

БОТАНИКА

УДК 574.2

DOI: 10.26456/vtbio399

ДИМОРФИЗМ В ПОПУЛЯЦИЯХ *LYTHRUM PORTULA*

Д.О. Грушенков, М.В. Марков

Московский педагогический государственный университет, Москва

В статье рассмотрены морфологические и анатомические особенности двух экологических форм распространенного однолетнего растения – *Lythrum portula*. Охарактеризованы особенности онтогенеза растения и варианты анатомической структуры в зависимости от условий прорастания семян.

Ключевые слова: диморфизм, терофит, анатомия, аэренхима, онтогенез.

Lythrum portula – однолетнее растение из семейства Дербенниковые Lythraceae, в значительной степени широко распространенное по переувлажненным нарушенным местообитаниям в Европе. Встречается как заносное на северо-западе США и юго-западе Канады.

Данное растение предпочитает селиться в понижениях рельефа, образовавшихся в результате антропогенных или природных нарушений. Чаще всего встречаются и потому были несколько лучше исследованы популяции *Lythrum portula* в сточных каналах, канавах, лужах, на вырубках и колеях грунтовых дорог. Заросли растений этого вида привлекли внимание специалистов из Нидерландов, и они в своем исследовании, не затрагивая какие-либо особенности морфологии растений, показали, что эти заросли препятствуют стоку воды по водосточным канавам (Bailly et al., 2015). Это означает, что простратные клонообразные особи *Lythrum portula* из самостоятельно укореняющихся, но не обособляющихся друг от друга полностью, рамет могут формировать весьма плотные скопления. Впрочем, это может в немалой степени зависеть и от конкретной среды обитания, которая влияет на протяженность междоузлий, отделяющих друг от друга узлы с парами супротивных листьев и обеспечивающих коммуникацию рамет как у наземно, так и погруженно (на дне водоема) произрастающих особей. Иных сведений о негативной роли бутерлака и, в том числе, о вреде его как сегетального или рудерального сорняка нами не выявлено.

С учетом того факта, что работ по анатомии и морфологии *Lythrum portula* в печати крайне мало, а исследователей больше интересовали вопросы экологии и систематики мы включили этот вид в число наших объектов. Единственная статья, в которой была отчасти затронута анатомия нашего вида-объекта, была опубликована в 1971 году, но она была посвящена анализу строения цветка и расположения семязачатков в сравнении с родственными видами рода *Lythrum* (De Vos, 1971).

Морфологические особенности бутерлака были недавно охарактеризованы в статье исследователей из Ирана, которые анализировали микроморфологию листовых пластинок у 14 видов рода *Lythrum* и нескольких родственных ему групп. Они сделали вывод, что особенности строения трихом, воскового орнамента и устьичного аппарата позволяют судить о родственных систематически важных отношениях между изучаемыми видами и родами (Mahmoodi, Faghir, Shavvon, 2022).

В литературе морфологическим, как и анатомическим деталям строения однолетних растений уделяется на удивление мало внимания. Отсюда понятно, что это приводит к формированию стереотипных и, зачастую неточных, представлений о строении побеговых и особенно корневых систем, о разнообразии анатомического строения и так далее. Поэтому мы посчитали важным в настоящей работе охарактеризовать морфологические и анатомические детали строения, которые можно встретить в популяциях широко распространенного незимующего однолетника, каковым является бутерлак.

Материал собирали и фиксировали в спирте (70% этанол) в трех точках Московской области и Москвы. Морфометрический анализ проводили, используя как живые растения из природных популяций, так и гербарные образцы. Анатомические исследования проводили, применяя окрашивание лигнифицированных тканей корня и стебля с помощью флороглюциновой реакции с добавлением соляной кислоты.

Важно учесть, что бутерлак *Lythrum portula* представлен в природе двумя экоморфологическими группами особей, различающимися по степени тесноты контакта и силе взаимодействия с водой. Это наземная и водная формы (рис. 1), которые были впервые упомянуты в классической работе А. Энглера (1903), а позднее были забыты и представлены лишь только в анатомическом атласе немецких ботаников (Schweingruber et al., 2020), которые с полным основанием отнесли бутерлак к земноводным растениям. Время и место прорастания семени, равно как и складывающиеся в локусах популяций конкретные экологические условия, оказывают заметное влияние на развитие растения, процесс побегообразования и анатомическое строение корней и стеблей.



