

УДК 581.4

ПОБЕГОВАЯ СИСТЕМА ХВОЩЕЙ (*EQUISETUM* L. S.L.) И ЕЕ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

В.Э. Скворцов

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва

*Исследованы закономерности формирования и изменчивость побеговой системы у всех видов хвощей (*Equisetum* L. s.l.) мировой флоры. Рассмотрены особенности подземного и надземного ветвления и их соотношение в парциальных кустах, а также морфологическая и топологическая дифференциация побегов на стебли и веточки. Показана возможность объединить эти параметры, особенно в связи с их возможным использованием в таксономии*

Хвощи (род *Equisetum* L. s.l.) – единственный современный представитель отдела Equisetophyta – древней и сильно обособленной группы сосудистых растений со своеобразной морфологией. Особое внимание морфологов и систематиков привлекает тот факт, что при чрезвычайном сходстве строения всех побегов, как надземных, так и подземных, хвощи очень разнообразны по своему габитусу, форме роста и жизненным формам, причем это разнообразие очень велико не только внутри рода, но и в пределах каждого вида, что порождало и продолжает порождать большие таксономические трудности. Достаточно сказать, что одних только видов у *Equisetum* в разное время было описано более 100, а число подвидов, разновидностей и форм, описанных для некоторых полиморфных видов, может составлять от 40 до 60. Следует также иметь в виду, что хвощи в природе образуют обширные вегетативные клоны, охватывающие до десятков тысяч побегов, и даже в пределах одного клона могут встречаться особи, уровень морфологических различий между которыми может восприниматься как видовой, если не знать истинных масштабов изменчивости в этой группе.

Важно, что почти все это разнообразие базируется на очень скупом наборе признаков. Все хвощи – травянистые растения с членистыми побегами, имеющими полые удлиненные ребристо-бороздчатые междоузлия и сильно редуцированные мутовчатые листья («листовые зубцы»), сросшиеся в нижней части в общую трубку (влагалище). Корневища устроены принципиально так же, как и надземные побеги, отличаясь отсутствием устьиц и хлорофилла и немногими количественными признаками (например, относительной шириной центральной полости стебля). Основой вегетативного клона является глубоко залегающее длинное и толстое горизонтальное корневище, от которого отходят вертикальные (ортогортные) корневища, которые, в свою очередь, ветвятся под землей, давая дополнительные вертикальные ветви или вторичные, более тонкие, горизонтальные корневища. На уровне почвы вертикальные корневища образуют зону кущения, формирующую парциальные кусты, которые насчитывают иногда до сотни надземных побегов. Из-за редуцированности листьев основное, что бросается в глаза при морфологическом сравнении видов или форм – это различия по характеру и густоте ветвления, по длине, толщине и направлению роста побегов и по габитусу парциальных кустов, т. е., собственно, по архитектуре побеговой системы. В ряде случаев они таксономически значимы, в других случаях – нет.

Хотя морфологическое разнообразие *Equisetum* было предметом трех крупных монографий и целого ряда отдельных статей и обзоров (см., например, [1; 3 – 6]), ни общие закономерности формирования их побеговых систем, ни возможность классифицирования видов в таком аспекте до сих пор не изучались. Это и стало задачей наших исследований. Были изучены все общепризнанные виды мировой флоры, хотя наблюдения в природе

и анализ массового материала были возможны только для отечественных видов (их список дан в [2]). Таксономические выводы (т. е. какие признаки побеговых систем хвощей пригодны, а какие непригодны в таксономии), вместе с оригинальным диагностическим ключом, уже были опубликованы нами ранее [2]. Здесь же целенаправленно излагаются закономерности, определяющие разнообразие побеговых систем у различных видов, и в первую очередь два главных аспекта: характер надземного и подземного ветвления в парциальных кустах и дифференциация побегов на стебли и веточки.

