

УДК 582.536-14/.5

**ЯВЛЕНИЕ КВАНТИРОВАННОСТИ РОСТА В МЕТАМЕРНОЙ
ОРГАНИЗАЦИИ ПОБЕГА НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА
ALISMATACEAE VENT.**

А.Г. Лапиров

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок

*Исследовано явление квантированности роста у частухи подорожниковой (*Alisma plantago-aquatica* L.) и частухи злаковой (*Alisma gramineum* Lej.). Показано, что у этих видов соцветие закладывается только после определенного числа не отдельных фитомеров, а целых «квантов». Данный показатель у обоих изучаемых растений колеблется в пределах 4 – 6 метамеров.*

Явление «квантированности» роста, выражающееся в виде «...тенденциозного варьирования числовых и размерных признаков, можно рассматривать в качестве ... общей закономерности ... роста и органогенеза у растений...» [22]. В последнее время это явление привлекает все большее внимание ботаников [14].

Исследуя закономерности роста растений, Д.А. Сабинин [16; 17] пришел к выводу о строгой ритмичности данного процесса. При этом он, формулируя понятие о ритмах роста, ссылался на высказывание W. Zimmerman (1935, цит. по: [16]) о квантированности формообразовательных процессов.

Термин «кванты роста» впервые был введен в обиход А.В. Гурским в 1948 г. (цит. по [22]), который применил его к описанию особенностей роста древесных побегов¹. Автор термина писал: «...удлиненные побеги древесных растений, по числу образующихся на них метамеров, во многих случаях представляют собой комбинацию одного, двух и более укороченных побегов. Таким образом, намечается весьма важный принцип дозировки, «квантированности» образования метамеров на побегах ... принцип кратных отношений роста по числу метамеров» [3, с. 19]. Позднее А.В. Гурский и соавторы [4] подчеркивали, что это явление характерно для многих видов древесных растений. Кроме того, В.М. Шмидт [22, с. 100] отмечает, что «Гурский сообщил нам, что установленный им принцип [«кратных отношений»] в более общей форме справедлив и для травянистых растений». Более того, Т.И. Серебряковой [19] при изучении семейства злаковых было описано не только явление квантированности числа метамеров побегов, но и обнаружена совершенно отчетливая связь между числом фитомеров в зрелой почке и квантом фитомеров, составляющих побег в целом. Подобное явление было отмечено и при изучении ростовых процессов у горных тундровых растений (травянистых розеткообразующих, подушковидных и кустарников) [21].

Таким образом, ритмичность, или «квантированность» в структуре побегов была изучена на древесных растениях, кустарниках, кустарничках, травянистых многолетних растениях и злаках [19; 21; 22]. В работах данных авторов, кроме того, содержатся литературные обзоры по этому вопросу. По низкотравным гелофитам подобная информация в отечественных источниках нами не обнаружена. В немногочисленной иностранной литературе квантированности роста побега у этих растений серьезного внимания не уделяется, а лишь констатируется факт наличия между соцветиями определенного числа листовых зачатков, т.е. периодичности в развитии соцветий [24 – 28].

¹ Этот термин не был им опубликован, а в статьях он употреблял выражение «цикл метамеров» [19].

Именно поэтому целью нашей работы явилось изучение явления «квантированности» роста в структуре побегов у частухи подорожниковой (*Alisma plantago-aquatica* L.) и частухи злаковой (*Alisma gramineum* Lej.).

При этом рассматривать данный вопрос мы будем, учитывая мысль О. Schüerp (1938, цит. по: [21, с. 13], что «... каждая форма должна быть понята и объяснена как результат роста» и что «... становление морфы происходит на основе ритмов роста» [21, с. 14]. Кроме того, за «квант», следуя Т.И.Серебряковой [19, с. 186], принимаем «порцию из нескольких фитомеров, количественно нередко совпадающую с емкостью закрытой или открытой почки».

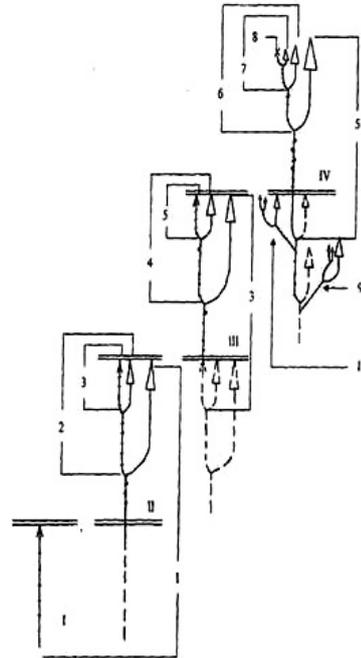
Alisma plantago-aquatica обладает широкой экологической амплитудой и встречается по берегам озер, рек, на мелководьях водохранилищ, в прудах, канавах, каналах, кюветах, в местах с поверхностным и грунтовым подтоплением [5; 11; 12; 20].

