

Iewski J. 1967. Cariological studies on *Nardus stricta* L.//Ibid. Vol. 10, N 1. Söyrinki N. 1938. Studien über die Generative und Vegetative Vermehrung der Samenpflanzen in der alpinen Vegetation Petsamo — Lapplands. I. Allgemeiner Teil//Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo. Vol. 11, N 1. Söyrinki N. 1939. Studien über die Generative und Vegetative Vermehrung der Samenpflanzen in der alpinen Vegetation Petsamo — Lapplands. II. Spezieller Teil//Ibid. Vol. 4, N 1. Turček F. J. 1970. Produkcia a klíčivost semien *Nardus stricta* na Štiavnicku (prispěvek k IBT-PT, Grassland)//Biologia (CSSR). Vol. 25, N 10. Weber W 1961. Grundriss der Biologischen Statistik für Naturwissenschaftler, Landwirte und Mediziner. Jena.

Поступила в редакцию
10.12.86

SEED PRODUCTIVITY OF THE STRICT MAT-GRASS (*NARDUS STRICTA* L.) IN THE UKRAINIAN CARPATHIAN MOUNTAINS

I. V Vainatii

Summary

As a result of long-term studies it has been found that the potential seed productivity of *Nardus stricta* L. increases from the foothills up to the subalpine belt and, then, decreases again in the alpine zone. The number of spikelets per a generative shoot increases in the limits of the subalpine belt from the secondary thickbushy and bog cenoses to the primary woody-shrubby associations. The virtual seed productivity is a stable value only in the piedmont and lower forest belts. In the subalpine and alpine zones this index is very changeable and depends on the temperature and air humidity during the period of seed laying and of the first stages of seed development. Differences between years are much sharper in grass associations where a wider range of temperature fluctuations takes place.

БЮЛ. МОСК. О-ВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ. ОТД. БИОЛ. 1988. Т. 93. ВЫП. 2

УДК 581.41:581.8:582.675.1

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ И РАЗВИТИЯ ВОДНЫХ ЛЮТИКОВ

Р. П. Барыкина

Задача охраны и рационального использования природных ресурсов определяет необходимость всестороннего изучения наряду с другими группами и высших водных растений. Важными компонентами многих водных ценозов выступают представители рода *Ranunculus* L., иногда они образуют и чистые сообщества. Это — преимущественно многолетние укореняющиеся гомофильные или гетерофильные гидато- и аэрогидатофиты, распространенные в озерах, прудах, медленно текущих реках на илистых донных отложениях на глубине 0,5—1,5 м. Биолого-морфологические особенности водных лютиков, несмотря на обширную в целом литературу по гидрофитам, остаются до сих пор слабо освещенными. Наблюдения показывают, что многие из них еще не утратили способность жить в наземных условиях. Под воздействием внешних причин (при резком снижении уровня воды, подсыхании водоема) они, изменив свой внешний облик (рис. 1, А, Г) и внутреннюю структуру, продолжают существовать, образуя наземную и переходные формы (Rossmann, 1854; Ламперт, 1900; Федченко, 1949; Таубаев, 1977; Катанская, 1981).

Уровень адаптивной специализации, степень пластичности в отношении водно-воздушного режима, света, температуры и других экологических факторов неодинаковы у отдельных видов. В связи с этим представляется важным исследование общей картины изменения макро- и микроструктуры растения при переходе к новой среде обитания,