Рис. 1. Экологические формы *Lythrum portula*. Водная форма (слева) и наземная форма (справа)

Размножение бутерлака осуществляется только семенами, которых образуется до 22 в одном плоде (коробочке). Семя бутерлака имеет одну плоскую и одну выпуклую стороны, и потому в каждом из отсеков плода мы находим пару семян, обращенных друг к другу плоскими сторонами (Рис. 2). Как стенка плода, так и пленчатые перегородки внутри него во влажном состоянии в достаточной степени прозрачны, из-за чего семена просвечивают и видны наблюдателю даже в невоскрывшейся коробочке (Рис 2). Как и у ряда других гигрофитов бутерлаку свойственна гигрохазия – вскрывание плодов во влажном состоянии.

Экспериментально нами было установлено, что семена *Lythrum portula*, находясь под сплошным слоем воды в условиях дефицита кислорода, не прорастают, в то время как на поверхности влажной почвы их всхожесть была очень высока и составила 92%. На основании результатов этого эксперимента можно предполагать, что все активные популяции *Lythrum portula* в природе возникают на незатопленных участках, но когда в понижениях рельефа после сильных дождей накапливается вода, прорастающие там особи популяционных локусов бутерлака начинают развиваться по типу водной формы. Кроме того, наблюдая в природе растения *Lythrum portula* с отмершими начальными фитомерами главного побега, можно предположить, что в случае снижения уровня воды и высыхания особи водной формы не погибают, а продолжают развитие по типу наземной формы, но с гибелью тех частей побега, которые сформировались в период затопления и находились под водой продолжительное время. Все эти факты говорят о широкой экологической валентности *Lythrum portula*

по фактору влажности, позволяющей ему выживать в радикально меняющихся условиях среды.