Ветвление надземных побегов. В качестве модельного объекта рассмотрим *E. arvense*. Побеги наиболее привычного габитуса у этого вида представляют собой пример регулярного мутовчатого ветвления. Они имеют внизу несколько (5-12) метамеров, лишенных ветвей, затем идет зона ветвления, а на верхушке стебля обычно находится неветвистый «хвостик» из 2-6 метамеров. Для данного типа ветвления характерны: симметричность, одинаковая длина и толщина веточек в каждой мутовке и большое (6 – 20 и более, в зависимости от вида) число веточек на узле в средней части зоны ветвления.

Однако ветвление *E. arvense* очень изменчиво, вплоть до образования совершенно неветвистых побегов. Между регулярно ветвящимися и неветвящимися побегами существует серия постепенных переходов, где изменения затрагивают, то синхронно, то по отдельности, три основных параметра: 1) число узлов, несущих веточки; 2) число веточек на узле; 3) соотношение между размерами веточек на одном и том же узле. Если габитус побега теряет симметричность, возникает нерегулярный тип ветвления. Различия между регулярным и нерегулярным ветвлением условны. Так, обычно при нерегулярном ветвлении число веточек в мутовках не превосходит 6, но иногда встречаются и побеги с 3 – 5 веточками в мутовках, имеющие обширную и почти симметричную зону ветвления. У *E. arvense* регулярность ветвления подчиняется следующим закономерностям:

1. Более мощные побеги имеют более регулярное и равномерное ветвление.
2. Чем меньше веточек в мутовке, тем (при прочих равных) больше выражены различия по мощности между отдельными веточками.
3. Густота и равномерность ветвления, а также длина веточек, максимальны в средней части зоны ветвления. Кверху эти показатели постепенно уменьшаются, пока не дойдут до нуля, а книзу сперва почти не уменьшаются, но затем резко падают на границе с зоной неветвящихся метамеров.

У *E. arvense* возможно и усиление интенсивности ветвления выше обычного; оно выражается в следующем: 1) увеличение числа веточек в мутовках; 2) расширение зоны ветвления, вплоть до самого основания побега; 3) ветвление веточек. Однако в ряде случаев (см. ниже) два последних процесса наблюдаются и у слабо или умеренно ветвящихся побегов, а именно в случае сдвига границы между надземным побегом и корневищем.

Парциальный куст. Парциальные кусты *E. arvense* могут быть самого разнообразного облика: от мелких до очень крупных, от рыхлых до очень плотных, и с числом надземных побегов от 1 до 50 и более. Габитус и размеры побегов в пределах одного парциального куста также очень непостоянны. Оказывается, однако, что все разнообразие наблюдаемых форм зависит от относительной активности почек на небольшом числе узлов в основании парциального куста. Основные закономерности здесь таковы:

1. Число надземных побегов зависит от числа растущих почек в верхней части корневища, что коррелирует с его мощностью. Однако число на одном узле даже у самых мощных побегов ограничено, поэтому важно и то, сколько узлов корневища включено в процесс побегообразования, а это зависит от глубины залегания

корневища, так как активный рост почек характерен лишь для его поверхностных участков. Поэтому особенно многочисленны надземные побеги, если: **а)** узлы в верхней части корневища сильно сближены близ поверхности почвы (часто, но не обязательно, встречается при повреждении побегов); **б)** верхняя часть корневища залегает близ поверхности почвы горизонтально. Раскапывание растений показывает, что оба варианта встречаются регулярно.

2. Плотность парциального куста также зависит от числа активных почек (мощности) корневища, но, кроме того, и от длины междоузлий в области кущения: чем они короче, тем плотность выше.

3. Площадь парциального куста тем больше, чем длиннее плагиотропная часть корневища близ области кущения и чем больше число активных почек (мощность) корневища.

4. Различия по размеру и габитусу между побегами одного и того же парциального куста также зависят от числа активных почек (мощности) корневища (при значительном их числе между побегами возникает конкуренция за ресурсы и пространство) и, кроме того, от соотношения исходных размеров прорастающих почек.