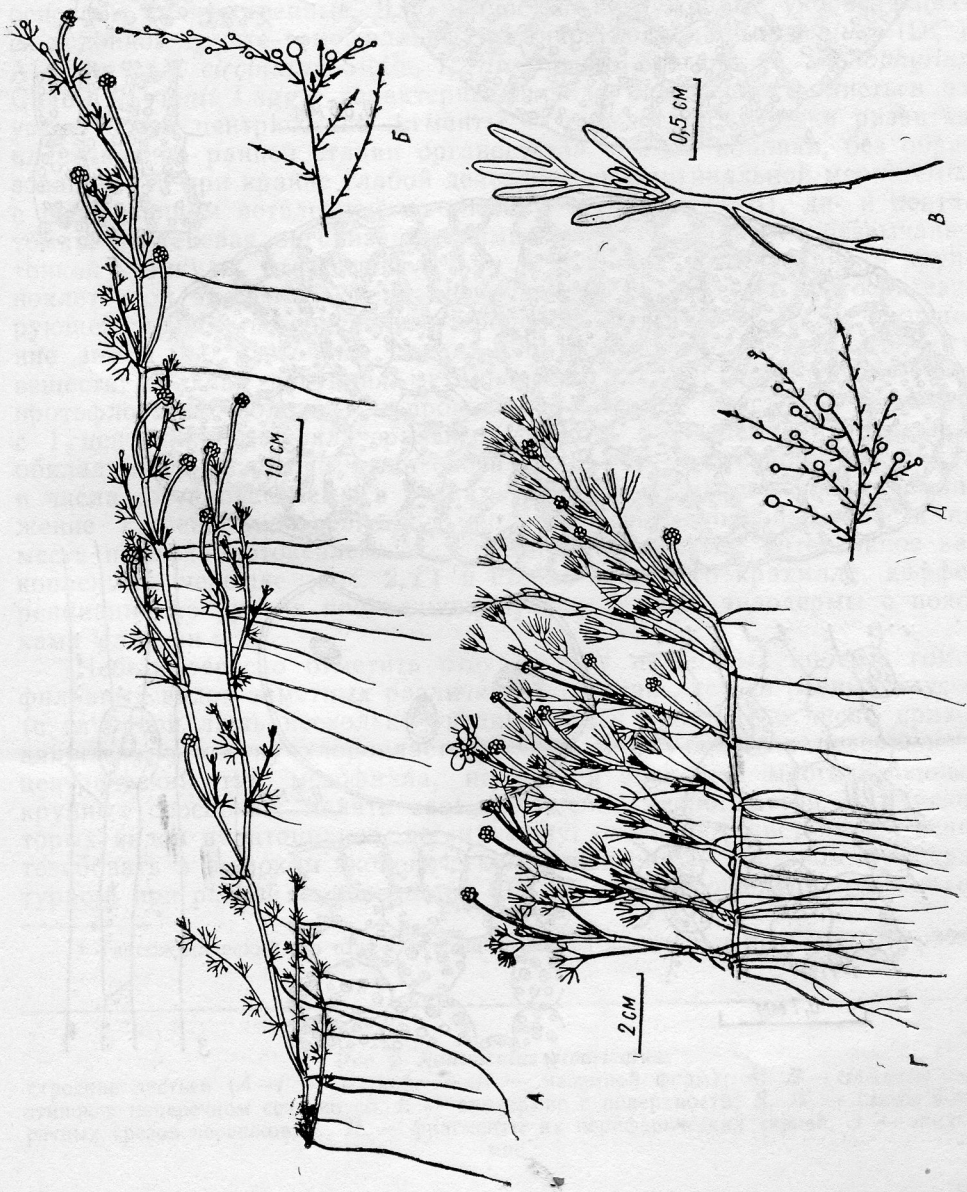
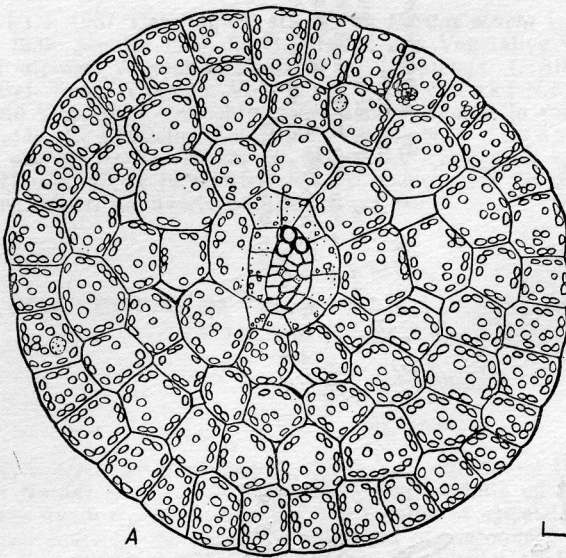
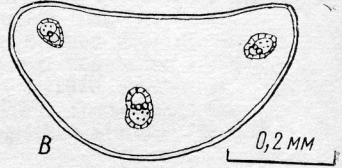


Рис. 1. Водная (А—В) и наземная (Г, Д) формы лютиков: А — *Ranunculus circinatus* (сентябрь); В — схема его побеговой системы; В — проросток; Г — *R. circinatus* (июль); Д — схема ветвления его побега