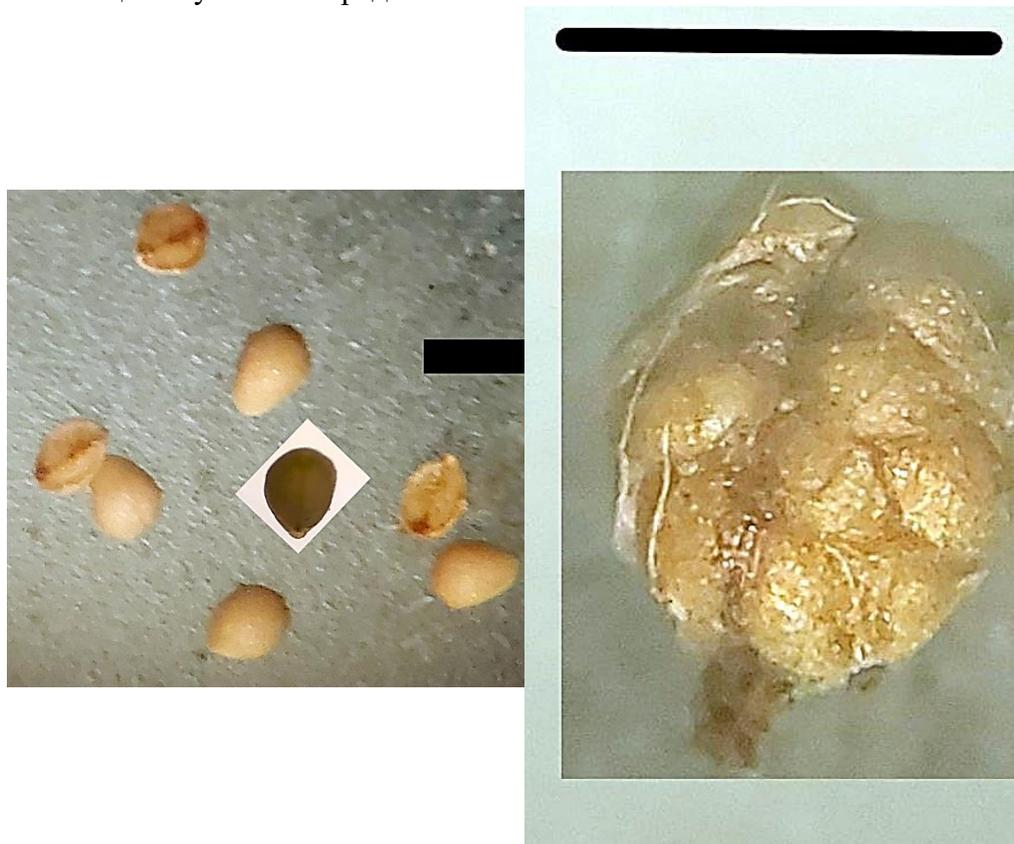


Рис. 2. Семена (слева масштабная линейка 0,3 мм) и плод коробочка (масштабная линейка 1 мм) (справа)

В ходе онтогенеза растения *Lythrum portula* уже на ранних этапах (сразу вскоре после прорастания семени) теряют главный корень (Рис. 3), который прекращает расти и, его функции начинают выполнять придаточные корни. Процесс замены главного корня придаточными, судя по нашим наблюдениям, может происходить тремя несколько различными путями. Первый вариант: главный корень, практически не проявляющий никаких признаков роста, остается у проростка в виде короткого конуса, диаметр которого равен диаметру гипокотилия, практически; ничем визуальным заметным от него не отграниченного (Рис. 3 а). Второй вариант: упомянутый конус лишь чуть-чуть удлиняется, слегка утончаясь, а от гипокотилия сразу над конусом вместе с бугорком зачатком еще одного придаточного корня быстро отрастает мощный придаточный корень (Рис. 3 б). Третий вариант: главный корень заметно удлиняется в ходе непродолжительного роста, а на его границе с гипокотилем становится

заметным слабо выраженный коллет (Parsons, 2009, Марков, Юсуфова, 2014), покрытый ризоидами рис. 3 в).

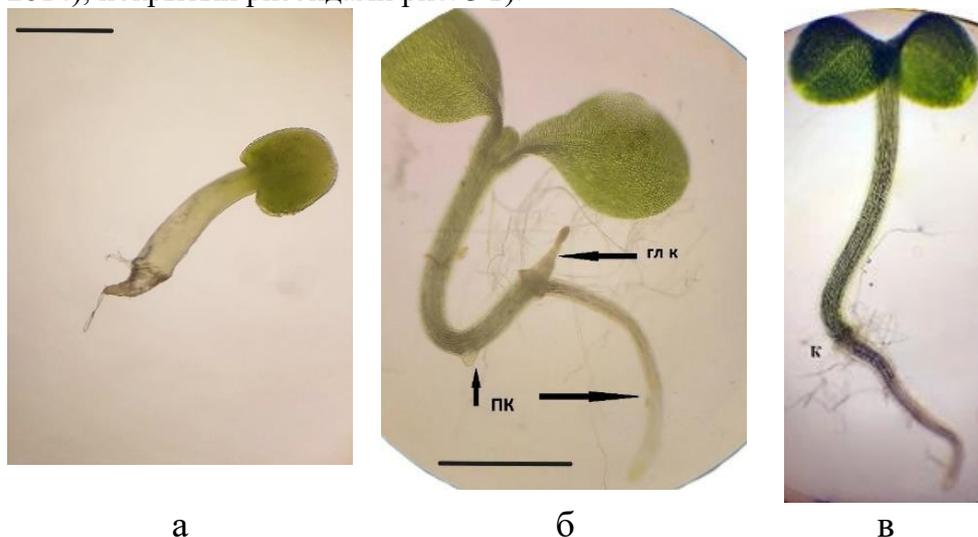


Рис. 3. Проростки ботвы: процесс замены главного корня у проростка придаточными (а - вариант 1);(б - вариант 2) показаны уже прекративший рост главный корень (г л к) а также первый придаточный и зачаток еще только заложившегося придаточного корня (п к); в - вариант 3 – на границе между гипокотилем и главным корнем располагается коллет (к), покрытый длинными ризоидами; масштабная линейка 1мм

Развивающийся побег в результате полегания становится плагиотропным, простратным и формирует придаточные корни (по одному или два) от узлов, контактирующих с почвой а ранее (сформированные на начальных этапах онтогенеза участка побега) со временем постепенно начинают отмирать (Рис. 4). Взрослое вегетативное растение способно укореняться от узлов, расположенных в различных частях побеговой системы и, в том числе, благодаря придаточным корням, отходящим от наиболее молодых фрагментов распростертого ползучего побега и потому перестает зависеть от минерального питания, поступающего от многих ранее сформированных на старых частях лежащего побега придаточных корней.

