

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 581.44

ПОБЕГООБРАЗОВАНИЕ У ГОРЦА ЗЕМНОВОДНОГО *Persicaria amphibia* (L.) Delarb. С ПОЗИЦИЙ МОДУЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ

© 2019 г. Е. В. Лелекова¹, *, Н. П. Савиных¹

¹Вятский государственный университет, 610000 Киров, ул. Московская, 36, Россия

*e-mail: LelekovaEV1980@mail.ru

Поступила в редакцию 07.02.2018 г.

После доработки 12.07.2018 г.

Принята к публикации 01.08.2018 г.

Проведен биоморфологический анализ трех биоморф *Persicaria amphibia* (L.) Delarb., отличающихся особенностями побегообразования в разных условиях среды с позиций системного подхода и модульной организации. Побеговые системы всех биоморф формируются по симподиальной длиннопобеговой модели побегообразования и сложены однотипными элементарными модулями. Универсальные модули в различных местообитаниях представлены монокарпическими побегами возобновления, силлептическими, а также побегами с неполным циклом развития. Вариативность побеговых систем определяется модульной организацией и демонстрирует пластичность габитуса *P. amphibia*.

Ключевые слова: водные растения, монокарпический побег, структурно-функциональные зоны, модульная организация, морфологическая дезинтеграция, биоморфология, биоморфа, жизненная форма

DOI: 10.1134/S0320965219030136

ВВЕДЕНИЕ

К настоящему времени достаточно хорошо изучены биоморфологические особенности и индивидуальное развитие многих наземных трав. Водные и прибрежно-водные растения рассматриваются, в основном, в течение последнего столетия [2, 5, 8–10, 12, 25 и др.]. Показано, что многие из них способны существовать в местах с различными условиями увлажнения и очень пластичны: на основе одного генотипа формируются особи с разными габитусами. Поэтому, в отличие от травянистых мезофитов и ксерофитов, прибрежно-водные растения часто встречаются в виде нескольких биоморф. Эта особенность обеспечивает им возможность продолжать развитие в меняющихся условиях, длительно сохраняться на однажды занятых территориях и расселяться в пространстве и времени.

Изучение структурной организации и биологии растений с широким спектром местообитаний и расширение представления о механизмах и способах адаптации организмов – одна из основных задач биоморфологии и экологии в целом. Поэтому объектом исследования выбран горец земноводный *Persicaria amphibia* (L.) Delarb. Он произрастает в воде, в условиях прибрежий, по берегам среди травянистой растительности и на суше. Особи водной формы встречаются чаще, именно они цветут и способны обеспечивать семенное воспроизведение ценопопуляций.

Цель работы – изучение и сравнение биоморфологии особей *P. amphibia*, растущих в воде и на суше, для оценки приспособленности к жизни в разнообразных по степени увлажнения/обводнения и уровня воды водоемах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

P. amphibia – голарктический вид [4]. Материал для изучения собирали в ходе обследований прибрежных мелководий, водоемов со стоячей и медленно текущей водой, берегов водоемов и водотоков различного типа с прилегающими к ним влажными, обычно затопляемыми лугами, в центральных и южных районах Кировской обл.

Для уточнения деталей структурной организации побеговых систем дополнительно использовали образцы Гербария Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН и гербарной коллекции кафедры биологии и методики обучения биологии Вятского государственного университета.

Биоморфологический анализ побеговых систем *P. amphibia* проводили с учетом представлений о растениях как целостном организме [27]. Структуру особей рассматривали с позиций системного подхода [19] и модульной организации [15, 16]. Для этого использовали представления о трех категориях модулей и разнообразии их вариантов. Основной модуль, пространственно-вре-