Alisma gramineum — вид, интенсивно распространяющийся в бассейне Волги [12]. Встречается на мелководьях водохранилищ, озер и рек, песчаных отмелях, у воды и в воде на глубине до одного метра, в стоячих водах, и ее встречаемость и размеры популяции изменяются от года к году. [11; 13; 15]. Данный вид интенсивно расселился по всему Рыбинскому водохранилищу, образуя чистые или почти чистые заросли на песчаных отмелях, заходя в воду на глубину до 30 – 80 см, формируя две хорошо различающиеся формы – надземную и полностью погруженную.

Для проведения исследований *A. plantago-aquatica* и *A. gramineum* были собраны в природных местообитаниях, характерных для данных видов. Частуха подорожниковая – на мелководье на левом берегу Рыбинского водохранилища напротив д. Глебово и увлажненном понижении вблизи копани в д. Григорово, частуха злаковая – в порту близ поселка Борок и на левом берегу канала у ихтиологического корпуса (мелководье Рыбинского водохранилища), а также на реке Сутка (близ Спицинского ручья), впадающей в данное водохранилище.

Для понимания сути вопроса, рассматриваемого нами в данной статье, необходимо прежде всего отметить, что до момента образования соцветий главный побег у этих растений нарастает моноподиально. У частухи подорожниковой этот процесс охватывает два вегетационных сезона (т.е. главный побег является дициклическим), а у частухи злаковой – один. С момента заложения генеративных органов нарастание главного побега двух видов частухи становится симподиальным. Некоторые авторы [23; 25; 28] считают, что это результат раздвоения апикальной меристемы, которое характерно для многих, если не всех таксонов *Alismatidae* [28]. Однако наши исследования [8; 9], а также рисунки и описание этого процесса у предыдущих авторов, материалы Н.П. Савиных, Е.В. Лелековой [10; 18] показывают, что в данном случае мы имеем дело с акросимподиальным нарастанием (в понимании Л.Е. Гатцук [1]), которое происходит за счет одной из верхних пазушных почек. Как отмечает Л.Е. Гатцук [1, стр. 87] «если оно связано с образованием цветка или соцветия (в самом узком смысле – без ассимилирующих листьев) на верхушке моноподиального побега, это самая верхняя почка вегетативной сферы».

Данный процесс, ранее обнаруженный нами у частухи подорожниковой и частухи злаковой [8; 9], детально описан Е.В. Лелековой [10] у *A. plantago-aquatica* и заключается в том, что одновременно с началом цветения главного побега развивается пазушная почка самого верхнего метамера вегетативной сферы, образуя побег замещения n+1 порядка. Утолщаясь, его базальные метамеры сдвигают верхушечное соцветие первого порядка в сторону (создается впечатление как бы пазушного его расположения). Подобный «сценарий» развития продолжается и далее, формируя последовательные терминальные соцветия и побеги замещения n+2 и последующих порядков из соответствующих пазушных почек самых верхних метамеров (рисунок). Такой же путь формирования побеговой системы выявлен нами и у частухи злаковой.



Формирование побеговой системы особи *Alisma plantago-aquatica* семенного происхождения до естественного отмирания верхушечной почки побега последнего порядка (листья не показаны, узлы расставлены) (по: [10])

I – V – годы жизни особи; 1 – 7 – побеги последовательных порядков симподиальной оси; 8 – верхушечная почка побега последнего порядка; 9 – 10 – боковые симподии; = - окончание вегетационного периода. Остальные пояснения – в тексте.

Нами показано, что при этом соцветие закладывается только после определенного числа не отдельных фитомеров, а целых «квантов». Данный показатель у обоих изучаемых растений колеблется в пределах 4 – 6 метамеров. В этом случае мы говорим о вегетативных метамерах, формирующих последовательные побеги замещения в результате акросимподиального нарастания главного побега. Кроме того, в составе базального метамера каждого из побегов замещения содержится профилл – редуцированный двухкилевой пленчатый лист. В типичном случае (при закладке генеративных органов) наличие профилла является не только показателем перехода к симподиальной форме роста. Он также разграничивает «кванты роста», которые, по сути, являются отдельными элементарными побегами (термин И.А. Грудзинской [2]). A.J. Eames (1961, цит. по: [28]) указывал, что профиллы покрытосеменных это – «листья редуцированной формы» («leaves of reduced form») и «слабо развитые» («weakly developed»). W.A. Charlton (1973, цит. по [28]) для *Alisma plantago-aquatica* L. они тракуются как профиллы побегов возобновления на вертикальной оси (prophylls of renewal shoots on upright axes). Однако, как справедливо считают Н.П. Савиных и Е.В. Лелекова [18], с. 101], у частухи подорожниковой «...Побеги замещения различны по своему происхождению: если первые два закладываются в год, предшествующий цветению, и, по сути, могут быть охарактеризованы как побеги возобновления, то следующие – типичные силлептические побеги ветвления, развивающиеся из почек обогащения...». В отличие от этого, у частухи злаковой все