Соотношение между подземным и надземным ветвлением. Строение парциального куста и габитус составляющих его побегов у *E. arvense* тесно связаны друг с другом и зависят от преобладания надземного или подземного ветвления. Здесь были выявлены следующие закономерности:

1. Чем сильнее доминирование верхушечной почки, тем меньше в парциальном кусте побегов и тем сильнее их морфологическая дифференциация. В пределе весь куст может быть образован единственным крупным побегом с густым надземным ветвлением.

2. Повреждение (гибель) верхушечной почки ведет к увеличению (часто резкому) числа побегов, площади и плотности парциального куста и к снижению морфологической дифференциации между его надземными побегами.

3. Усиление кущения ведет к появлению сходных между собой побегов и уменьшению у последних числа веточек в мутовках; ослабление же вызывает большую морфологическую дифференциацию побегов.

4. Побеги, возникающие из почек нижней стороны горизонтальных участков корневищ, развиты слабее, чем возникающие из почек на верхней стороне корневища. Поэтому в очень густых парциальных кустах часто выделяются целые группы более или менее сильных побегов.

5. При одновременном росте верхушечной и боковых почек корневища самые мелкие боковые побеги образуются на втором сверху узле; ниже их размеры возрастают, а затем (у ортотропных корневищ) могут опять убывать с увеличением глубины.

6. При отмирании верхушечной почки, наоборот, побеги замещения будут развиваться быстрее всего из второго сверху узла корневища и окажутся самыми мощными.

7. Мощность подземного побега не определяет характер ветвления. Мощные корневища могут образовывать как крупный одиночный побег, так и множество мелких. В каждом конкретном случае результат зависит от совокупности остальных перечисленных факторов.

Итак, у *E. arvense* чем слабее ветвление в подземной сфере парциального куста, тем более малочисленными, мощными и сходными между собой оказываются надземные побеги и тем регулярнее будет ветвление каждого из них. То есть надземное и подземное ветвления являются здесь конкурентными процессами, причем мощность корневища не дает преимущества какому-либо из них, а только усиливает

текущий процесс, подобно тому, как в химии катализатор не смещает равновесие реакции.

Граница между надземной и подземной системами побегов. Граница между корневищем и надземным побегом и у *E. arvense* очень подвижна. Нередки формы, где ветвление охватывает всю нижнюю часть побега до самого уровня почвы. При этом длина ветвей постепенно увеличивается сверху вниз, а число их соответственно уменьшается. На нижних узлах боковые побеги оказываются очень неравными по мощности, и самые крупные из них начинают сами ветвиться, становясь уменьшенной копией главного побега. Если эта система веточек засыпается подвижным субстратом (что регулярно происходит в природе), то она становится парциальным кустом, а нижняя часть побега приобретает анатомию корневища. Возможен и обратный процесс, когда обнаженная часть корневища анатомически превращается в стебель, несущий веточки, бывшие ранее побегами парциального куста. Таким образом, различия между ветвящимися от основания надземными побегами и парциальным кустом у *E. arvense* часто почти неуловимы и зависят лишь от того, где провести границу между стеблем и корневищем. Надземные побеги с мощным ветвлением внизу в средней части всегда ветвятся слабее, из-за чего побег приобретает характерное пирамидальное очертание. т. е. и здесь существует конкуренция между ветвлением центральной оси и ветвлением более развитых боковых ветвей.

Разнообразие в пределах рода. Показанные выше на примере *E. arvense* закономерности проявляются в полной мере у многих других видов (*E. bogotense*, *E. palustre*, *E. diffusum*, *E. telmateia*, *E. ramosissimum*, *E. fluviatile*). Для всех них характерна конкуренция между надземным и подземным ветвлением.

