

А.Г. Лапиров, Е.А. Беляков

Морфология вегетативной и генеративной сферы *Sparganium microcarpum* (Neum.) Raunk.

Исследованы морфологические особенности вегетативной и генеративной сферы *Sparganium microcarpum*. Рассмотрено строение всех элементов побеговой системы, входящей в состав раметы.

Ключевые слова: гелофиты, *Sparganium microcarpum*, морфология, побеговые системы, вегетативные и генеративные органы, органы развития.

A.G. Lapirova, E.A. Belyakov

Morphology of Vegetative and Generative Spheres of *Sparganium microcarpum* (Neum.) Raunk.

Morphological features of vegetative and generative spheres of *Sparganium microcarpum* were investigated. We considered the structure of all shoot system elements, which is a part of ramet.

Key words: gelophyte, *Sparganium microcarpum*, morphology.

Sparganium microcarpum (Neum.) Raunk. (семейство *Sparganiaceae* Rudolphi) – ежеголовник мелкоплодный, широко распространенное на территории Ярославской области растение, наиболее часто встречающееся на реках, реже на водохранилищах [10].

Sparganium microcarpum (Neum.) Raunk., также как и изученный нами ранее *Sparganium emersum* Rehm. [1; 3], относится к экологической группе низкотравных гелофитов [7; 2].

В настоящее время информация по морфологии *Sparganium microcarpum* практически отсутствует, за исключением кратких данных, имеющих в различных справочниках, флорах и «Определителях» растений [5; 6].

Цель данной работы – изучение морфологических особенностей побеговой сферы *Sparganium microcarpum*. В качестве объекта исследований нами была взята полупогруженная форма этого растения.

Материалы и методы исследования

В основу работы положены материалы, собранные два раза в месяц (в начале и конце) с мая по ноябрь 2010 года. Растения отбирали на реках Великая (Ярославский район Ярославской области) и Корожечна (Угличский район Ярославской области) в прибрежной зоне на глубинах от 5–10 до 35–50 см (грунт песчаный с небольшим иллом). Всего было проанализировано 290 растений.

Растения аккуратно выкапывали из грунта, затем промывали и укладывали в полиэтиленовые пакеты для доставки в лабораторию, где и проводился подробный морфологический анализ. Все биометрические характеристики изучали на живом материале.

В вегетативной сфере у растений отмечали общую длину растения, количество и длину междоузлий у надземных побегов и корневищ, а также порядок их ветвления, емкость [8] терминальных и боковых почек. Определяли количество зеленых и отмерших листьев, их длину и ширину. Измеряли максимальную длину корневой системы, вели подсчет количества корней, определяли порядок их ветвления.

В генеративной сфере у цветущих растений измеряли: длину цветоноса и его метамеров, вели подсчет количества женских и мужских головчатых соцветий, измеряли их диаметр. Производили подсчет количества соплодий и плодов в каждом соплодии, измеряли диаметр каждого соплодия. Из каждого соплодия случайным образом отбирали по 50 плодов и измеряли общую длину плодика со столбиком, длину столбика, а также диаметр плодов. С помощью аналитических весов определяли массу соплодий и плодов.

Результаты и обсуждение

Симподиально нарастающая побеговая система ежеголовника мелкоплодного образована разновозрастными монокарпическими моноподиально нарастающими побегами: 2-летними

вегетативно-генеративными анизотропными среднерозеточными и 1–2-летними вегетативными побегами, развивающимися из пазушных почек побега предыдущего порядка.

По нашим данным, развитие побеговой системы *Sparganium microcarpum* происходит следующим образом: в течение зимы в грунте сохраняется система корневищ, связывающая базальные (розеточные) участки разногодичных вегетативных и вегетативно-генеративных побегов (рис. 1., 1–5), несущие остатки влагалищ листьев, которые медленно разлагаются в течение зимнего сезона. Розеточные участки побегов

длиной $2,91 \pm 0,83$ см и диаметром до $1,97 \pm 0,54$ см имеют веретеновидную форму и состоят из 8–18 метамеров (длиной до 0,25 см).

В этот период розеточные участки побегов несут (сверху вниз) следующие структуры.