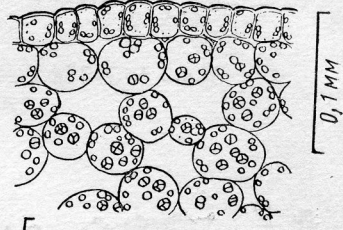
A

0,05 MM



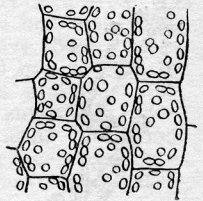
B

0,2 MM

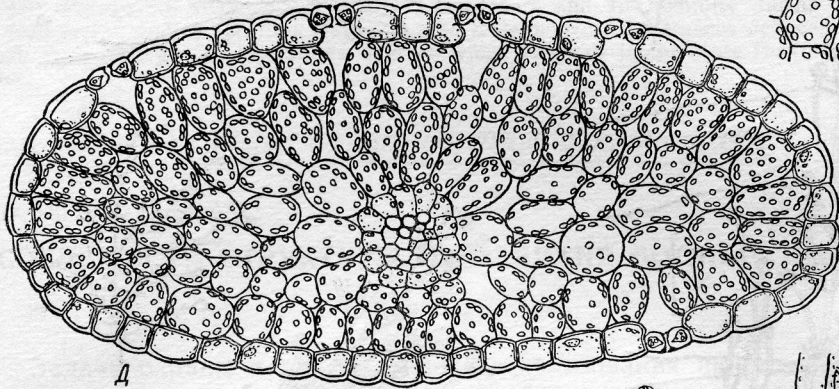


Г

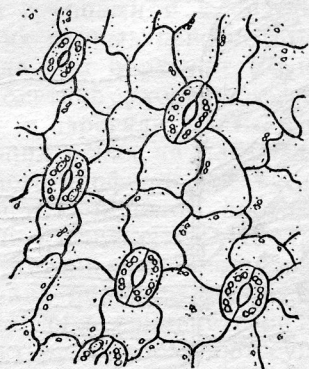
0,1 MM



Б

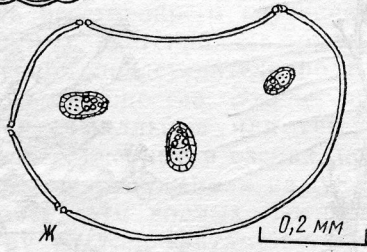


Д



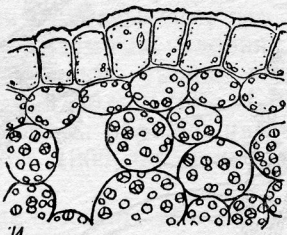
E

0,1 MM

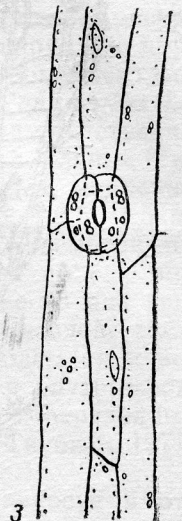


Ж

0,2 MM



И



3

познание динамики этого процесса, выявление стабильных и, наоборот, лабильных признаков организации.

Многолетние виды лютика в ходе приспособления к жизни в водной среде, сохранив ряд общих черт строения с наземными мезо-гигрофильными представителями рода (ползучие побеги с тонкими длинными полыми междоузлиями и относительно небольшим числом преимущественно закрытых коллатеральных проводящих пучков, расположенных в периферической части органа по кругу, выполняющие функции обогащения, возобновления и вегетативного размножения; слабоветвящиеся узловые придаточные корни первичного строения, снабженные корневыми волосками; короткие членики сосудов с простой перфорацией и др.) претерпели и существенные структурные изменения, обеспечивающие быстрый интенсивный рост и размножение в новых условиях существования. Эти адаптивные преобразования в основном количественные. Для полностью погруженных укореняющихся в донном грунте гомофилльных лютиков подрода *Batrachium* (DC.) A. Gray¹ (*R. circinatus* Sibth., *R. divaricatus* Schrank, *R. trichophyllus* Chaix, *R. rionii* Lagg.) характерны сильная рассеченность листьев на узкие, почти центрические сегменты — результат задержки развития пластинок на ранней стадии органогенеза, стадии колонки, без образования или при крайне слабой деятельности маргинальной меристемы, с последующим ветвлением по способу три- (рис. 1, В), ди- и пента-томии, их теневая организация, зимнезеленость, наличие чрезвычайно тонкой кутикулы, отсутствие устьиц и гидрпот, локализация в крупноклеточной эпидерме, специализирующейся в качестве фотосинтезирующей ткани, многочисленных хлоропластов (рис. 2, А, Б), утолщение зимой ее клеточных стенок благодаря отложению пектиновых веществ; сильная редукция механических тканей (отсутствуют тяжи протофлоэмных волокон) и проводящей системы (листовые сегменты с 1 центральным коллатеральным пучком без специализированной обкладки); уменьшение числа слоев (до 2—4) гомогенного мезофилла и числа сосудов ксилемы в пучках (в них преобладает флоэма), снижение степени лигнификации оболочек, возникновение полости на месте первых протоксилемных элементов (рис. 2, В); интенсивное накопление в черешке (рис. 2, Г) и стебле запасного крахмала, дифференциация вокруг их проводящих пучков частной эндодермы с поясками Каспари и др.

Небезынтересно отметить отсутствие у подводных побегов гомофилльных видов заметных различий в строении листьев разных ярусов (с глубиной лишь несколько увеличиваются размеры и число входящих на клетку хлоропластов). Суммарная большая поверхность, центрический тип мезофилла, наличие в эпидерме многочисленных крупных способных менять свое положение хлоропластов, а у некоторых видов и антоцианов, по-видимому, позволяют листьям фотосинтезировать в широком экологическом диапазоне — световом, температурном, при разной концентрации CO₂. В этом отношении заслуживает

¹ Таксономический его статус все еще остается дискуссионным (Cook, 1963, 1966).

Рис. 2. *Ranunculus divaricatus*:

строение листьев (А—Г — водной, Д—И — наземной форм); А, Д — сегменты пластинок в поперечном сечении; Б, Е — эпидермис с поверхности; В, Ж — схемы поперечных срезов черешков; Г, И — фрагменты их периферических тканей; З — эпидермис

