и клубнями на их верхушках) – моноцентрическая (диаспора – дочерний клубень) и т. д. В виде смен таких состояний растение как однолетник вегетативного происхождения существует практически бесконечно.

**Симподиально нарастающие длиннокорневищные травы.** Представлены *Glyceria maxima*, *Phragmites australis*, видами рода *Typha*, *Sparganium emersum*.

Основу побеговой системы особей *Ph. australis* составляют озимые и/или моноциклические удлиненные анизотропные монокарпические побеги и побеги с неполным циклом развития. Их геофильные участки длиной 0,5–0,8 м с щетиневидными листьями нарастают, как правило, горизонтально или под небольшим углом к поверхности грунта. Стеблеродные придаточные корни отходят от узлов почти всех метамеров этого участка побега. Резиды – геофильные базальные участки монокарпических побегов в составе гипогенного симподиально нарастающего корневища – отмирают на 3–4-й год жизни (иногда позднее) с проксимального конца. Морфологическая дезинтеграция полная нормальная специализированная.

Судьба пазушных почек монокарпического побега различна. На участке геофильного побега они реализуются постепенно в течение нескольких лет, поэтому ветвление у этого растения растянуто во времени. Часть почек трогаются в рост без периода покоя, образуются силлептические вегетативно-генеративные и вегетативные побеги, обеспечивая итеративное ветвление и значитель-

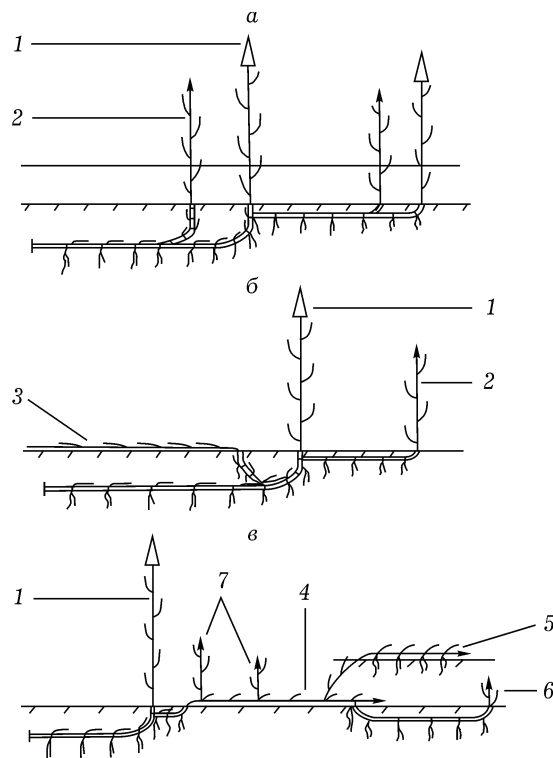


Рис. 4. Фрагменты побеговых систем *Phragmites australis*: а – на глубине 0,1–1,5 м; б – на сухом грунте; в – в условиях избыточного увлажнения. 1 – монокарпический анизотропный удлиненный побег  $n$ -го порядка; 2 – побег с неполным циклом развития; 3 – не укореняющаяся плеть  $n + 1$  порядка; 4 – укореняющаяся плеть  $n + 1$  порядка; 5 – укореняющаяся плеть  $n + 2$  порядка; 6 – анизотропный побег  $n + 2$  порядка; 7 – ортотропные вегетативные побеги  $n + 2$  порядка

ное увеличение ассимилирующей поверхности растения. Некоторые почки функционируют как типичные почки возобновления и спящие. Почки в пазухах ассимилирующих листьев развиваются редко, только при снижении уровня воды, полегании и укоренении вслед за этим надземных участков побегов. При этом формируются удлиненные (до 5–15 м) стелющиеся вегетативные побеги – плети [Дубына и др., 1993], укореняющиеся в узлах (рис. 4).