Расположение побега в пространстве будет сильно меняться в зависимости от условий произрастания. Водные формы образуют, в отличие от наземных, ортотропные побеги, выносящие верхние розетки листьев на поверхность воды, реализуя возможность разместить фотосинтезирующие части максимально ближе к поверхности воды, независимо от ее прозрачности, и к свету. В итоге формируется побег с удлинненными междоузлиями в подводной части и

розеткой листьев на поверхности. У наземных форм побег, стелющийся по поверхности земли с тенденцией к плагиотропному расположению в пространстве. Придаточные корни развиты мощнее, и, благодаря им, растение лучше закрепляется в субстрате фактически на всем протяжении стебля. Междоузлия наземной формы заметно (достоверно) короче, чем у представителей водной формы, что подтверждается результатами измерений. Для сравнения, средняя длина междоузлий у наземной формы составляет $0,6 \pm 0,02$ см против $1,32 \pm 0,02$ см у водных форм, то есть в два раза меньше (рис. 5).



Рис. 4. Отмирание (оп) наиболее старых фрагментов лежачего побега

Другая важная отличительная особенность морфологии особей водной от наземной формы *Lythrum portula* связана со степенью ветвления их побегов. Водные растения практически не образуют боковых побегов (паракладиев), в то время как у особей наземной формы от первого-третьего нижних узлов активно развиваются побеги обогашения, на которых в свою очередь также могут формироваться побеги третьего порядка. В выборке из 60 особей наземной формы, нам не встретилось ни одного экземпляра без побегов обогашения, в то время как из 100 особей водной формы 56 вообще не имели таких побегов.