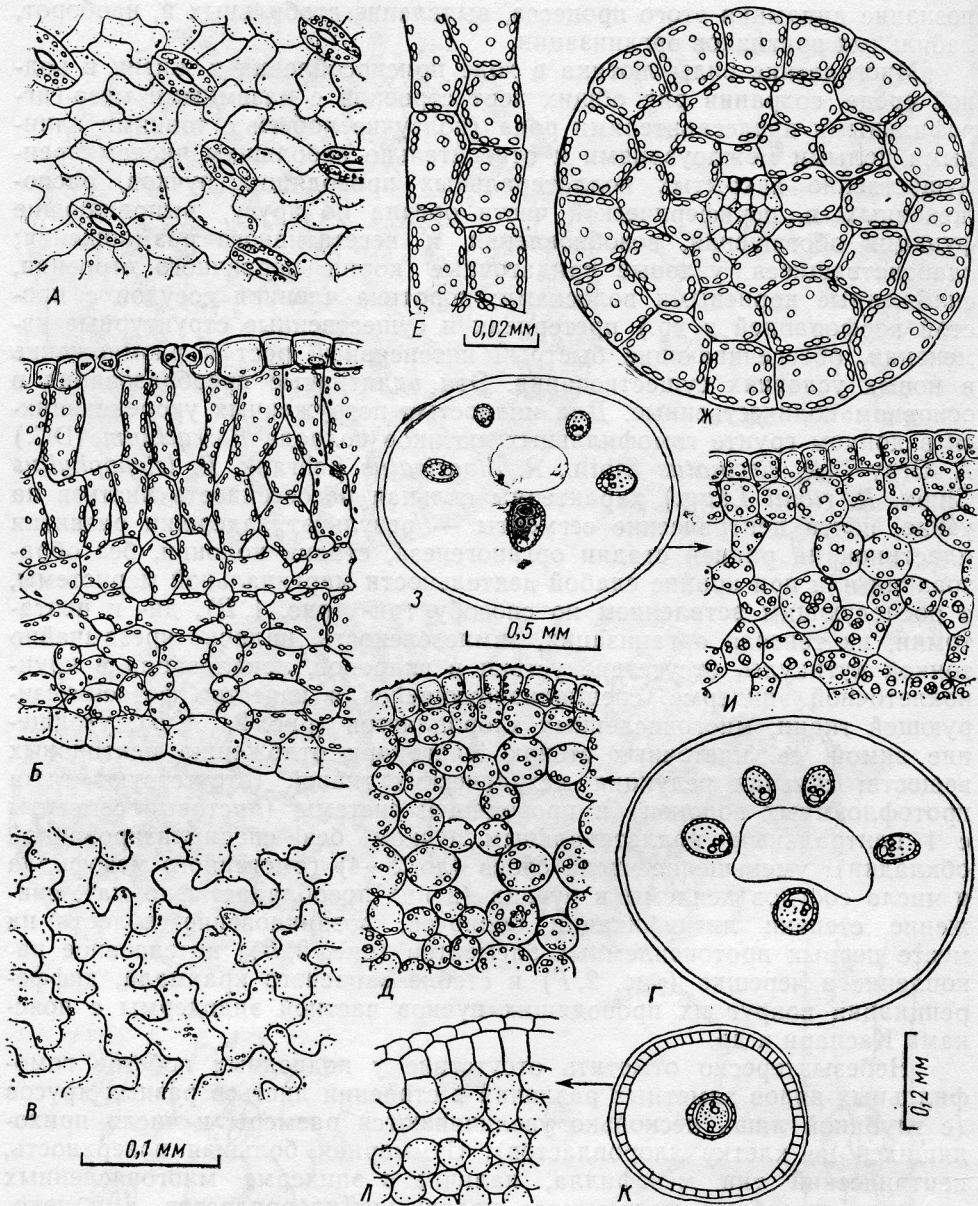


Рис. 3. Анатомическое строение вегетативных органов *Ranunculus peltatus*:
 А—Д — плавающий лист; Е—И — подводный лист; К, Л — корень; А, В, Е — эпи-
 дермис с поверхности; Б, Ж — поперечные срезы пластинок; Г, З — срезы черешков;
 К — то же корня; Д, И, Л — фрагменты их периферических тканей

внимания указание ряда исследователей (Ruttner, 1926; Любименко, 1935, и др.) на то, что оптимум ассимиляции у большинства погруженных растений находится не у поверхности воды, а примерно на глубине 0,5—2,0 м, т. е. в пределах возможного распространения лютиков.

Изменения в морфологии и анатомии корней менее существенны, чем в побеге. Им свойственны слабое развитие корневого чехлика (3—

5 слоев клеток), продолжительное функционирование корневого кармашка, относительно низкая способность к ветвлению и образованию корневых волосков, утрата функции запасаания (рис. 3, К, Л) — последняя осуществляется исключительно побегом.