В пазухах остатков листьев самых верхних метамеров розеточного участка побега обнаружены 2–4 закрытые колпачковыми листьями спящие почки (рис.1., 6) треугольной формы с острой верхушкой. Их емкость постепенно уменьшается в акропетальном направлении на 1–2 листовых зачатка.

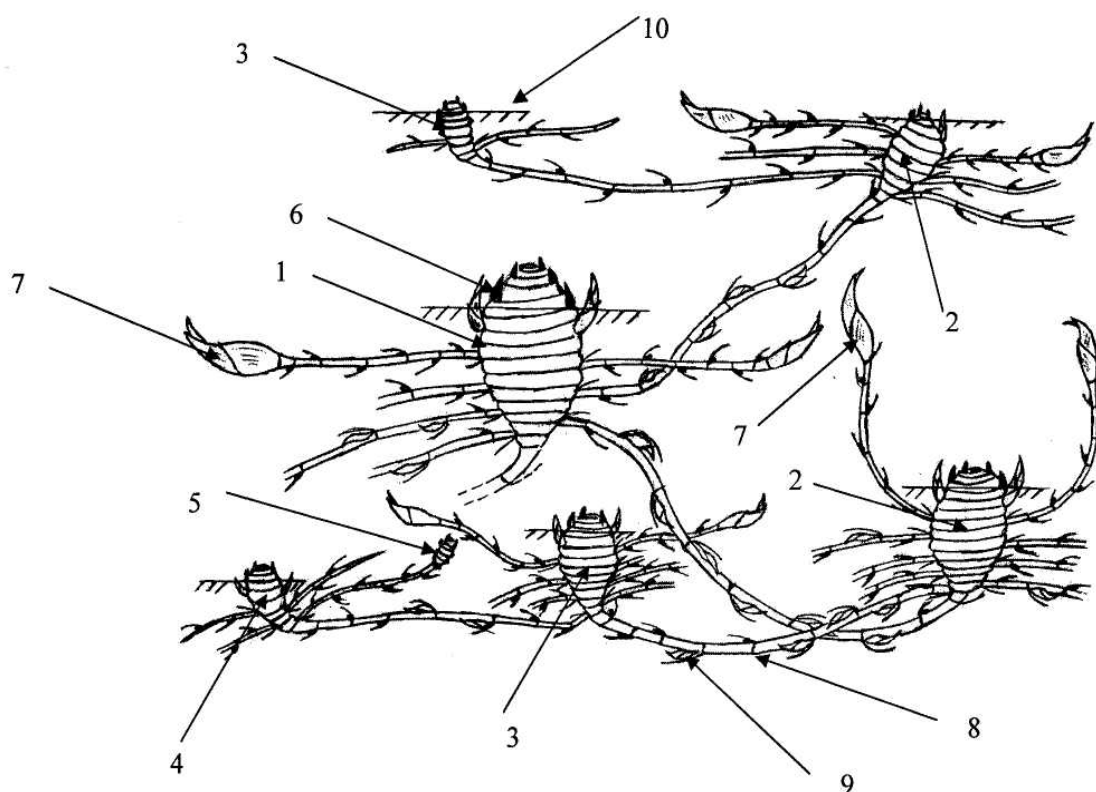


Рис. 1. Фрагмент побеговой системы *Sparganium microcarpum* (позднеосенний и зимний периоды)

1 – розеточный ортотропный участок вегетативно-генеративного побега n -го порядка; 2–5 – розеточные ортотропные участки однолетних вегетативных побегов $n+1$, $n+2$, $n+3$, $n+4$ порядков (соответственно); 6 – спящие почки на розеточных участках побега; 7 – терминальные клубневидные структуры коротких корневищ; 8 – коммуникационные корневища; 9 – клубневидная структура в пазухе чешуевидного листа коммуникационного корневища; 10 – уровень грунта. Придаточные корни и остатки влагалищ листьев не показаны.

В апреле максимальная емкость самой нижней из этих почек составляет 12–13 листовых зачатков (включая 5–6 чешуевидных листьев).

Далее, ниже по побегу располагаются короткие неветвящиеся корневища (2–3) с верхушечными клубневидными структурами (рис. 1., 7).