Иначе ведут себя *E. pratense* и *E. sylvaticum*. У обоих надземные побеги практически всегда имеют регулярное мутовчатое ветвление, а активное кущение в подземной сфере, напротив, отсутствует. Парциальные кусты состоят из малого числа побегов, последние мало различаются по мощности. Образование веточек при основании надземных побегов никогда не наблюдается, а ветвление веточек встречается только в средней части главного побега. По характеру ветвления и габитусу эти два вида очень консервативны. Можно считать, что конкурентные процессы у них полностью смещены в сторону регулярного надземного ветвления.

Третий случай представлен *E. hyemale* и *E. laevigatum*. Здесь нормой являются крупные неветвистые надземные побеги (веточки встречаются лишь изредка, они обычно не мутовчатые и сильно различаются по размерам). Мощность самих надземных побегов с наличием ветвления никак не связана. Конкуренция надземного и подземного ветвлений у этой пары тоже отсутствует, но на этот раз резко доминирует подземное ветвление.

Специфическую группу представляют *E. scirpoides* и *E. variegatum*. Надземные побеги этих видов выглядят неветвистыми, однако в основании их, именно в зеленой части, выше границы корневища, происходит регулярное образование веточек, причем почти всегда одиночных (изредка парных, но не мутовчатых). По размерам эти веточки могут быть слабее родительских побегов, а могут быть и сильнее. В подземной части ветвление происходит сходным образом, хотя изредка возникает и мутовчатое ветвление при повреждении верхушечной почки корневища. В последнем случае возникают более многочисленные и плотно сгущенные мелкие побеги, но характер их собственного ветвления не меняется. Этот тип ветвления можно назвать базальным. У *E. hyemale*, *E. laevigatum* и видов, подобных *E. arvense*, он встречается факультативно, а у *E. scirpoides* и *E. variegatum* он жестко закреплен.

Тропические хвощи, такие, как *E. giganteum*, *E. myriochaetum* и *E. debile*, все представляют собой тот же случай, что и *E. pratense* и *E. sylvaticum*, т. е. у них ясно доминирует ветвление в надземной сфере. Это доказывается не только изучением литературы и гербарных материалов, но и прямыми наблюдениями в природе за вечнозеленым субтропическим (Ю. Африка) хвощем *E. ramosissimum* var. *flagelliferum*,

обнаруженным нами в районе Сочи [7].

Итак, по характеру ветвления и его стабильности виды *Equisetum* принципиально делятся на 4 группы: 1) с ярким проявлением конкуренции между надземным и подземным ветвлением, 2) с резким преобладанием надземного ветвления, 3) с резким преобладанием подземного ветвления и 4) с облигатным базальным надземным ветвлением. Виды первой группы наиболее изменчивы в пределах рода, а наиболее стабильна морфология у второй группы.

Дифференциация надземных вегетативных побегов на стебли и веточки. У надземных побегов большинства видов *Equisetum* различают главный стебель (ниже – просто «стебель») и веточки. Однако из предыдущего раздела понятно, что побеги различного порядка у хвощей (особенно в группе 1), могут быть очень различны по длине, толщине и ветвлению. С другой стороны, не существует ни одного чисто морфологического критерия, общего для веточек у всех хвощей. Веточки в принципе устроены так же, как стебли, отличаясь от них малой толщиной. Но у одних видов даже небольшая разница в толщине побегов приводит к появлению качественных отличий, а у других, даже при очень большой разнице в толщине, различия остаются лишь количественными и нечеткими. Итак, веточки можно определять либо топологически (как побеги второго и более высокого порядков), либо морфологически: по малому числу (вплоть до 3) ребер, отсутствию центральной полости, большой площади, занимаемой ребрами на поперечном срезе и т.д. Однако эти два критерия часто не коррелируют между собой, кроме того, у многих видов существуют промежуточные типы побегов между типичной веточкой и типичным стеблем.