В то же время структура вегетативных органов гидрофильных лютиков весьма пластична. Она легко может меняться в зависимости от уровня воды, освещенности, температуры, условий почвенного питания (Hegi, 1906—1931; и др.), что ярко проявляется при сравнительном анализе водной, наземной и переходных форм одного и того же вида. Оказавшись в воздушной среде, растения сохраняют тот же тип структурной модели, но становятся более низкорослыми и мелколистными, укорачиваются междоузлия побега, усиливается его ветвление (рис. 1, Б, Д). У гомофильных видов листья по характеру расчленения уклоняются в сторону ювенильных, уменьшается порядок ветвления (с 4—6 порядков до 2) и величина пластохрона (у *R. divaricatus* с 7—10 дней до 5—6), меняется форма поперечного сечения сегментов и черешка, их анатомическое строение (рис. 2, А—И). Вместо округлых теневых листьев с недифференцированным мезофиллом развиваются бифациальные гелиоморфные эпистоматические листья (рис. 2, Д), обеспечивающие при сохранении того же самого числа слоев клеток усиление функции фотосинтеза и газообмена. В условиях более интенсивной инсоляции происходит разрастание адаксиальной поверхности листа, сопровождающееся антиклинальными делениями и вытягиванием в радиальном направлении клеток эпидермы и особенно мезофилла, который приобретает здесь структуру палисадной ткани. Отличительной особенностью мезофилла таких листьев служит его дорсовентральность (разделение на столбчатую и губчатую паренхиму), большая рыхлость, наличие многочисленных крупных хлоропластов. Эпидермальные клетки с заметно утолщенными наружными стенками, мелкокладчатой кутикулой, редкими небольшими размерами хлоропластами; хорошо развиты устьица (до 250—300 на 1 мм² поверхности). Сходные изменения наблюдаются у вновь развертывающихся листьев верхушек побегов погруженных в воду растений, обнажающихся в результате колебания уровня воды.

Однако предел экологической пластичности анатомических признаков листа в этом случае примерно такой же, как у водных гетерофильных лютиков, в частности у *R. gmelinii* DC., *R. peltatus* Schrank (рис. 3, А—И), с их различного строения подводными (цилиндрическими), плавающими (пластинчатыми дорсовентральными эпистоматическими) и надводными (амфистоматическими) листьями, нормально развивающимися в процессе морфогенеза побега².

В укороченных междоузлиях у наземных форм отмечается образование механической ткани, в корнях в большом числе появляются корневые волоски, откладывается некоторое количество запасного крахмала, резко увеличивается число трахеальных элементов (с 2—3 до 7—12); возникают крупные рексигенные воздухоносные полости.

Вынужденный переход к наземному образу жизни сопровождается сокращением жизненного цикла растения; наземные формы живут, как правило, один вегетационный сезон (Федченко, Флеров, 1913).

² Сведения о количественном распределении хлоропластов по отдельным слоям клеток, их величине, степени развития тилакоидной системы, суммарной поверхности пластид в 1 см² подводных, плавающих и надводных листьев некоторых видов лютика содержатся в работах Н. О. Пепеляевой (1983), Т. Р. Милашвили, Ю. В. Гамалея (1985)

Сопоставление гетерофилльных представителей подродов *Batrachium* и *Ranunculus* позволяет заключить, что адаптивные преобразования у тех и других, несмотря на некоторые различия в морфологии и анатомии, в целом носят такой же характер, как и у гомотилльных видов.

Особого внимания заслуживают гетерофилльные лютики, тяготеющие к группе земноводных. Известный интерес представляет *R. polyphyllus* Waldst. et Kit., входящий в состав секции *Xanthobatrachium* (Prantl) Ovcz. (Tutin, 1964) подрода *Ranunculus*, произрастающий на болотах, в заторфовывающихся озерах на глубине до 1 м, по заболоченным берегам водоемов. Наши наблюдения за динамикой природных популяций и биолого-морфологические исследования дают основания считать *R. polyphyllus* однолетним, а не многолетним, как это принято в литературе (Крылов, 1931; Овчинников, 1937; Рычин, 1948), растением, которое в разные годы в соответствии с погодными условиями сезона ведет себя преимущественно либо как гетерофилльный гидрофит, либо как гомотилльный гидрофит, т. е. преобладает то водная, то наземная форма. Первая имеет безрозеточный побег длиной 15—80 см, почти целиком погруженный в воду. В его пределах подводные нитевидные листья, состоящие только из черешка и расположенные мутовками (по 4—15 листьев в каждой), сменяются длинночерешковыми с плавающими продолговато-эллиптическими пластинками, цельными или наверху слегка трехзубчатыми, и далее возвышающимися над водой очередными листьями, из которых верхние — сидячие ланцетные. У наземных форм побег полурозеточный длиной 5—20 см; в розетке 20—30 длинночерешковых трехлопастных листьев, на удлинённой части побега их от 2 до 4; листорасположение очередное. В мелких водоемах нередко встречаются переходные формы между этими двумя модификациями. В структуре вегетативных органов у особей этого вида сохраняется много признаков, характерных для гелофитов. Сходная картина преобразования листьев с переходом от водного к наземному образу жизни и наоборот, была описана Н. Glück (1905) для *Sagittaria sagittifolia* L.

Специализация к водному существованию у *R. polyphyllus* еще не достигла уровня, свойственного видам группы *Batrachium*. В гидрофильной линии эволюции рода *Ranunculus* он занимает более низкую по сравнению с ними ступень. Становление организации типичного водного растения в онтогенезе происходит постепенно. Проростки и ювенильные особи водной и наземной форм морфологически и анатомически почти не различимы. При развитии в воде образованию нитевидных листьев предшествует серия длинночерешковых листьев с небольшими цельными и дву-трехлопастными пластинками. Подводные семядоли имеют на обеих сторонах устьица (в числе 70 на 1 мм² в верхней эпидерме, 30 — в нижней) и терминальную гидатоду с 3—4 отверстиями; первые листья эпистоматические. Клетки эпидермы стебля и дефинитивных листьев мелкие (рис. 4, А—В), с четко выраженной кутикулой, но всегда без хлоропластов, они выполняют лишь покровную функцию. Мезофилл не только плавающих и надводных листьев, но и подводных многослойный. Проводящие пучки листьев (рис. 4, А, Г) и стебли (рис. 4, Д) с хорошо развитыми трахеальными элементами, ксилемная полость, как правило, отсутствует, клетки паренхимной обкладки тонкостенные, без поясков Каспари. Диархные придаточные корни как водной, так и наземной форм (рис. 4, Е, Ж) имеют широкую (7—8-слойную) первичную кору, пронизанную крупными воздухоносными полостями.