Из пазушных почек этих плетей образуются удлиненные ортотропные и анизотропные побеги. Они укореняются, могут полегать и ветвиться. Подобное развитие побеговых систем возможно и на достаточно влажном грунте. По нашему мнению, эти структуры после морфологической дезинтеграции способствуют вегетативному разрастанию,

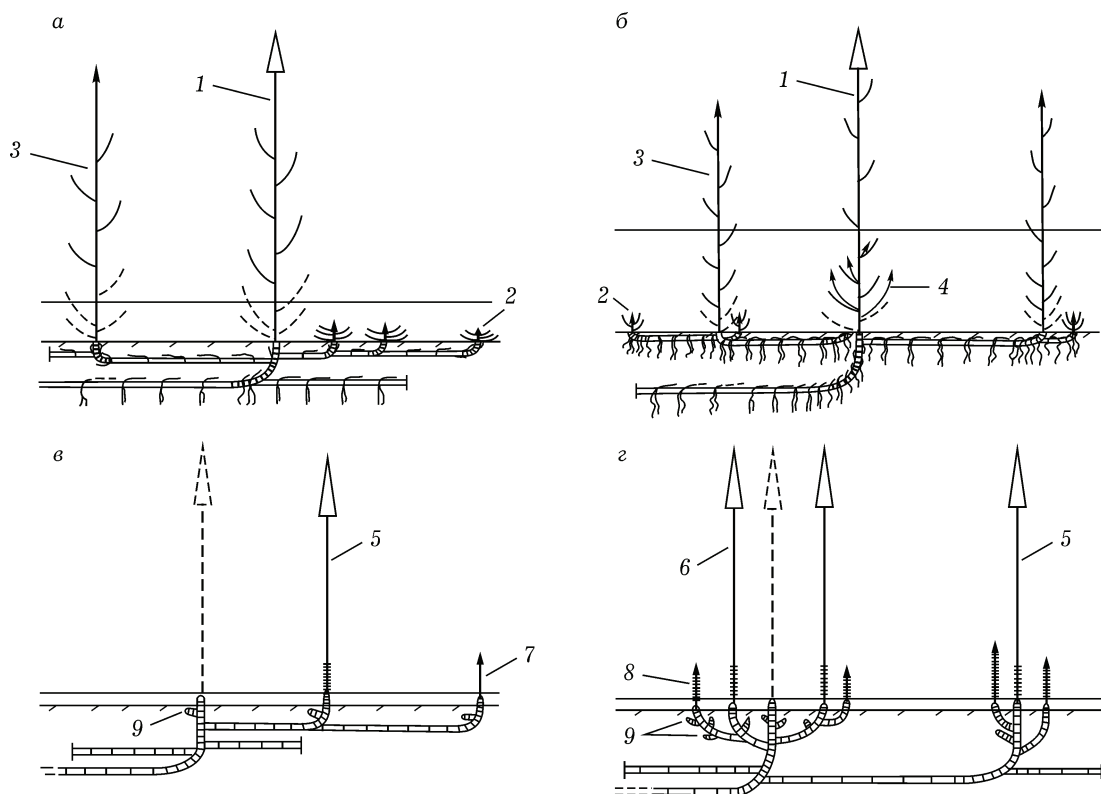


Рис. 5. Фрагменты побеговых систем: а – *Glyceria maxima* (на глубине 0,1–0,2 м или в избыточно увлажненной почве); б – *G. maxima* (на глубине 0,6–0,8 м); в – *Typha latifolia*; г – *Typha angustifolia*. 1 – вегетативно-генеративный среднерозеточный побег  $n$ -го порядка; 2 – озимые побеги; 3 – анизотропный экстравагинальный побег  $n + 1$  порядка с неполным циклом развития; 4 – апогеотропный интравагинальный дициклический побег  $n + 1$  порядка; 5 – диагеотропный монокарпический побег; 6 – апогеотропный вегетативно-генеративный побег; 7 – диагеотропный вегетативный побег; 8 – апогеотропный вегетативный побег; 9 – развивающиеся побеги

размножению особей и пополнению клона. К концу вегетационного периода надземные участки побегов всех типов полностью отмирают. Возобновляются растения в следующем году за счет развития побегов из спящих почек и почек регулярного возобновления на геофильных участках прошлогодних побегов.