Рис. 5. Узловые придаточные корни, отходящие от двух узлов распростертого побега

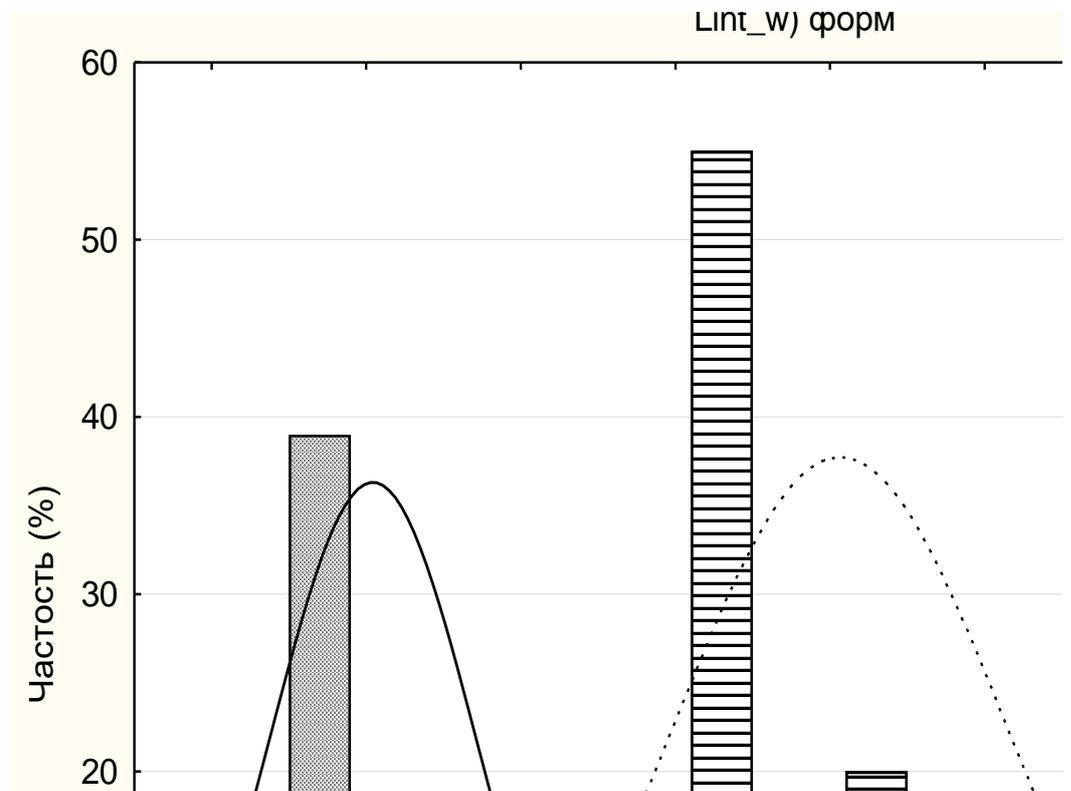


Рис. 5. Варьирование длины междоузлий побега у особей *Lythrum portula* наземной (Lint_air) и водной (Lint_w) форм