побеги замещения силлептические. У частухи подорожниковой в течение вегетационного периода формируется до четырёх побегов замещения, у частухи злаковой – до трёх. Такое непрерывное образование за вегетационный период нескольких, следующих друг за другом побегов замещения, формирующих скелетную ось растения, представляет собой итеративное ветвление (термин Troll, 1964; цит. по: [6]). Учитывая то, что пазушная почка у *Alisma plantago-aquatica* L., которая закладывается в конце вегетационного периода, в виде побега замещения следующего порядка содержит от 12 – 18 зачатков, справедливо утверждение, что «...итеративное ветвление характерно уже для почек этого растения...» [18], с. 101].

Необходимо также отметить, что, как и у злаков [19], если соцветие не заложилось, то «кванты» фитомеров соцветия становятся вегетативными. Так, у двух видов частухи нами были обнаружены растения, содержащие (8) 10 – 12 метамеров (2 кванта по (4) 5 – 6 метамеров) до первого соцветия, тогда как до второго и последующих соцветий сохранялось от 4 до 6 метамеров. По данным Н.П. Савиных и Е.В. Лелековой [18], шесть вегетативных метамеров обнаружено между последовательными соцветиями у *Alisma plantago-aquatica* L в Кировской области.

Кроме того, заметим, что результаты наших исследований не подтверждают данные G.J. Wydler (1863, цит. по: [25, с. 2349], что «...все более и более меньшее количество листьев образуется между соцветиями в течение вегетационного периода... (... that increasingly fewer leaves were produced between inflorescences over the growing season in *Alisma plantago-aquatica*.) ». Это подтверждает мысль S.M. Liev [25], с. 2349] о том, что «... определенная вегетативная стадия может иметь иные различающиеся характеристики между европейским *Alisma plantago-aquatica* и североамериканским *Alisma triviale*, иногда рассматриваемыми как один и тот же вид» («... a definite vegetative phase may be another distinguishing characteristic between the European *A. plantago-aquatica* and North American *A. triviale*, sometimes considered the same species») (Hendricks, 1957; цит. по: [25], с. 2349).

По-видимому, решающую роль в формировании побегов замещения (их количестве и степени развития) у двух видов частухи играют условия вегетационного периода, особенно температура и водность года. Кроме того, Н.В. Шилова [21] считает, что большое приспособительное значение квантированность (порционность) и ритмичность ростовых процессов играют при сокращении вегетационного периода.

Говоря о низкотравных гелофитах, интересно отметить, что, по данным зарубежных исследователей, у *Alisma triviale* (вида, близкого к *Alisma plantago-aquatica* L.) между соцветиями формируется 6 или, иногда, 5 листьев (включая мембранный профилл – [25]); 5 листьев обнаружено у *Alisma subcordatum* [24]. У *Butomus umbellatus* между соцветиями обнаружено нечетное количество листьев (9, 7 – Irmisch, 1850; Buchenau, 1903 – все (цит. по: [27]) или 5 [27]). У *Sagittaria latifolia*, по данным S.M. Liev [25; 26], формируется 3, а по данным R.B. Kaul [24], – 5 листьев между соцветиями, так же как и у *Sagittaria cuneata* и *Sagittaria brevirostra* [24].