Они сформировались ранее (с конца лета и начала осени предыдущего года) из таких же почек

треугольной формы. Еще ниже, в базальной части побега, располагаются от 6 до 8 длинных коммуникационных корневищ (рис. 1., 8), несущих на конце розеточные участки побегов, а в пазухах некоторых чешуевидных листьев – клубневидные структуры (рис. 1., 9). Этот побеговый комплекс сформировался также в предыдущем году, но из почек округлой формы.

Подобное развитие в зимний период характерно практически для всех розеточных геофильных участков побегов. Различия наблюдаются лишь в количестве каждой из описанных структур у побегов первого и второго года жизни.

В начале весны терминальная почка розеточного побега в рост не трогается. Редко развиваются и спящие почки. Однако, если развитие происходит, они формируют новые вегетативные розеточные побеги.

В этот период трогается в рост верхушечная почка клубневидной структуры, расположенной на конце короткого неветвящегося корневища. Она может формировать чаще полурозеточный вегетативно-генеративный, реже розеточный вегетативный анизотропный побег. При развитии последнего сначала появляются 3–4 достаточно мощных чешуевидных листа низовой формации, длиной до $7,3 \pm 1,2$ см и шириной до $2,5 \pm 0,5$ см, имеющие ярко выраженный острый киль. Они, как правило, погружены в воду. В пазухах всех чешуевидных листьев имеются почки округлой формы. Затем к началу июня над водой появляются воздушные листья срединной формации. В течение вегетационного сезона их развивается от 16 до 18. Листья очерёдные, без язычков, линейные, цельные, цельнокрайние, $1,5$ – 2 см шириной, мясистые и кожистые, снизу с острым выступающим килем, на конце закругленные. Продольные жилки светлые, просвечивающие, поперечные перемычки тёмные. Средняя длина воз-

душных листьев достигает $89,78 \pm 30,60$ см. В их пазухах также обнаружены почки, причем одна половина из них (нижележащие) округлой формы, другая – треугольной формы. В течение вегетационного периода почки, расположенные в пазухах листьев, формируют структуры, описанные выше. К концу августа – началу сентября отмирают до 6 до 9 листьев. Отмирание остальных листьев происходит с первыми заморозками.

Другой вариант развития верхушечной почки клубневидной структуры — формирование полурозеточного вегетативно-генеративного побега. Начальные этапы его развития сходны с развитием розеточного вегетативного побега. Однако число метамеров геофильной (розеточной) части вегетативно-генеративного побега меньше, чем у соответствующей структуры вегетативного побега. Дальнейшие различия связаны с формированием генеративной сферы. Междоузлия (от 8 до 10), лежащие выше розеточной части побега, удлиняются, причем наиболее сильно первые 2–3 (до $13,86 \pm 1,9$ см), затем их размеры постепенно сокращаются к верхушке побега.

Этот участок побега несет типичные листья срединной формации (их строение описано выше), причем в пазухах первых двух листьев (снизу вверх) содержатся почки емкостью 10 и 8(9) листовых зачатков, 6 из которых – зачатки чешуевидных листьев. Эти почки в дальнейшем, как правило, не развиваются. В пазухах третьего и последующих листьев обнаружены генеративные почки, формирующие в течение вегетационного сезона боковые оси соцветия с женскими и мужскими головками. Завершает побег участок с мужскими соцветиями длиной $4,08 \pm 1,79$ см, имеющий укороченные междоузлия и несущий листья верховой формации – брактеей. Они яйцевидной формы, длиной до $1,5 \pm 0,6$ см. В их пазухах и располагаются мужские соцветия, причем брактеей расположены под углом 20° к главной оси цветоноса.

Таким образом, длина фрондозно-брактеозно-эбрактеозного соцветия, организованного по типу кисти с флоральными единицами – пазушными головчатыми соцветиями из однополых цветков, – составляет $31,58 \pm 15,31$ см. Максимальное количество женских головок (диаметром $1,6 \pm 0,3$ см), располагающихся на одной боковой оси соцветия, обычно не менее двух, реже восьми (максимально от 9 до 11), мужских – от 6 до 18. Расположение комплекса мужских и женских головок на боковых осях цветоноса имеет четко извилистую структуру. Причем наибольшая извилистость оси заметна в районе участков цветоноса с женскими соцветиями. Углы изгиба оси могут быть достаточно разнообразными, как острыми (38° и более), так и тупыми ($130,5^\circ$ и менее).