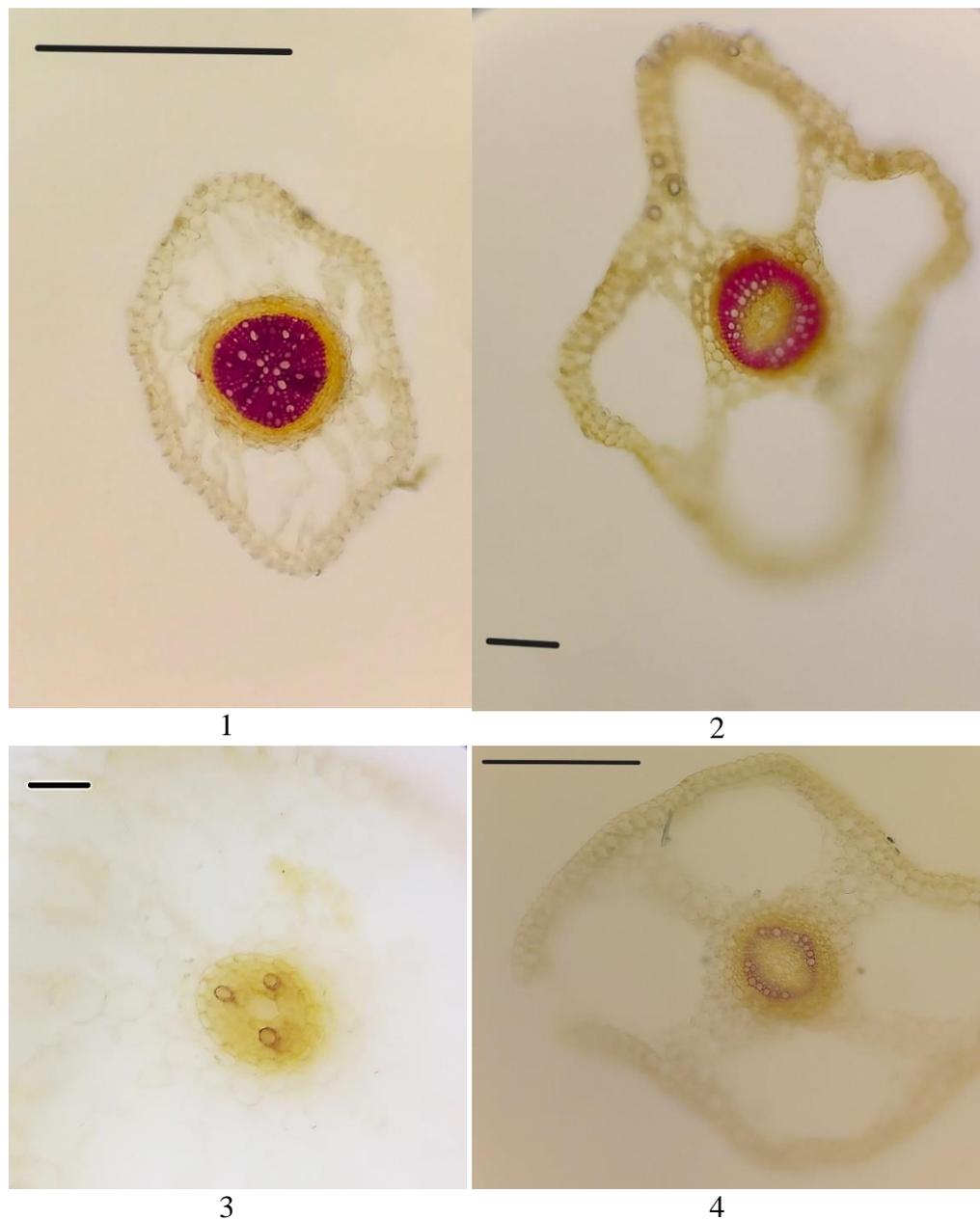


Рис. 3. Анатомия стебля и придаточного корня на поперечных срезах *Lythrum portula*. 1 – корень у особи наземной формы, 2 – стебель у особи наземной формы (масштабная линейка – 1 мм), 3 – центральный цилиндр придаточного корня у особи водной формы (масштабная линейка – 100 мкм), 4 – поперечный срез стебля у особи водной формы (масштабная линейка – 1 мм)

Анатомическое строение стеблей и придаточных корней у особей двух разных экологических форм *Lythrum portula* также заметно отличалось. Главным образом, эти различия касались степени развития арматурных и проводящих тканей. Известно, что у водных растений из-за роста в воде, как среде более плотной, проявляется тенденция к редукции опорных тканей ксилемы. Помимо того, важнейшим показателем адаптации растительного организма к произрастанию в водной среде, выступает степень формирования воздухоносной ткани аэренхимы. На рис. 3 можно наблюдать отличия в степени развития этих тканей.

В придаточном корне *Lythrum portula* сформирована в коре аэренхима колесообразного лизигенно радиального типа, которая представлена четырьмя крупными межклеточными полостями, отделенными друг от друга неветвящимися рядами клеток. Оценка степени развития аэренхимы в процентном соотношении с остальными тканями органа показала, что у особей водной формы аэренхима в среднем занимает 65,7% площади поперечного среза. У растений же наземной формы она занимает заметно меньше - 51,8%. Последнее значение, отметим, также весьма велико, а это доказывает сильную зависимость от избытка влажности и наземной формы. Самое яркое отличие, которое сразу бросается в глаза при рассмотрении поперечных срезов осевых органов – это степень выраженности ксилемы (рис. 3). У особей наземной формы хорошо просматриваются вторичное утолщение клеточных стенок и их лигнификация в ксилеме, а также слой флоэмы снаружи от окрашенной флороглюцином древесины. У водных же форм мы наблюдаем крайне упрощенное строение проводящих элементов, которое порой бывает слабо выраженным едва заметным. На представленном нами рисунке поперечного среза корня мы видим всего три сосуда, которые наиболее заметны в составе триархной первичной ксилемы. Для некоторого числового выражения полученных отличий мы подсчитали долю особей в каждой из групп, образующих вторичное утолщение в корне. Получилось, что у представителей водной формы вторичного утолщения и заметного одревеснения не происходит вовсе, а у наземной формы 80% особей сформировали проводящую систему именно таким образом, т. е. демонстрируя переход к непродолжительному вторичному утолщению в корне.

При анализе анатомических различий в стебле мы также учитывали и оценку степени развития аэренхимы. Эта ткань в стебле развивается иначе, чем в корне. Образуются четыре крупные продольные полости и четыре луча из паренхимных клеток, разделяющих аэренхимные полости. Объем, занимаемый аэренхимой у представителей водной группы немногим, превышает таковой у

сухопутной (65,7% против 51,8%). Различия заключаются в диаметре центрального цилиндра и наполненности водой и воздухом лакун аэренхимы.