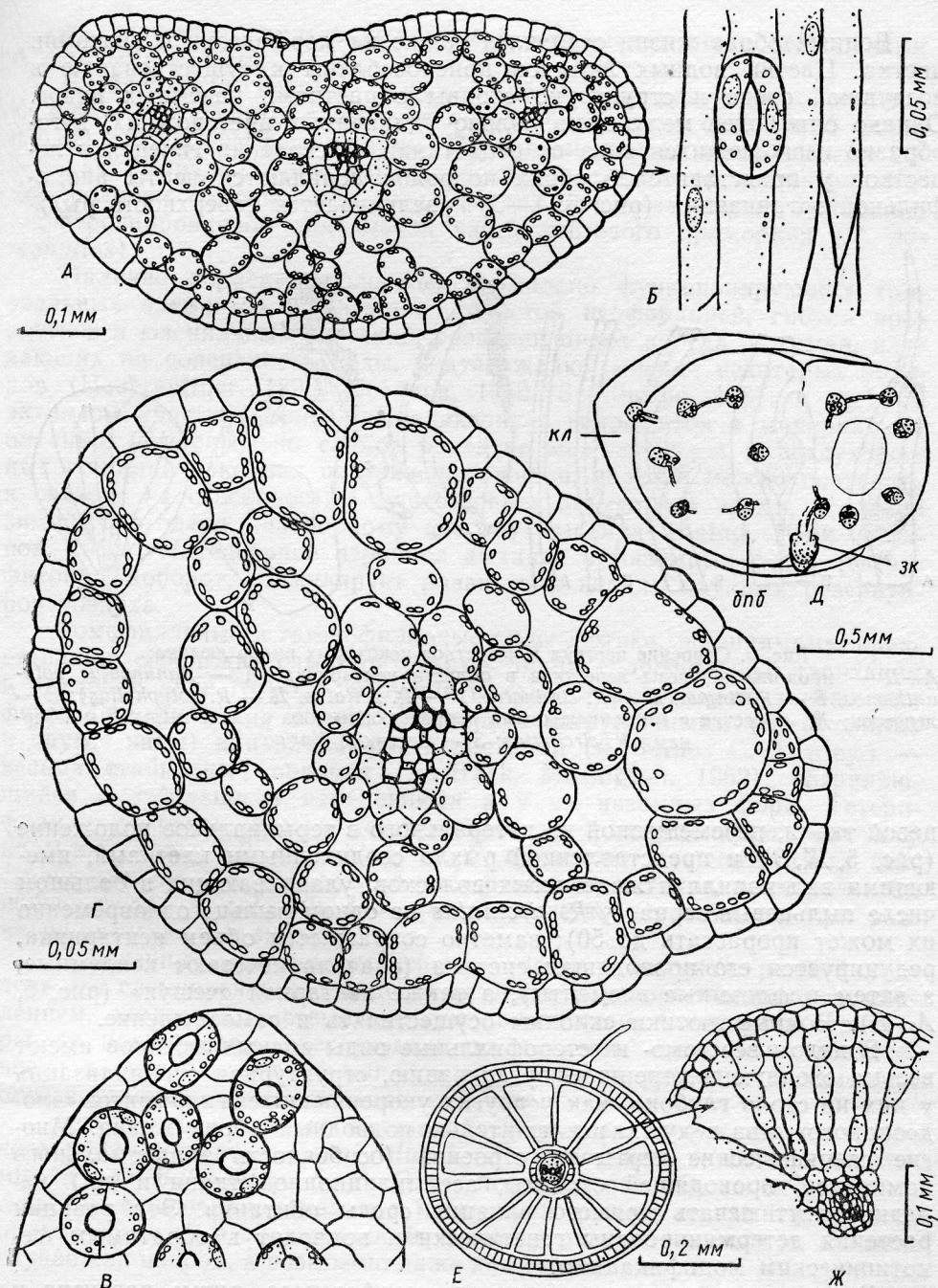


Рис. 4. *Ranunculus polyphyllus*:

А — черешок плавающего листа в поперечном сечении; Б — его эпидермис с поверхности; В — гидатода на верхушке пластинки; Г — поперечный срез подводного листа; Д — участок подводного стебля близ пятого снизу узла с боковым побегом (лпб) в пазухе кроющего листа (кл) и зачатком придаточного корня (зк); Е — схема поперечного среза корня; Ж — фрагмент его строения

