



СТРОЕНИЕ ПОБЕГОВЫХ СИСТЕМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *RORIPPA* SCOP. С ПОЗИЦИИ МОДУЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ

С.В. Шабалкина
Н.П. Савиных

ГОУ ВПО «Вятский государственный гуманитарный университет», Россия,
610007, г. Киров,
ул. Ленина, 198

e-mail: botany@vshu.kirov.ru

В работе охарактеризованы жизненные формы *Rorippa amphibia* (L.) Bess., *R. palustris* (L.) Bess., *R. x anceps* (Wahlenb.) Reichenb., описано строение их побеговых систем с использованием трёх категорий модулей: элементарного, универсального, основного. Полученные сравнительные данные позволяют уточнить характеристики описанных видов растений, что важно для таксономических исследований и филогенетических построений.

Ключевые слова: побеговая система, элементарный, универсальный, основной модули, *Rorippa*, жизненная форма.

Введение

Исследование структурной организации растений имеет длительную историю. В ходе развития биоморфологии как науки сформировалось несколько подходов к расчленению их тела. С конца XX века растения оценивают как модульные организмы, при исследовании и описании которых выделяют закономерно повторяющиеся структуры [1, 2, 3, 4]. В последние годы с применением данного подхода охарактеризованы виды рода *Veronica* [3], гидро- и гелофиты [5], некоторые кистекорневые и сплавинообразующие гигрогелофиты [6, 7], столонно-розеточные гидрофиты [8] и другие виды. Данное сообщение посвящено описанию с этих позиций побеговых систем некоторых видов рода *Rorippa*.

Объекты и методы исследования

Объектами исследования стали виды, обладающие довольно близкими экологическими ареалами (рис.): *Rorippa amphibia* (L.) Bess. – жерушник земноводный, *R. palustris* (L.) Bess. – жерушник болотный, *R. x anceps* (Wahlenb.) Reichenb. – жерушник обоюдоострый.

Материал собран в 2007-2010 г.г. на территории Кировской области. Дополнительно проанализировано строение особей и побегов по образцам в Гербариях Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН (SYKO), Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), Московского педагогического государственного университета (MOSP) и Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН (IBIW), Марийского государственного университета (YOLA, г. Йошкар-Ола). По каждому виду изучено не менее ста растений в природных условиях и не менее тысячи гербарных листов.

R. amphibia – европейско-североафрикано-западно среднеазиатский вид [9, 10], в северной Америке и Австралии отмечается как заносное растение [11]. В Кировской области встречается достаточно редко [12]. По классификации растений водоёмов и водотоков *R. amphibia* входит в состав экологической группы гигрогелофитов [13] – растений уреза воды, характерных для низких уровней береговой зоны затопления, растёт на глубине 10-40 см в проточных и стоячих водоёмах. Растение встречается также в канавах, по берегам небольших рек [14], на зарастающих мелководьях прудов, по окраинам болот, на заливных лугах у воды и в воде [15].

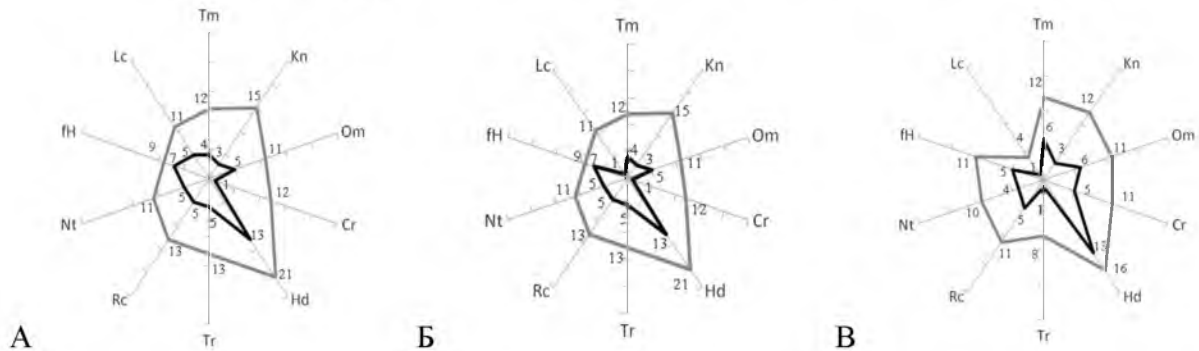


Рис. Амплитуда экологического ареала (согласно экологическим шкалам [16]):
 А – *Rorippa amphibia*; Б – *R. palustris*; В – *R. x anceps*.