Более значимым отличием в анатомическом строении стеблей *Lythrum portula* является степень развития проводящих элементов. Ксилема изначально развивается в виде двух пучков, серповидной формы, состоящих из крупных сосудов и располагающихся напротив более крупных радиальных лучей паренхимных клеток в коре. В некоторых случаях проводящие пучки могут срастаться концами полумесяцев, образуя кольцо. Мы оценивали отличия в развитии проводящей системы по степени развития пучков, определяя их замкнутость. У всех 100% особей наземной формы проводящие пучки срастались, образуя кольцо с мощным утолщением в начальных точках формирования, где количество слоев сосудов ксилемы могло достигать до 5. У особей водной формы проводящие пучки срастались только у 70% особей. При этом толщина ксилемного слоя не превышала двух рядов сосудов.

Анатомическое и морфологическое строение *Lythrum portula* во многом определяется конкретными условиями произрастания. Прорастание семени может произойти на пониженных участках рельефа, что создает условия для задержки воды. В таком случае растения вынуждены проходить все или большинство стадий своего онтогенеза в погруженном состоянии. В таком случае лучше развивается аэренхима как корня, так и стебля. Проводящая система, как и у большинства вторично водных растений, проявляет признаки редукции. Слабо развиты проводящие пучки в стебле. Побеги вытягиваются за счет междоузлий, на поверхности воды формируется розетка листьев.

Без погружения в воду растение развивается с более четко выраженной проводящей системой, и менее развитой аэренхимой, хотя она всё также занимает около половины всего объема как корня, так и стебля. Побеги на большем протяжении стелются по субстрату, активно ветвясь и образуя массу придаточных корней, отходящих от узлов. Тем самым растение обеспечивает себе рост в наиболее влажных участках.

Список литературы

Марков М.В., Юсуфова В.З. 2014. К анатомии и морфологии коллета как особой структуры у проростков некоторых видов растений // В сборнике: Труды IX Международной конференции по экологической морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых. (к 100 летию со дня рождения И.Г. Серебрякова). Ответственный редактор: В.П. Викторов. С. 306-309.

- Bailly J.S. et al. 2015. Vegetation patch effects on flow resistance at channel scale //E-proceedings of the 36th IAHR (Iahr-Int Assoc hydro-environment engineering research World Congress. P. 1-5.
- De Vos O.C. 1971. Studies in floral anatomy of the Lythraceae I. Placental vascularisation in *Peplis* L // Acta botanica neerlandica. T. 20. №. 2. C. 239-244.
- Engler A. 1903. Pflanzenreich. Regni vegetabilis conspectus. Akademie der Wissenschaften von A. Engler. 326 S.
- Mahmoodi R., Faghir M., Shavvon R. 2022. Foliar micromorphology of the family Lythraceae in Iran with special emphasis on the genera *Lythrum*, *Ammannia*, and *Rotala* // Rostaniha. V. 23. P. 161-179.
- Parsons R.F. 2009. Hypocotyl hairs: an historical perspective // Australian Journal of Botany. V. 57. № 2. P. 106-108.
- Schweingruber F.H., Kučerová, Adamec L., J. Doležal J. 2020. Anatomic Atlas of Aquatic and Wetland Plant Stems. Springer. 486 p.

DIMORPHISM IN POPULATIONS OF *LYTHRUM PORTULA*

D.O. Grushenkov, M.V. Markov

Moscow State Pedagogical University, Moscow

This study investigates the morphological and anatomical traits of two ecological forms of the widespread annual plant *Lythrum portula*. The ontogenetic patterns of the plant and variations in its anatomical structure, influenced by seed germination conditions, are characterized.

Keywords: *dimorphism, therophyte, anatomy, ontogenesis, aerenchyma.*

Об авторах:

МАРКОВ Михаил Витальевич – доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники, ФГБОУ ВО «Московский государственный педагогический университет», 119571, Москва, пр-т Вернадского, д. 88 e-mail: markovsmail@gmail.com.

ГРУШЕНКОВ Дмитрий Олегович – аспирант кафедры ботаники института биологии и химии, ФГБОУ ВО «Московский государственный педагогический университет», 119571, Москва, пр-т Вернадского, д. 88, e-mail: dmgrushenkov.mos@yandex.ru.

Грушенков Д.О. Диморфизм в популяциях *Lythrum portula* / Д.О. Грушенков, М.В. Марков // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2025. № 1(77). С. 78-88.

Дата поступления рукописи в редакцию: 06.01.25

Дата подписания рукописи в печать: 25.03.25