В отличие от *Ph. australis* побеговые системы особей *G. maxima* формируются на основе анизотропных среднерозеточных монокарпических побегов и побегов с неполным циклом развития (рис. 5). У особей этого вида почки в пазухах чешуевидных листьев метамеров геофильного участка побега (с длинными междуузлиями), в большинстве своем, не трогаются в рост. Этот участок подобен нижней зоне торможения монокарпических побегов трав мезофитов. Из почек метамеров дуги побега, образующейся при переходе его от горизонтального роста к вертикальному

(соответствует зоне возобновления монокарпических побегов трав мезофитов), формируются побеги с неполным циклом развития и геофильным участком, подобным таковому у исходного побега. В результате этого ветвления развивается побеговая система 4–5 и более порядков. Побеги последних порядков ветвления розеточные – фаза вегетативного ассимилирующего побега в развитии дициклических монокарпических.

При укоренении побегов, возникших в ходе итеративного ветвления, образуется несколько дополнительных центров закрепления, значительно увеличивается площадь ассимилирующей поверхности особи.

Из почек в пазухах листьев срединной формации образуются интравагинальные удлиненные ветвящиеся вегетативные побеги, которые наплывают на водную поверхность или стелются по субстрату после спа-

да воды. В результате площадь вблизи исходного монокарпического побега ( $n$ -го порядка) также занята. Освоение территории идет в два этапа и в двух средах: разрастание за счет геофильных участков в грунте и укоренения побегов, сформировавшихся в толще воды. Отдельные фрагменты таких систем в результате травматической партикуляции отрываются и переносятся течением на значительные расстояния. Укореняясь в последующем, они развиваются самостоятельно, обеспечивая расселение и вегетативное воспроизведение растений.

Таким образом, у *G. maxima* наблюдается горизонтальное и вертикальное, одновременное и неоднократное занятие пространства, увеличение числа центров закрепления за счет итеративного ветвления в грунте и в воде, образование неспециализированных вегетативных диаспор. Эти признаки, наблюдающиеся у гелофитов, в большей степени реализуются у трав гидрофитов.

Виды рода *Typha* представлены явнополицентрическими растениями. Центры воздействия на среду у *T. angustifolia* – парциальные кусты, у *T. latifolia* – отдельные монокарпические побеги, редко – малоосные парциальные кусты из нескольких таких побегов (см. рис. 5). Они ди- и трициклические полурозеточные с геофильными участками, в зависимости от положения в пространстве апогеотропные и диагеотропные. Первые многочисленны, развиваются из морфологически верхних почек розеточного участка исходного побега, с меньшим числом метамеров геофильной части, растут вертикально вверх, входят в состав парциального куста. Вторые – немногочисленны, образуются из морфологически нижних почек розеточного участка, растут параллельно поверхности в грунте, содержат 6–7 (8) метамеров с длинными междоузлиями, достигают в длину 1,5 м (и более) и в диаметре 2–3 см. Они служат для разрастания особи, являются только коммуникационными структурами: побеги из их пазушных почек не развиваются. За счет ежегодного развития побегов замещения из почек (в том числе спящих) розеточного участка исходного побега зона возобновления подобна таковой у видов рода *Sparganium* и имеет “этажное” строение. После отмирания

надземного участка вегетативно-генеративного побега геофильные участки становятся резиды утолщенных симподиально нарастающих гипогенных корневищ.

Побеги *T. latifolia*, как правило, однотипные: диагеотропные дициклические полурозеточные монокарпические (см. рис. 5). Геофильные участки состоят из 12–14 метамеров с длинными междоузлиями. Только иногда их длина резко сокращается, и формирующиеся побеги становятся апогеотропными. Поэтому многолетние побеговые системы в грунте представлены симподиальным гипогенным корневищем из серии резидов последовательных порядков ветвления. Полная нормальная специализированная дезинтеграция за счет фрагментации корневищ приводит к обособлению элементов симподия и вегетативному размножению особи.

Таким образом, для этих растений характерно, с одной стороны, сохранение структурной организации и наличие продолжительной фазы вторичной деятельности [Серебрякова, 1971] в развитии побега, как у трав мезофитов, с другой, преждевременное (раньше перехода побега в фазу цветения и плодоношения) образование побегов возобновления, пролонгированная фаза вегетативного ассимилирующего побега и последующее по меньшей мере двукратное одновременное заселение одной территории.