Условные обозначения: *Tm* – термоклиматическая; *Kn* –континентальности климата; *Om* – омброклиматическая аридности-гумидности; *Cr* – криоклиматическая; *Hd* – увлажнения почв; *Tr* – солевого режима почв; *Rc* – кислотности почв; *Nt* – богатства почв азотом; *fH* – переменности увлажнения почв; *Lc* – освещённости-затенения.

R. palustris – циркумбореальный вид аркто-умеренных широт [9], космополит умеренных и материковых арктических широт Северного полушария [11, 17]. В Кировской области отмечается часто [12]. *R. palustris* произрастает во влажных местообитаниях: на лугах в поймах низкого уровня (чаще всего осоковых), в зарослях кустарников и травянистой растительности, на песчаных, глинистых и каменистых отмелях, по берегам рек, стариц, озёр и небольших водоёмов, реже – на лесных и тундровых болотах. Нередко отмечается по сырым полям в посевах озимых и яровых культур, на залежах и паровых полях, изредка в пропашных культурах и на огородах, иногда по обочинам дорог, вдоль железнодорожной насыпи, по канавам, сырым вырубкам, на мусорных местах [18].

R. x anceps – евро-западноазиатский вид [9], на территории Кировской области встречается очень редко [12]. Растение произрастает по заливным лугам, берегам рек и других водоёмов, на песчаных залежах, во влажных сорных местах.

Два последних вида Папченковым В. Г. [19] отнесены к гигрофитной экологической группе – растениям сырых местообитаний, занимающим средние уровни береговой зоны затопления, заходящих довольно часто в воду у низких топких берегов.

Модульная организация у этих растений описана с позиций Н. П. Савиных [3, 20, 4] с использованием трёх категорий модулей. *Элементарный модуль (ЭМ)* – элементарный метамер – участок побега из узла, нижележащего междуузлия, листа, пазушной почки или её производных. При описании их дополнительно учитывали длину междуузлия (короткое или длинное), тип листьев (верховой, срединной, низовой формаций), наличие придаточных корней. Разнообразные сочетания элементарных метамеров образуют модуль следующего порядка сложности, элементарную биоморфологическую единицу побеговой системы – *универсальный модуль (УМ)* – одноосный побег¹ [21], образованный в результате деятельности одной апикальной меристемы. На основе универсального модуля или его части формируется *основной модуль (ОМ)* – это пространственно-временная структура, повторяющаяся у зрелых генеративных особей, элементарная биоморфологическая единица особи.

¹ У некоторых видов в результате раннего ветвления к концу моноподиального нарастания формируется система побегов. Это – система зрелого моноподиального побега [22], принимается также у трав с монокарпическим побегом как универсальный модуль.



Результаты и их обсуждение

R. amphibia в природе существует в виде нескольких жизненных форм: 1) поликарпический вегетативно-подвижный малолетник вегетативного происхождения с ранней полной специализированной морфологической дезинтеграцией, с лежащими озимыми или дициклическими полурозеточными монокарпическими побегами; 2) моноцентрический двулетник-монокарпик с дициклическими полурозеточными монокарпическими побегами; 3) поликарпический корнеотпрысковый вегетативно-подвижный малолетник с ранней полной морфологической дезинтеграцией; 4) поликарпический вегетативно-подвижный замещающий малолетник с лежащими полурозеточными озимыми или дициклическими монокарпическими побегами. Последняя жизненная форма сочетает признаки моноцентрических и явнополицентрических растений. Моноцентричность обеспечивается образованием побегов замещения в типичной для трав зоне возобновления материнского побега, вегетативная подвижность и полицентричность – путём формирования диаспор из почек удлинённых частей побега и морфологической дезинтеграцией. Согласно биологическим типам *C. Raunkiaer* [23] – гелофит, или гемикриптофит.

На уровне ЭМ описаны 14 вариантов метамеров (табл.).

Выделение УМ у этого вида затруднено из-за раннего пробуждения почек на удлинённой части монокарпического побега и формирования системы зрелого моноподиального побега. Она представлена системой озимого, ди- или трициклического полурозеточного монокарпического побега с боковыми вегетативными розеточными побегами на удлинённой и укороченной частях побега. УМ и ОМ в данном случае совпадают.