Водный образ жизни отразился также на морфологии и анатомии цветка. Цветки водных лютиков приспособлены к существованию в воздушной среде и структурно сходны с цветками наземных видов. Однако они более мелкие, на сильно удлинненных цветоножках, дугообразно изгибающихся вниз по отцветании. В строении гинецея и лепестков у представителей обоих подродов появляются черты анемофильной организации (рис. 5, А—З): увеличивается поверхность рыль-

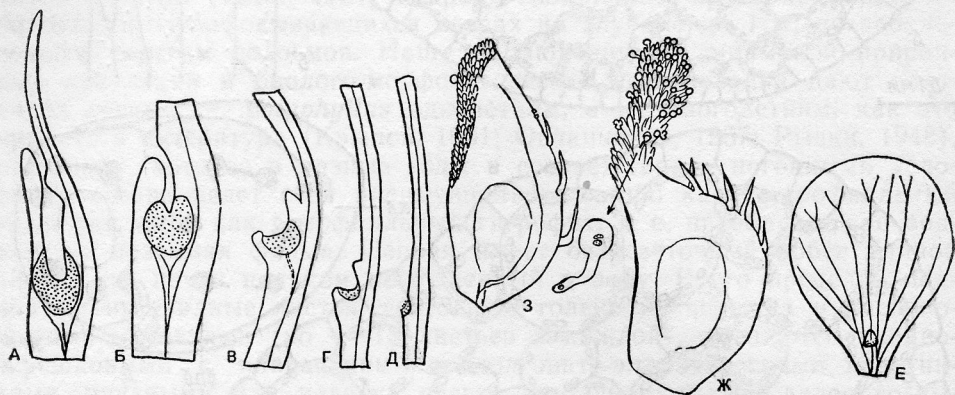


Рис. 5. Строение пестика и лепестков некоторых видов лютика: А—Д — продольные срезы лепестков в области нектарника (А — *Ranunculus polyanthemos*, Б — *R. lingua*, В — *R. circinatus*, Г — *R. peltatus*, Д — *R. polyphyllus*); Е — лепесток; Ж — пестик с многочисленными прорастающими на рыльце пыльцевыми зернами *R. circinatus*; З — пестик *R. lingua*

цевой ткани, перемещенной из латерального в терминальное положение (рис. 5, Ж, З) и представленной рыхло соединенными клетками, имеющими вид папилл и железистых волосков, улавливающих в большом числе пыльцевые зерна (у *R. circinatus* на одном рыльце одновременно их может прорасти до 50); заметно сокращается объем нектарника, редуцируется его проводящая система (сначала исчезают ксилемные, а затем и флоэмные элементы), а также нектарная «чешуя» (рис. 5, А—Е). Водные лютики склонны осуществлять и самоопыление.

В целом все гомо- и гетерофилльные виды водных лютиков имеют весьма сходную внутреннюю организацию, структурная специализация у них не столь глубока, как у других укореняющихся гидрофитов «элодеоидного» типа, ведущих исключительно подводный образ жизни. Многие специфические черты их строения (особенности эпидермального комплекса, проводящей системы, ассимиляционной ткани и др.) нередко несут печать прямого влияния среды обитания. Эти реакции растения детерминированы генетически и приводят к обратимым фенотипическим модификациям.

Основываясь на закономерностях морфогенеза, ритме развития и особенностях анатомического строения, водные лютики можно охарактеризовать как преимущественно многолетние, точнее вегетативно малолетние, теневые зимнезеленые гидрофиты, а их наземные формы — как однолетние световые летнезеленые гидрофиты. Первые обладают высокой корнеобразовательной способностью. Она присуща всем метамерам побега (рис. 1, А), вплоть до самого верхнего, и наиболее полно реализуется во время перезимовки растения, обеспечивая закрепление его в субстрате и вегетативное размножение. У однолетних

видов заложение придаточных корней ограничено лишь несколькими базальными узлами.

Свойственная водным лютикам некоторая редукция отдельных тканей и структурных элементов листа обусловлена остановкой их на ранней стадии дифференциации. Подводные листья представляют собой как бы видоизмененную «юношескую» стадию органогенеза, стадию колонки (большинство гидатофитов) или даже еще не полностью дифференцированной апикальной части листового примордия (*R. polyphyllus*).

Наличие корневых волосков, нормально функционирующих трахеальных элементов, снабженных простой перфорацией, гибель проростков и ювенильных растений, развивающихся иногда из семян, плавающих на поверхности воды, подтверждают мнение некоторых авторов (Nochreutiner, 1896; Потапов, 1950; Sculthorpe, 1967; и др.) об активном участии корней укореняющихся гидрофитов в минеральном питании. Относительно слабое развитие межклетников и воздухоносных полостей в корнях погруженных видов, видимо, можно поставить в связь с их способностью существовать длительное время, особенно зимой, благодаря анаэробному способу дыхания (Laing, 1940; Антипов, 1964). Интенсивное аэробное дыхание у наземных форм (гигрофитов), наоборот, стимулирует развитие в корнях крупных резервуаров воздуха.