Биоморфологии *Sp. emersum*, кроме наших работ [Савиных, Лелекова, 2006; Современные подходы..., 2008], посвящены исследования Е. А. Белякова и А. Г. Лапирова [2010]. Это явнополицентрическое растение, коммуникационные структуры которого представлены геофильными участками разновозрастных монокарпических побегов, а не резидов, как это свойственно травам мезофитам и, по видимому, видам рода *Typha*. Развитие побеговой системы *Sp. emersum* отличается рядом особенностей. Полицентричность особи достигается за счет итеративного ветвления и сохранения в течение нескольких лет утолщенных в основании надгрунтовых частей ди- и трициклических полурозеточных анизотропных монокарпических побегов. Из пазушных почек клубневидной структуры этих побегов ежегодно до начала бутонизации образуются боковые побеги замещения. В ре-



зультате так же, как у *Typha*, возможно неоднократное освоение одной территории и “этажное” строение розеточных участков.

Рассматривая длительность жизни побегов в составе отдельной раметы и период ее морфологической целостности, определяем *Sp. emersum* как малолетник вегетативного происхождения. От однолетников вегетативного происхождения его отличает большая длительность жизни геофильных коммуникационных участков и клубневидной структуры, а от типичных многолетних трав мезофитов – итеративное ветвление и отсутствие настоящего симподиального гипогеегенного корневища из резидов последовательных порядков ветвления.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ биоморфологии модельных видов в сравнении с травами мезофитами позволяет отметить следующие адаптивные особенности гелофитов.

Побеговые системы формируются двумя основными способами. При моноподиальном нарастании побеги (*B. umbellatus* и *S. lacustris*) дифференцированы по функциям и длительности нарастания на вегетативные многолетние осевые и однолетние генеративные боковые. Изменений структурной организации нет, но уменьшается длительность жизни базальных участков. Морфологическая дезинтеграция более ранняя. При одновременном укоренении вслед за нарастанием повышается автономность каждого годового прироста. Партикулы компактного клона в течение продолжительного времени удерживают занятую территорию. Такая структурная организация позволяет произрастать особям этих видов в условиях меняющегося уровня воды, высокой скорости ее течения в половодье.

Симподиальное нарастание побеговых систем реализуется у гелофитов несколькими путями. Как и у мезофитов, это – образование ежегодных моно-, ди- и трициклических монокарпических побегов замещения из почек возобновления. В условиях повышенной влажности и достаточной теплообеспеченности летом у этих растений формируются, кроме того, силлептические побеги замещения. В результате у *A. plantago-aquatica* и

*S. sagittifolia* розеточный участок в основании особи представляет собой симподий 3–4 последовательных порядков ветвления. Подобная система формируется у трав мезофитов в течение нескольких лет. Такая пролонгация в развитии монокарпического побега обеспечивает растянутое половое размножение и прорастание семян, семенное поддержание популяций, компенсирует недолгую жизнь особей, как у *A. plantago-aquatica*, на мелководьях.

По числу плодоношений гелофиты являются поликарпиками. Однако по длительности жизни они редко типичные многолетники с длительно живущими геофильными участками и резидами гипогеегенных корневищ. Условия повышенной влажности стимулируют более раннюю морфологическую дезинтеграцию особей. У этих растений отчетливо проявляется тенденция к малолетности. Структуры отделяющихся жизнеспособных частей представлены чаще неспециализированными диаспорами. Это обычно укореняющиеся верхушки удлинённых лежащих, плавающих, ползучих побегов (*G. maxima*) и укореняющиеся розеточные побеги (*Ph. australis*). Только у стрелолиста имеются специализированные диаспоры – клубни. При этом у всех накапливаются питательные вещества в оси розеточных побегов, нарастающих и моноподиально (*B. umbellatus*), и симподиально (*A. plantago-aquatica*, *Sp. emersum*).

Особое значение для гелофитов имеет закрепление в субстрате. Это обеспечивается разными способами и определяется длительностью жизни семенных особей и их вегетативных потомков. Недолго живущие симподиально нарастающие поликарпики (*A. plantago-aquatica*) с семенным образованием потомков существуют в виде целостных особей или компактных клонов. В отличие от них у однолетников вегетативного происхождения со специализированными диаспорами (*S. sagittifolia*) в развитии особей чередуются фенобиоморфы моноцентрического и явнополицентрического растения. Эта тенденция еще в большей степени проявляется у гидрофитов, как у *Hydrocharis morsus-ranae* L. [Современные подходы..., 2008].