Розеточные побеги в составе основного модуля или как самостоятельные особи после перезимовки можно рассматривать и как универсальные модули (в случае, если растение не переходит в фазу цветения и плодоношения), и как этап в развитии типичного универсального модуля.

В ряде случаев на верхушке полурозеточного дициклического побега одновременно с развитием розеточных побегов на удлинённой части формируется верхнерозеточный вегетативный участок. Из его почки на следующий год возможно развитие удлинённого фрагмента вегетативно-генеративного побега; при этом базальная часть в виде полурозеточного (нижнерозеточного) отмирает, а в составе клона присутствуют типичные полурозеточные вегетативно-генеративные побеги. В том случае, если нарастание побега заканчивается формированием верхнего розеточного участка, УМ и ОМ возможно признать систему временно-верхнерозеточного вегетативного побега с боковыми вегетативными розеточными побегами.

Таким образом, элементарная единица побеговой системы (УМ) *R. amphibia* представлена тремя вариантами, элементарная единица особи (ОМ) – двумя.

R. palustris существует в виде 1) ярового монокарпика, терофита; 2) озимого или двулетнего монокарпика, гемикриптофита; 3) корнеотпрыскового поликарпика, геофита или гемикриптофита. Побеги у всех жизненных форм ортотропные полурозеточные моно, озимые или дициклические.

На уровне ЭМ мы выделяем 9 вариантов (табл.). УМ представлен одним вариантом и соответствует одноосному побегу из 8-14 метамеров с различной степенью разветвлённости. Система может быть двух реже трех порядков ветвления. При этом число метамеров побегов второго порядка уменьшается акропетально, а развиваются они базипетально.

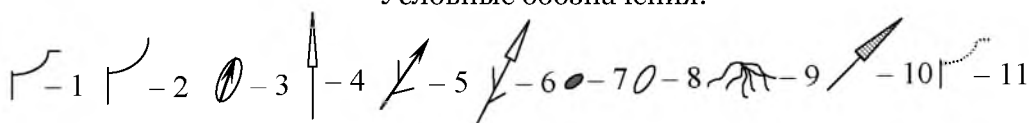
ОМ у этого вида, как и у всех монокарпиков, совпадает с универсальным, всегда один – в виде системы зрелого моноподиального побега, представленного полурозеточным побегом с боковыми осями последовательных порядков ветвления.

Таблица

Строение элементарных модулей у модельных видов

№ п/п	Характеристика элементарного модуля	Рисунок	Модельные виды		
			Rorippa amphibia	Rorippa palustris	Rorippa x aniceps
1	2	3	4	5	6
1	Короткое междоузлие (КМ), узел с отмершим листом срединной формации и почкой возобновления		+		+
2	КМ, узел с листом срединной формации и вегетативным удлинённым побегом			+	
3	КМ, узел с листом срединной формации и вегетативно-генеративным побегом			+	
4	КМ, узел с листом переходного типа ¹ и кистью		+		
5	КМ, узел с листом срединной формации и сериальным комплексом из вегетативного и вегетативно-генеративного побега			+	
6	Длинное междоузлие (ДМ), узел с листом срединной формации и нереализованной почкой			+	+
7	ДМ, узел с листом срединной формации и вегетативным побегом				+
8	ДМ, узел с листом срединной формации или переходного типа и вегетативно-генеративным побегом		+	+	+

Условные обозначения:



1 – лист срединной формации; 2 – лист переходного типа; 3 – почка возобновления; 4 – кисть; 5 – вегетативный побег; 6 – вегетативно-генеративный побег; 7 – нереализованная почка; 8 – вегетативный розеточный побег; 9 – система придаточных корней; 10 – недоразвившийся вегетативно-генеративный побег; 11 – отмерший лист.

¹ Здесь и далее лист переходного типа между листьями срединной и верховой формаций – зелёного цвета, сидячий, но листовая пластинка значительно меньше по размеру таковой листьев срединной формации. Согласно И. Г. Серебрякову [24] верховые листья развиваются в области соцветия, дифференциация листа выражена слабо или отсутствует, окраска белая или приближается к таковой околоцветников; срединные листья расположены в средней части побега, ассимилирующие, зелёного цвета, наиболее дифференцированы на листовую пластинку и черешок. Поскольку описанные нами листья имеют переходное строение, но при этом расположены в области объединённого соцветия – синфлоресценции [25], мы их назвали листьями переходного типа.