Гомофилльные и гетерофилльные виды лютика, по-видимому, представляют собой две самостоятельные линии гидрофильной адаптации в пределах данного рода, берущие начало от равнолистных наземных форм. Гомофиллия у водных лютиков с погруженными (*R. circinatus* и другие виды) или плавающими листьями (*R. natans* С. А. Мей.) — весьма стабильный признак (Bostrack, Millington, 1962), сохраняющийся с небольшими изменениями и у их наземных форм. Гетерофиллия не столь жестко детерминирована и определяется, как и у наземных видов (*R. cassubicus* L., *R. auricomus* L.), совместным действием внутренних (генотип, возраст растения, питание, ритм развития побега и др.) и внешних факторов; она легко утрачивается при развитии растения вне водоема.

Отмеченные особенности строения водных лютиков, разный уровень его специализации у отдельных видов обусловлены их происхождением, экологией, систематическим положением. Специфика структуры, ее пластичность обеспечивают им широкие адаптивные возможности и способствуют повышению устойчивости растения к изменяющимся условиям существования.

Результаты наших исследований свидетельствуют в пользу широкого понимания рода *Ranunculus* L. Водяные лютики, часто выделяемые в род *Batrachium* S. F. Gray, не резко обособлены в морфологическом отношении, связанные с наземными видами сериями переходов практически по всем признакам и могут рассматриваться в лучшем случае как подрод, а возможно даже как секция.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антипов Н. И. 1964. Водно-воздушный режим некоторых водных растений // Бот. журн. Т. 49, № 5. Катанская В. М. 1981. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР Л. Крылов П. Н. 1931. Флора Западной Сибири. Вып. 5. Томск. Ламперт К. 1900. Жизнь пресных вод. Спб. Любименко В. Н. 1935. Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире. М.; Л. Милашвили Т. Р., Гамалея Ю. В. 1985. Особенности пластидного аппарата подводных и надводных листьев двух видов водного лютика // Бот. журн. Т. 27, № 5. Овчинников П. Н. 1937. Род *Ranunculus* L. // Флора СССР Т. 7 М.; Л. Пепеляева Н. О. 1983. Экологические

особенности ассимиляционного аппарата некоторых пресноводных гидрофитов//Продуктив. использование дикораст. и культур. растений. Саранск. Потапов А. А. 1950. Вопросы физиологии и экологии погруженных гидрофитов//Успехи соврем. биологии. Т. 29, вып. 3. Рычин Ю. В. 1948. Флора гидрофитов. М. Таубаев Т. Т. 1977. Флора и растительность сбросовых водоемов Узбекистана//Первая всесоюз. конф. по высш. вод. и прибрежновод. растениям: Тез. докл. Борок. Федченко Б. А. 1949. Высшие растения//Жизнь пресн. вод СССР. Т. 2. М.; Л. Федченко Б. А., Флеров А. В. 1913. Водная флора Европейской России. М. Bostrack J. M., Millington W. F. 1962. On the determination of leaf form in an aquatic heterophyllous species of *Ranunculus*//Bull. Torrey Bot. Club. Vol. 89. Cook C. D. K. 1963. Studies in *Ranunculus* subgenus *Batrachium* (DC.) A. Gray 2. General morphological considerations in the taxonomy of the subgenus//Watsonia. Vol. 5, N 5. Cook C. D. K. 1966. A monographic study of *Ranunculus* subgenus *Batrachium* (DC.) A. Gray//Mitt. Bot. Staatss. München. Bd 6. Glück H. 1905. Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. Teil. 1. Jena. Hegi G. 1906—1931. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Bd 3. Dicotyledones. München. Hochreutiner G. 1896. Etude sur les phanérogames aquatiques du Rhône et du Port de Genève. Part. 2//Rev. gener. Bot. T. 8. Laing H. E. 1940. Respiration of the rhizomes of *Nuphar advenum* and other water plants//Amer. J. Bot. Vol. 27, N 7 Rossmann J. 1854. Beiträge zur Kenntniss der Wasserhahnenfüsse (*Ranunculus* sect. *Batrachium*). Giessen. Ruttner F. 1926. Über die Kohlensäureassimilation einiger Wasserpflanzen in verschiedenen Tiefen des Lunzer Untersees//Internat. Rev. gesamten Hydrobiol. u. Hydrographie. Bd 15, H. 1—2. Sculthorpe C. D. 1967. The biology of aquatic vascular plants. London. Tutin T. G. 1964. Ranunculaceae//Flora Europaea. Vol. 1. Cambridge.

Поступила в редакцию
08.04.87

PECULIARITIES OF STRUCTURE AND DEVELOPMENT OF WATER CROWFOOTS

R. P. Barkina

Summary

Adaptational transformations of macro- and microstructure in homophylic and heterophylic species of the crowfoot were studied in connection with their change for the water way of life. The features of similarity and difference in the two groups have been established. Visible differences in the structure of leaves of different layers have been shown to be absent in completely submerged forms. Changes in the root anatomy are less essential than in the shoot. The features of anemophylic organization appear in the gynoeceum and petal structure. The structure of vegetative organs is quite plastic in hydrophilous crowfoots. Many of them have not lost their ability for living under terrestrial conditions. The forced change for the terrestrial life is accompanied by reducing the plant life cycle to one year. The homophylic and heterophylic crowfoots are two independent lines in hydrophyllous adaptation inside the genus.