У растений с полурозеточными монокарпическими побегами почки в зоне возобновления реализуются последовательно в тече-

ние нескольких лет. Поэтому каждый год растение вновь осваивает занятую территорию. Каждый центр закрепления функционирует как организующее начало в течение нескольких лет, а побеговая система приобретает вид “этажной” (*Sp. emersum* и виды *Турфа*).

Разновременное развитие побегов из почек монокарпического побега, отмеченное для всех рассмотренных растений, мы оцениваем как гетерохронию [Савиных, 2015]. Это было подхвачено естественным отбором, видимо, потому, что большая часть вегетативной массы растений отмирает в конце вегетационного сезона и/или уносится половодьем, а территория остается свободной.

Внутригрунтовые побеговые структуры у гелофитов аналогичны таковым у трав мезофитов: эпи- и гипогегенные корневища, столоны, клубни. Корни преимущественно стеблеродные придаточные. Особыми являются утолщенные клубневидные образования у *Sp. emersum* [Беляков, Лапиров, 2010]. Они подобны стеблеродному запасующему органу *Rorippa amphibia* (L.) Bess., описанному нами [Шабалкина, Савиных, 2012] – розеточному базальному участку полурозеточного побега с листьями срединной формации и утолщенной осью.

Наличие у гелофитов специализированных структур для разрастания (столонов и длинных геофильных участков монокарпических побегов) способствует увеличению числа центров закрепления, повышению степени автономности отдельных побегов при их укоренении и расселению растений. Это особенно важно для высокотравных гелофитов. Кроме того, у них благодаря развитию побегов из большей части пазушных почек водной и плавающей частей происходит также разновременное освоение одной территории: за счет итеративного ветвления в грунтовой части с образованием дополнительных центров закрепления и ветвления водной и водно-воздушной частей побегов. Произвольно отделившиеся такие вегетативные участки представляют собой функционально неспециализированные диаспоры для вегетативного размножения и расселения.

Указанные биоморфологические особенности обеспечивают гелофитам увеличение скорости жизненного цикла исходных особей, развитие их по преимущественно неполно-

му типу онтогенеза [Жукова, 1995] с выпадением стадий постгенеративного периода и существование вегетативных потомков в генеративном периоде в виде клонов, особенно у растений с явнополицентрическими биоморфами. У всех описанных групп наблюдается тенденция к сокращению длительности жизненных рамок при удлинении полного онтогенеза растения с сохранением его поликарпичности.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При моноподиальном нарастании побеговых систем у гелофитов сохраняется структурная организация особей с более ранней морфологической дезинтеграцией.

Благодаря акросимподиальному нарастанию побеговых систем в водно-воздушной сфере в течение одного вегетационного сезона увеличивается энергия семенного размножения и площадь ассимилирующей поверхности особи.

Развертывание большей части почек удлиненных частей побегов с одновременным их укоренением способствует появлению неспециализированных вегетативных диаспор (*G. maxima*); у розеточных участков – неоднократное заселение территории (*Sp. emersum*).

При сохранении поликарпичности растений наблюдается тенденция к малолетности семенных особей и их вегетативных потомков. Сокращение продолжительности жизни партикул компенсируется запасанием питательных веществ в их осевых частях.

Увеличение числа центров закрепления за счет итеративного ветвления, повышение автономности монокарпических побегов и изменения в их развитии (*S. sagittifolia*) также способствуют возникновению малолетников.

Низкотравные гелофиты характеризуются компактностью особей, формированием сложных побеговых систем в водно-воздушной части, сохранением двух типов нарастания. Высокотравные гелофиты – итеративным ветвлением, возникновением полицентрических особей и автономностью их элементов. Низкотравный гелофит *Sp. emersum* сочетает признаки обеих групп.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 13-04-01057).