Окончание таблицы

1	2	3	4	5	6
9	ДМ, узел с листом переходного типа и генеративным побегом		+	+	+
10	ДМ, узел с листом срединной формации и вегетативным розеточным побегом		+		
11	ДМ, узел с листом переходного типа серийный комплекс из 2 кистей		+	+	
12	ДМ, узел с листом срединной формации, вегетативным розеточным побегом и системой придаточных корней		+		
13	ДМ, узел с листом срединной формации, вегетативно-генеративным удлиненным побегом и системой придаточных корней		+		
14	ДМ, узел с листом переходного типа, вегетативно-генеративным побегом и системой придаточных корней		+		
15	ДМ, узел с листом срединной формации, серийным комплексом из вегетативно-генеративного удлиненного и вегетативного розеточного (или удлиненного ¹) побегов и системой придаточных корней (или без них)		+	+	+
16	ДМ, узел с листом переходного типа, серийным комплексом из вегетативно-генеративного и вегетативного розеточного побегов и системой придаточных корней		+		
17	ДМ, узел с листом срединной формации и вегетативно-генеративным побегом и почкой				+
18	КМ, узел с листом срединной формации и серийным комплексом из 2 вегетативных почек		+		
19	ДМ, узел с листом переходного типа и серийным комплексом из вегетативного розеточного (или удлиненного) побегов и кисти и системой придаточных корней (или без них)		+	+	+
20	ДМ, узел с листом срединной формации и недоразвившимся вегетативно-генеративным побегом		+		+

Жизненная форма *R. x anceps* – 1) поликарпический вегетативно-неподвижный моноцентрический стержнекорневой многолетник с ортотропными озимыми или ди-

¹ Здесь и далее вариант, указанный в скобках относится к видам: *Rorippa palustris* и *R. x anceps*.



циклическими полурозеточными монокарпическими побегами, гемикриптофит; 2) поликарпический вегетативно-подвижный явнополицентрический корнеотпрысковый малолетник вегетативного происхождения с ортотропными озимыми или дициклическими полурозеточными монокарпическими побегами, геофит, или гемикриптофит. В первом случае побеговая система имеет вид нескольких симподиев из резидов побегов последовательных порядков ветвления, образованных основаниями или (и) первым метамером удлинённой части озимых или дициклических полурозеточных монокарпических побегов, объединённых главным корнем.

На уровне ЭМ описано 9 вариантов. УМ представлен монокарпическим побегом из 16-30 метамеров с различной степенью разветвлённости, или розеточным побегом, если растение не переходит в фазу цветения и плодоношения. ОМ – симподий чаще монохазий.

Заключение

У исследуемых видов описаны различные элементарные модули, однотипных насчитывается всего 4 варианта (табл.). Наибольшее их многообразие у *R. amphibia* связано, вероятно, с произрастанием в условиях переменного увлажнения, а набор их у особи зависит от скорости изменения уровня воды в водоёме. Универсальный модуль представлен системой зрелого моноподиального побега (у всех видов), или розеточным вегетативным побегом (у *R. amphibia* и *R. x anceps*); основной – системой зрелого моноподиального полурозеточного побега (у *R. amphibia* и *R. palustris*), системой временноверхнерозеточного побега (у *R. amphibia*), симподием (у *R. x anceps*).

Не смотря на разнообразие географического ареала, местообитаний исследуемых видов, их объединяет следующее: формирование адвентивных почек на корнях растений, моноцентричность, единое строение полурозеточного побега. Особенности жизненных форм у рассмотренных видов *Rorippa* позволяют предположить трансформации биоморф в роде в зависимости от условий обитания в трёх направлениях: поддержание корнеотпрысковости (во влажных условиях и на лёгких почвах) и стержнекорневой биоморфы (в менее увлажнённых местообитаниях); возникновение вегетативной подвижности, вегетативного размножения и монокарпичности рамет при сохранении поликарпичности особи в целом (в условиях переменного увлажнения); формирование монокарпиков (на песках и пляжах по берегам рек).