М.М. Магомедмирзаев ([14]: 10) справедливо заметил, что «...число и размер элементов морфологической организации растений выступают как следствие фундаментального свойства высшего растительного организма – метамерности развития...», под которой понимают « последовательное повторное онтогенетическое заложение однозначных органов или оформленных отчленений» [7], с. 18]. При этом «... числа метамеров 2, 3, 5 характеризуют « архетипы» растений, повторяясь с удивительным постоянством в структуре самых разных представителей растительного мира...» [14], с. 118].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гатцук Л.Е. Геммаксилярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып.1. С. 100 – 112.
2. Грудзинская И.А. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация // Ботан. журн. 1960. Т.45, № 7. С. 968 – 978.
3. Гурский А.В. Закономерности роста древесных растений // Сообщ. Тадж. фил. АН СССР. 1948. Вып. 4. С. 19 – 22.
4. Гурский А.В., Остапович Л.Ф., Соколов Ю.Л. Влияние горных условий памирского типа на высшие растения // Проблемы ботаники. М.; Л., 1965. Вып. 7. С. 5 – 21.
5. Дубына Д.В., Дубына Д.В., Сытник С.М., Тасенкевич Л.А., Шеляг-Сосонко Ю.В., Гейны С., Гроудова З., Гусак М., Отягекова Г., Эржабкова О. Макрофиты – индикаторы изменения природной среды. Киев, 1993.
6. Жмылев П.Ю. Алексеев Ю.Е. Карпущина Е.А. Баландин С.А. Биоморфология растений: Иллюстрированный словарь. М., 2005.
7. Кренке Н.П. Фенотипическая изменчивость. М., 1933 – 1935. Т. 1
8. Лапиров А.Г. Особенности онтогенеза частухи подорожниковой // V Всерос. конф. по водным растениям. Борок, 2000. С. 174 – 175.
9. Лапиров А.Г. Строение некоторых представителей семейства *Alismataceae* (на примере *Alisma plantago-aquatica* и *Alisma gramineum*) с позиции модульной организации // Материалы X школы по теоретической морфологии растений. Киров, 2004. С. 60 – 61.
10. Лелекова Е.В. Биоморфология водных и прибрежно-водных семенных растений северо-востока Европейской России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 2006.
11. Лисицына Л.И. Флора волжских водохранилищ // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л., 1990. С. 3 – 49.
12. Лисицына Л.И., Папченков В.Г., Артеменко В.И. Флора водоемов волжского бассейна; Определитель цветковых растений. С-Пб., 1993.
13. Лисицына Л.И., Папченков В.Г. Флора водоемов России: Определитель сосудистых растений. М., 2000.
14. Магомедмирзаев М.М. Введение в количественную морфогенетику. М., 1990.
15. Рычин Ю.В. Флора гигрофитов. Определитель по вегетативным признакам сосудистых растений водоёмов и сырых и влажных местообитаний центральной части Европейской территории СССР. М., 1948.
16. Сабинин Д.А. Минеральное питание растений. Киев, 1940.
17. Сабинин Д.А. О ритмичности строения и роста растений // Ботан. журн. 1957. Т.42, № 7. С. 991 – 1010.
18. Савиных Н.П., Лелекова Е.В. Цветорасположение у водных и прибрежно-водных растений // Материалы. VI Всерос. школы-конф. по водным макрофитам «Гидрботаника – 2005», пос. Борок, 11 – 16 октября 2005 г. Рыбинск, 2006. С. 97 – 105.
19. Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., 1971.
20. Смиренский А.А. Водные кормовые и защитные растения в охотничье - промысловых хозяйствах. М., 1952.
21. Шилова Н.В. Ритмы роста и пути структурной адаптации тундровых растений. Л., 1988.

22. Шмидт В.М. О квантированности роста и органогенеза у растений // Вестн. ЛГУ. 1968. Вып. 1, № 3. С. 99 – 111.
23. Charlton W.A., Ahmed A. Studies in the Alismataceae IV. Developmental morphology of *Ranalisma humile* and comparisons with two members of the Butomaceae-*Hydrocleis nymphoides* and *Butomus umbellatus* // Can. J. Bot. 1973.V. 51, №. 15. P. 899 – 910.
24. Kaul R.B. Reproductive phenology and biology in annual and perennial Alismataceae // Aquat. Bot. 1985. V. 22, N. 2. P. 153 – 165.
25. Live S.M. Growth forms in Alismatales. I *Alisma triviale* and species *Sagittaria* with upright vegetative axes //Can. J. Bot. 1979 a. V.57, N. 21. P. 2325 – 2352.
26. Live S.M. Growth forms in Alismatales. II. Two rhizomatous species: *Sagittaria lancifolia* and *Butomus umbellatus* // Can. J. Bot. 1979 b. V. 57, N. 21. P. 2353 – 2373.
27. Wilder G.I. Symmetry and development of *Butomus umbellatus* (Butomaceae) and *Limnocharis flava* (Limnocharitaceae) //Amer. J. Bot. 1974. V. 61, N. 4. P. 379 – 394.
28. Wilder G.I. Phylogenetic trends in the Alismatidae (Monocotyledonae) // Bot. Gaz. 1975.V. 136, N. 2. P.159 – 170.

**OCCURRENCE OF QUANTITY OF GROWTH IN META-MEASURED
ORGANIZATION OF SHOOT OF SOME REPRESENTATIVES OF
ALISMATACEAE FAMILY**

A.G. Lapirova

I.D. Papanin Institute of Biology of Inland Waters Russian Academy of Science, Borok

*The phenomenon of quantum growth in *Alisma plantago-aquatica* L. and *Alisma gramineum* Lej. is investigated. It is shown, that in these species the inflorescence is laid only after a certain number of not just separate phytomeres but whole "quanta". This parameter in both the studied plants ranges from 4 – 6 metameres.*