## ЛИТЕРАТУРА

- Алябышева Е. А., Жукова Л. А., Воскресенская О. Л. Онтогенез стрелолиста стрелолистного // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола: МарГУ, 2000. Т. 1. С. 116–123.
- 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.
- Дубына Д. В., Сытник С. М., Тасенкевич Л. А. и др. Макрофиты – индикаторы изменения природной среды. Киев: Наук. Думка, 1993. 434 с.
- Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК “Ланар”, 1995. 224 с.
- Катанская В. М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Л.: Наука, 1981. 187 с.
- Кривохарченко И. С., Жмылев П. Ю. Стрелолист стрелолистный // Биологическая флора Московской области. М.: Аргус, 1996. Вып. 12. С. 4–21.
- Лапиров А. Г., Трусов В. А. Онтогенез *Butomus umbellatus* (Butomaceae). Развитие из семян в первый год жизни // Ботан. журн. 1993. Вып. 78, № 11. С. 45–53.
- Лапиров А. Г. Экологические группы растений водоемов // Гидробиология: методология, методы: мат-лы Школы по гидробиологии (пос. Борок, 8–12 апреля 2003 г.). Рыбинск: ОАО “Рыбинский Дом печати”, 2003. С. 5–22.
- Лапиров А. Г. Особенности онтогенеза частухи подорожниковой *Alisma plantago-aquatica* L. (Alismataceae) // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2014. № 1 (25). С. 66–89.
- Папченков В. Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 200 с.
- Папченков В. Г. О классификации растений водоемов и водотоков // Гидробиология: методология, методы: мат-лы Школы по гидробиологии (пос. Борок, 8–12 апреля 2003 г.). Рыбинск: ОАО “Рыбинский Дом печати”, 2003. С. 23–26.
- Раменский Л. Г. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сов. наука, 1956. 472 с.
- Савиных Н. П. О жизненных формах водных растений // Гидробиология: методология, методы: мат-лы Школы по гидробиологии (пос. Борок, 8–12 апреля 2003 г.). Рыбинск: ОАО “Рыбинский Дом печати”, 2003. С. 39–48.
- Савиных Н. П. Разнообразие почек и их роль в адаптациях трав сезонного климата // 50 лет без К. И. Мейера: XIII Московское совещание по филогении растений: мат-лы Междунар. конф. (2–6 февраля 2015 г., Москва). М.: МАКСПресс, 2015. С. 271–275.
- Савиных Н. П., Лелекова Е. В. Цветорасположение у водных и прибрежно-водных растений // Мат-лы VI Всерос. школы-конф. по водным макрофитам “Гидробиология-2005” (пос. Борок, 11–16 октября 2005 г.). Рыбинск: ОАО “Рыбинский Дом печати”, 2006. С. 97–105.
- Савиных Н. П., Мальцева Т. А. Модуль у растений как структура и категория // Вестн. Твер. гос. ун-та. Сер. Биология и экология. 2008. Вып. 9. С. 227–234.
- Серебряков И. Г. Структура и ритм в жизни цветковых растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1949. Т. 54, вып. 2. С. 47–62.
- Серебряков И. Г. О методах изучения ритмики сезонного развития растений в стационарных геоботанических исследованиях // Учен. Зап. МГПИ им. В. П. Петкина. М., 1954. Т. 37, вып. 2. С. 3–20.
- Серебряков И. Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования // Там же. 1959. Т. 100. Вып. 5. С. 3–37.
- Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М., Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 148–208.
- Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., 1971. 360 с.
- Современные подходы к описанию структуры растений / под ред. Н. П. Савиных и Ю. А. Боброва. Киров: ООО “Лобань”, 2008. 355 с.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 217 с.
- Шабалкина С. В., Савиных Н. П. Биоморфология *Rorippa amphibia* (Brassicaceae) // Раст. ресурсы. 2012. Т. 48, вып. 3. С. 315–325.

## Biomorphological Adaptations of Helophytes

N. P. SAVINYKH, S. V. SHABALKINA, E. V. LELEKOVA

Vyatka State University of Humanities  
610007, Kirov, Lenin str., 198  
E-mail: botany@vshu.kirov.ru

Nine species of helophytes were described using the systematic approach: *Alisma plantago-aquatica*, *Butomus umbellatus*, *Sagittaria sagittifolia*, *Sparganium emersum*, *Glyceria maxima*, *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *Typha latifolia*, *T. angustifolia*. The species were divided into four groups according to their characteristics: monopodial rosette plants with a short rhizome, sympodial semirosette plants with a short rhizome, sympodial semirosette tuberous plants, sympodial plants with a long rhizome. It was determined that maternal individuals and vegetative offsprings of polycarpic plants tended to become short-lived. This tendency was implemented in different ways.

**Key words:** ecological type, air-water plants, helophyte, life form, shoot, bud, adaptation.