Список литературы

1. Антонова И. С., Лагунова Н. Г. О модульной организации некоторых групп высших растений // Журн. общ. биол. – 1999. – Т. 60, № 1. – С. 49-59.
2. Марфенин Н. Н. Концепция модульной организации в развитии // Журн. общ. биол. – 1999. Т. 60, № 1. – С. 6-17.
3. Савиных Н. П. Биоморфология вероник России и сопредельных государств: Автореф. дисс. д-ра биол. наук. – М., 2000. – 32 с.
4. Савиных Н. П. Модульная организация растений // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Т. V. Йошкар-Ола, 2007. – С. 15-34.
5. Лелекова Е. В. Биоморфология водных и прибрежно-водных семенных растений северо-востока Европейской России: Автореф. дисс....канд. биол. наук. – Пермь, 2006. 21 с.
6. Мальцева Т. А. Побеговая система *Caltha palustris* L. с позиций модульной организации // Вестник ТвГУ. – 2008. – Вып. 9, № 25 (85). – С. 134-138.
7. Вишницкая О. Н. Биоморфология некоторых сплавинообразующих гигрогелофитов: Автореф. дисс. канд. биол. наук. – Сыктывкар, 2009. – 21 с.
8. Петухова Д. Ю. Биоморфология столонно-розеточных гидрофитов: Автореф. дисс. канд. биол. наук. – Сыктывкар, 2008. – 20 с.
9. Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений северо-западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская обл.). – Спб.: Изд-во СПХФА, 2000. – 781 с.
10. Васильченко И. Т. Род 587. Жерушник – *Rorippa* Scop. / Флора СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1939. – Т. 8. – С. 135-141.
11. Дорофеев В. И. Крестоцветные (*Cruciferae* Juss.) европейской России / *Turczaninowia*, 2002. – Т. 5, Вып. 3. – С. 97-100.
12. Тарасова Е. М. Флора Вятского края. Сосудистые растения. – Киров: «Кировская обл. типография», 2007. – Ч. 1. – 440 с.



13. Папченков В. Г. О классификации макрофитов водоёмов // Экология. – 1985. – № 6. – С. 8-13.
14. Маевский П. Ф. Флора средней полосы Европейской части СССР. – Л., 1964. – 880 с.
15. Лисицына Л. И., Папченков В. Г., Артеменко В. И. Флора водоёмов волжского бассейна. Определитель сосудистых растений. – М., 2009. – 219 с.
16. Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. – 197 с.
17. Дорофеев В. И. Род *Rorippa* (*Brassicaceae*) во флоре Кавказа // Бот. журн. – 1998. – Т. 83, № 8. – С. 98-106.
18. Флора европейской части СССР / Отв. ред. Ан. А. Федоров. – Л.: Наука, 1979. – 355 с.
19. Папченков В. Г. Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья: Монография. – Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. – 200 с.
20. Савиных Н. П. Модули у растений // Межд. конф. по анатомии и морфологии растений (Санкт-Петербург, 14-18/X 2002 г.). – СПб, 2002. – С. 95-96.
21. Гатцук Л. Е. Геммаксиллярные растения и система соподчинённых единиц их побегового тела // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1974. – Т. 79, Вып. 1. – С. 100-113.
22. Савиных Н. П. Побегообразование и большой жизненный цикл *Veronica officinalis* L. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1978. – Т. 83, Вып. 43. – С. 123-133.
23. *Raunkiaer C.* Types biologiques pour la geographie botanique // Forhandbinger Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs. – 1905. – Т.5. – Р. 347-437.
24. Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. – М.: Сов. Наука, 1952. – 391 с.
25. *Troll W.* Die Infloreszenzen. – Jena: Fischer Verlag, 1964. – I Band. – 615 s.

THE CONSTRUCTION OF BINE SYSTEMS OF SOME SPECIES OF RORIPPA SCOP. FROM THE PERSPECTIVE OF MODULAR ORGANIZATION

S.V. Shabalkina
N.P. Savinykh

*SOE VPO «Vyatka State
University of Humanities», 198,
Lenin St., Kirov, 610007, Russia*

e-mail: botany@vshu.kirov.ru

In the publication the existential forms of *Rorippa amphibia* (L.) Bess., *R. palustris* (L.) Bess., *R. x anceps* (Wahlenb.) Reichenb., are defined, the construction of their bine systems using 3 categories of modules: elementary, universal, basic is described. The acquired comparative facts let define more precisely the specification of described species of plant, that is important for taxonomic investigations and phylogenetic constructions.

Keywords: bine system, elementary, universal, basic modules, *Rorippa*, existential form.