Для анализа данной проблемы нам потребовалось в первую очередь найти морфологический эталон веточек, но не абстрактно, а опираясь на конкретные виды, так, чтобы соблюдались следующие критерии: 1) веточки должны всегда отличаться от стебля топологически; 2) не должно быть переходных структур между стеблями и веточками; 3) веточки должны иметь качественные отличия от стебля. Таким условиям удовлетворяют только два вида – *E. sylvaticum* и *E. pratense*. У обоих очень консервативное регулярное надземное мутовчатое ветвление, а сами веточки представляют собой очень далеко зашедшую степень редукции целого ряда признаков:

1. Число ребер обычно фиксировано на 3, т.е. минимально.
2. Центральная полость всегда отсутствует.
3. Почти вся поверхность поперечного среза занята ребрами, центральная часть очень мала.
4. Профиль межреберных бороздок по структуре сильно отличается от такового у стебля.
5. Имеются ясные различия в микроскульптуре поверхности стебля и веточек.

Рассмотрим далее все виды рода, используя следующие три параметра: 1) максимальная степень морфологических различий между стеблем и веточками, наблюдаемая у данного вида; 2) наличие переходных структур между ними; 3) соответствие морфологии веточек описанному выше эталону.

Подрод *Equisetum*: У особей *E. arvense* с регулярным ветвлением веточки отличаются по морфологии от стеблей почти столь же сильно, как у *E. pratense* или *E. sylvaticum*. Но эта четкая картина полностью исчезает у форм с преобладанием подземного или базального ветвления, и, в пределе, парциальный куст может состоять из многочисленных неветвящихся побегов, представляющих собой типичные веточки, при полном отсутствии главного стебля. Кроме того, между базальным и регулярным мутовчатым ветвлением у *E. arvense* существуют все переходы, поэтому во многих парциальных кустах значительная часть побегов будет представлять собой структуры, промежуточные между стеблем и веточками и по числу ребер, и по диаметру, и по

анатомическому строению. У *E. telmateia* веточки также морфологически хорошо отличимы от стебля, хотя число ребер уже не минимально. Но и у этого вида существуют все переходы от регулярного надземного ветвления к базальному и подземному, впрочем, регулярное ветвление у *E. telmateia* гораздо обычнее, чем у *E. arvense*. Далее, *E. diffusum* близок по описанным критериям к *E. telmateia*, но у него ветвление гораздо более лабильно, и регулярно ветвящиеся формы составляют лишь небольшую часть всего разнообразия побегов. У *E. bogotense* различия между веточками и стеблем слабее, профиль ребер стебля и веточек то одинаковый, то различный. Изменчивость ветвления еще сильнее, чем у *E. diffusum*, и приближается к уровню *E. arvense*. У *E. palustre* веточки часто не отличаются качественно от стеблей (различия лишь в диаметре и в числе и длине ребер), но все же могут не иметь центральной полости. По ветвлению и наличию переходных форм между веточками и стеблем этот вид ведет себя так же, как *E. arvense*. У *E. fluviatile* веточки качественно неотличимы от стеблей. Ветвление очень разнообразно, имеются все переходы от типичных стеблей к типичным веточкам.

Подрод *Hippochaete*. Морфологические различия между стеблями и веточками выражены во всем подроде слабо. Можно говорить только о различиях по диаметру и по числу ребер. Центральная полость есть у веточек всех видов, которые имеют ее и в стебле. Она всегда отсутствует у веточек *E. scirpoides*, но у него и стебли всегда без центральной полости. У *E. variegatum* веточки могут как иметь, так и не иметь центральную полость, но то же самое касается и его стеблей. У *E. hyemale*, *E. laevigatum* и незимующих форм *E. ramosissimum* существуют все переходы между веточками и стеблями. Напротив, у *E. giganteum*, *E. myriochaetum* *E. debile* и вечнозеленых форм *E. ramosissimum* веточки всегда топологически отличаются от стеблей, но, с другой стороны, стебли у субтильных особей *E. debile* и *E. ramosissimum* практически неотличимы от толстых ветвей у мощных побегов тех же видов. У большинства представителей данного подрода веточки могут (хотя и не всегда) отличаться от стеблей по удвоению рядов устьиц и нерегулярному расположению колленхимы и хлоренхимы. Однако у двух видов, *E. scirpoides* и *E. variegatum*, между стеблями и веточками нет вообще никаких различий, в том числе по микроморфологии и анатомии; их надземные побеги можно только сопоставлять друг с другом по положению в системе ветвления.