Плоды созревают к середине августа. Диаметр соплодий на самой нижней боковой оси соцветия

обычно меньше, чем на остальных, и в среднем составляет $1,88 \pm 0,38$ см. У некоторых растений прослеживается уменьшение диаметра соплодий и количества плодиков в соплодиях на боковых осях соцветия (в акропетальном порядке). Количество соплодий на одном растении колеблется от 2 до 8, реже формируется одно соплодие, и гораздо реже 9–11. Как правило, у подавляющего большинства растений созревают только три-четыре соплодия.

Общее количество плодов в соплодиях составляет 91 ± 32 , из них, как правило, 25 ± 15 мелких и 70 ± 19 крупных. Размеры плодов представлены в таблице 1. На размеры плодов сильно влияет их общее количество в соплодии. Средний вес соплодия составляет $1,92 \pm 0,43$ г, а вес одного плода – $0,0341 \pm 0,0064$ г.

Таблица 1

Размеры плодов

Характеристики плодов	длина плода (мм)	длина столбика (мм)	максимальная ширина (мм)
мелкие плоды	$2,9 \pm 0,4$	$0,6 \pm 0,6$	$2,0 \pm 1,2$
крупные плоды	$6,46 \pm 0,32$	$1,99 \pm 0,17$	$2,99 \pm 0,11$

Плод *Sparganium microcarpum* (Neum.) Raunk. – сухая верхняя псевдоморфная костянка, обратно-пирамидальной формы с округлой верхушкой с заметной перетяжкой. Нижняя пирамидальная часть плода светло-коричневая, слабо сжатая под перетяжкой. Верхняя часть – куполообразная, с продольными ребрами, ниже столбика темно-коричневая; ниже перетяжки плоды имеют 3–4-гранную форму. У зрелых плодов плодущие чешуи кверху сильно лопатчато-расширенные, темно-коричневые, что является одним из главных систематических признаков данного вида. Полное отмирание и разрушение соцветия происходит вместе с первыми заморозками.

Розеточный участок вегетативного и вегетативно-генеративного анизотропного побега несет стеблеродные узловые корни, которые ветвятся

до 2-го порядка. Максимальная длина корней $20,45 \pm 5,72$ см. Общее количество – 107 ± 65 , из них 84 ± 52 тонкие питающие и 18 ± 13 толстые контрактивные. Контрактивные корни в течение вегетационного сезона появляются не у всех растений, что, по-видимому, зависит от характера грунта в местах произрастания. К осени, когда розеточная часть побега начинает погружаться в грунт (на глубину 10–12 см), их количество резко возрастает и обычно составляет чуть более 50% от общего количества корней.

Как мы отмечали выше, розеточный участок вегетативного и вегетативно-генеративного анизотропного побега несет в базальной части длинные коммуникационные корневища. Они образуются экстравагинально и ветвятся до n+1 порядка. Корневища состоят из 7–8 метамеров,

имеют длину $24,00 \pm 10,97$ см, диаметр от 0,4 до 0,8 см и формируют на верхушке молодой розеточный побег.

Длина метамеров корневища изменяется по одновершинной кривой, сначала резко увеличивается (до четвертого метамера включительно), а затем уменьшается. Молодые корневища несут на себе катафиллы белого цвета, которые со временем приобретают бурый цвет и в дальнейшем медленно разрушаются. В пазухах катафиллов в небольших углублениях находятся боковые почки. К осени практически большинство из них образуют клубневидные структуры. Размеры их гораздо меньше, чем у тех, что формируются на концах коротких неветвящихся корневищ.

Особенности строения и формирования всех клубневидных структур сходны, различия заключаются лишь в размерах и емкостях их верхушечной и боковых почек. Так, клубневидная структура на концах коротких неветвящихся корневищ у *Sparganium microcarpum* (Neum.) Raunk. так же, как и у *Sparganium emersum* [1], представляет собой верхушечную почку корневища, ось которой разрастается и паренхиматизируется. Разросшаяся часть включает в себя 2 базальных междоузлия (от 0,6 до 1,3 см длиной) с двумя чешуевидными влагалищными листьями в узлах. Первый из них покрывает первое и часть второго междоузлия, второй – следующее междоузлие и базальную часть верхушечной почки. В пазухах этих листьев находятся почки, способные в благоприятных экологических условиях формировать дочерний клубень. Зрелая верхушечная почка клубневидной структуры к началу сентября имеет емкость 13–14 листовых зачат-

ков, три из которых (при рассмотрении снизу вверх) представлены только влагалищем, которое полностью охватывает последующие фитомеры. Четвертый и последующие зачатки имеют листовую пластинку. Причем в пазухах всех листовых зачатков уже сформированы «дочерние» почки (то есть формируется «почка в почке» [9]), что говорит о том, что ветвление будущего побега наступает очень рано.

Заключение

Суммируя все вышесказанное, отметим, что ко времени цветения исходного монокарпического дициклического среднерозеточного побега на его основе формируется система побегов последовательных порядков разной стадии развития – рамета. Естественное отмирание розеточных участков вегетативного и вегетативно-генеративного анизотропного побегов происходит на третий год.

Таким образом, длительность жизни раметы с сохранением морфологической целостности не превышает 3-х лет. При этом типичное долгоживущее симподиальное корневище – симподий из резидов – геофильных участков побегов последовательных порядков, у *Sparganium microcarpum* так же, как и у *Sparganium emersum*, [3; 4] не формируется. С учетом того, что геофильные участки побегов этого растения выполняют коммуникационную (удлиненная часть в основании монокарпического побега) и запасающую (утолщенный ортотропный розеточный участок) функции, характерные для типичного корневища, мы относим это растение к длиннокорневищным травам. По жизненной форме оно малолетник вегетативного происхождения.

Библиографический список

1. Беляков, Е.А., Лапиров, А.Г. Морфология клубневидных структур *Sparganium emersum* Rehm. [Текст] / Е.А. Беляков, А.Г. Лапиров // Биология внутренних вод: материалы XVI школы-конференции молодых ученых. – Борок. – 2010. – С. 3–8.

2. Лапиров, А.Г. Экологические группы растений водоемов [Текст] / А.Г. Лапиров // Гидробиология:

методология, методы: материалы школы по гидробиологии. – Рыбинск. – 2003. – С. 5–22.

3. Лапиров, А.Г., Беляков, Е.А. Морфология вегетативной и генеративной сферы *Sparganium emersum* Rehm. [Текст] / А.Г. Лапиров, Е.А. Беляков // Гидробиология 2010: I (IV) Международная конференция по водным макрофитам. – Борок; Ярославль, 2010. – С. 181–184.

4. Лелекова, Е.В. Биоморфология водных и прибрежно-водных семенных растений северо-востока Европейской России [Текст] : дис. ... канд. биол. наук / Е.В. Лелекова. – Киров : ВятГГУ. – 2006. – 189 с.
5. Лисицина, Л.И., Флора водоемов волжского бассейна. Определитель сосудистых растений [Текст] / Л.И. Лисицина, В.Г. Папченков, В.И. Артеменко. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2009 – 219 с.
6. Лисицина, Л.И., Папченков, В.Г. Флора водоемов России: Определитель сосудистых растений [Текст] / Л.И. Лисицина, В.Г. Папченков. – М. : Наука, 2000. – 237 с.
7. Папченков, В.Г. О классификации растений водоемов и водотоков [Текст] / В.Г. Папченков // Гидророботаника: методология, методы: Материалы школы по гидророботанике. – Рыбинск. – 2003. – С. 23–26.
8. Серебряков, И.Г. Экологическая морфология растений [Текст] / И.Г. Серебряков. – М. : Высшая шк., 1962. – 377 с.
9. Серебрякова, Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков [Текст] / Т.И. Серебрякова. – М. : Наука, 1971. – 358 с.
10. Экологические проблемы Верхней Волги [Текст] : коллективная монография / В.Г. Папченков // Приложение (состав флоры и фауны Верхней Волги). Высшие растения. – Ярославль : Изд-во ЯГТУ, 2001. – 427 с.