Итак, существует плавный ряд уменьшения дифференциации побегов на стебли и веточки от *E. pratense* и *E. sylvaticum* до *E. scirpoides* и *E. variegatum*. У первых двух видов она устойчива и имеет качественный, почти абсолютный, характер, у двух последних – вообще отсутствует. Однако качественные различия нередко сопровождаются наличием полного спектра переходов между веточками и стеблями, в то время как при чисто количественных отличиях такие переходы иногда могут и отсутствовать.

В результате всего вышеизложенного мы сумели связать между собой две, на первый взгляд совершенно различные характеристики побеговой системы хвощей – характер и лабильность ветвления в парциальных кустах и степень морфологической дифференциации вегетативных надземных побегов (стебли и веточки). Первая относится скорее к архитектурным признакам, вторая – едва ли не к области микроморфологии и анатомии. Тем не менее архитектура влияет на топологический критерий вычленения веточек, а перераспределение ростовых процессов – на размеры и ветвление побегов, что только и формирует у хвощей морфологические отличия между однообразными в принципе структурами. Кроме того, стало возможным на основе учета сравнительно простых параметров (направление роста корневищ, их мощность, длина междоузлий и т.д.) и влияющих на них экологических факторов предсказывать как габитус побегов у тех или иных видов *Equisetum*, так и целый ряд

их детальных признаков. Эти выводы, в частности, важны для систематики, поскольку таксономическая значимость признака нередко зависит от его местоположения. Так, форма профиля ребер часто видоспецифична у хвощей именно на веточках, а форма и консистенция листовых зубцов – на стеблях. Но если лабильность ветвления допускает у какого-то вида существование переходных структур между веточками и стеблями, то подобные признака автоматически окажутся сильно изменчивыми и будут непригодны для таксономии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Богачев В.В., Филин В.Р. Хвощ приречный // Биологическая флора Московской области. М., 1990. Вып.8. С.42 – 62.
2. Скворцов В.Э. Таксономические признаки видов *Equisetum* (Equisetaceae) флоры России // Бюл. МОИП. Отд. Биол., 2004. Т.109, вып.4. С.31 – 43.
3. Филин В.Р. Хвощ зимующий // Биологическая флора Московской области. М., 1990. Вып.8. С. 21 – 41.
4. Hauke R.L. A taxonomic monograph of the genus *Equisetum* subgenus *Hippochaete* // Beih. Nova Hedwigia. 1963. № 8. P.1 – 123.
5. Hauke R.L. A taxonomic monograph of *Equisetum* subgenus *Equisetum* // Nova Hedwigia. 1978. V. 30. P. 385 – 455.
6. Milde J. Monographia Equisetorum // Nova Acta Academica Cesareae Leopoldinae Carol. Germanicae Naturae Curiosorum. Dresden, 1867a. V. 32. № 2. P. 1 – 676.
7. Skvortsov V.E. An unexpected record of an African horsetail, *Equisetum ramosissimum* Desf. var. *flagelliferum* Milde (Equisetaceae), from Caucasus // Wulfenia. 2004. V. 11. P. 69 – 83.

THE SHOOT SYSTEM IN HORSETAILS (*EQUISETUM* L. S.L.): THE STRUCTURE AND VARIABILITY

V.E. Skvortsov

Lomonosov Moscow State University, Moscow

Some regularities of shoot system formation and variability in horsetails (Equisetum L. s.l.) of the world flora have been studied. The paper deals with the patterns of branching in underground and aerial parts of the plants, and their interrelation within the same partial cluster, as well as topological/morphological differentiation of the shoots into 'stems' and 'branches'. A possibility to draw a generic link between all these features is suggested, particularly as far as it would concern with their taxonomical use.