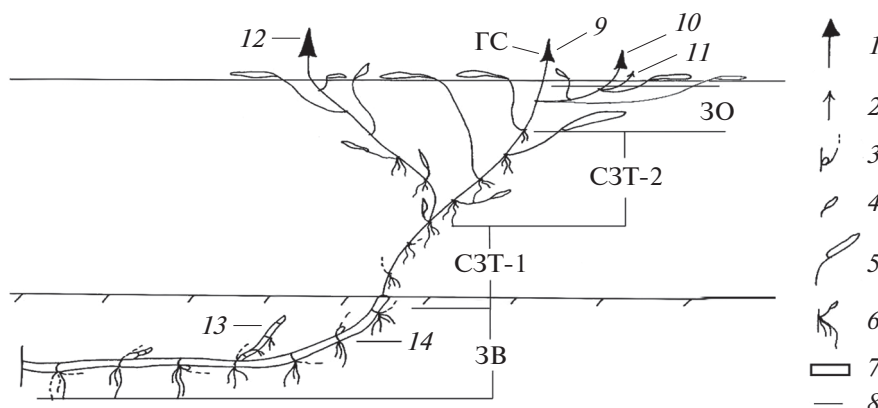


Рис. 1. Монокарпические побеги возобновления (МПВ) и силлептические побеги (МСП) *P. amphibia*. 1 – соцветие; 2 – вегетативный побег; 3 – почка в пазухе чешуевидного листа; 4 – погруженный лист; 5 – плавающий лист; 6 – придаточные корни; 7 – многолетние структуры; 8 – однолетние структуры; 9 – терминальное соцветие МПВ n -го порядка; 10 – МСП-2 $n + 1$ -го порядка; 11 – вегетативный силлептический побег $n + 2$ -го порядка; 12 – МСП-1 $n + 1$ -го порядка; 13 – МПВ $n + 1$ -го порядка в стадии геофильного побега; 14 – геофильный участок МПВ n -го порядка; ЗВ – зона возобновления; СЗТ-1 – средняя зона торможения-1; СЗТ-2 – средняя зона торможения-2; ЗО – зона обогащения; ГС – главное соцветие.

менную структуру, формирующуюся на основе целого универсального модуля или его части и закономерно повторяющуюся в строении зрелых генеративных особей, у этого вида сложно охарактеризовать в виду ранней морфологической дезинтеграции и трудностей изъятия целостного организма, особенно из донного грунта. Универсальный модуль – одноосный побег, образованный в результате деятельности одной апикальной меристемы путем последовательного формирования элементарных модулей. Элементарный модуль – участок побега с узлом, листом, пазушной почкой (или ее производным) и нижележащим междоузлием.

Основные методы исследования: разработанный И.Г. Серебряковым [19, 21] на базе сравнительно-морфологического анализа способ описания конкретных структур; ритмологический [18, 20]; биоморфологический [23].

Особенности побеговых систем оценивали по аналогии с таковыми у трав мезофитов: строение монокарпических побегов, степень их структурно-функциональной зональности (по [3] и [30]), развитие их (по [20] и [22]), тип и механизм морфологической дезинтеграции (по [24]).

Габитус растения характеризовали в соответствии с предложенным ранее алгоритмом описания жизненных форм водных и прибрежно-водных растений [16]: с учетом числа плодоношений, длительности жизни, степени вегетативной подвижности и воздействия особей на среду обитания, длительности жизни надземных осей и листьев, типа подземных органов у многолетников и малолетников вегетативного происхождения, типа побега по длине междоузлий и положению в

пространстве. Жизненная форма оценена также с учетом подходов Раункиера [28].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Водная форма *P. amphibia* встречается в медленно текущих или стоячих водах: реках, старицах, озерах, прудах. Побеговая система образуется в результате симподиального нарастания и ветвления исходного побега (рис. 1). Она состоит из удлинённых моно- и дициклических монокарпических побегов возобновления (МПВ), монокарпических силлептических побегов двух типов (МСП-1 и МСП-2) и побегов с неполным циклом развития (ПНЦ), не переходящих в фазу бутонизации, цветения и плодоношения. Все вышеперечисленные побеги отличаются по периоду покоя почек, из которых образуются.

МПВ формируются из почек регулярного возобновления на геофильном участке такого же побега предыдущего порядка ветвления. *Фаза почки* продолжается от 10 мес до ≥ 1 года. Анализ побеговых систем и их развития показал, что в первый год у одного МПВ трогаются в рост, в основном одна–три почки на геофильном участке, остальные остаются в покое.

Фаза геофильного побега длится 11–12 мес. В это время из почки возобновления формируется геофильный участок до ≥ 50 см длиной и ~ 0.6 см толщиной. На верхушке располагается небольшая промежуточная почка, покрытая чешуевидными листьями. Эта часть МПВ сложена однотипными элементарными модулями с длинным междоузлием и чешуевидным листом, в пазухе которого находится почка. В виде такого гео-

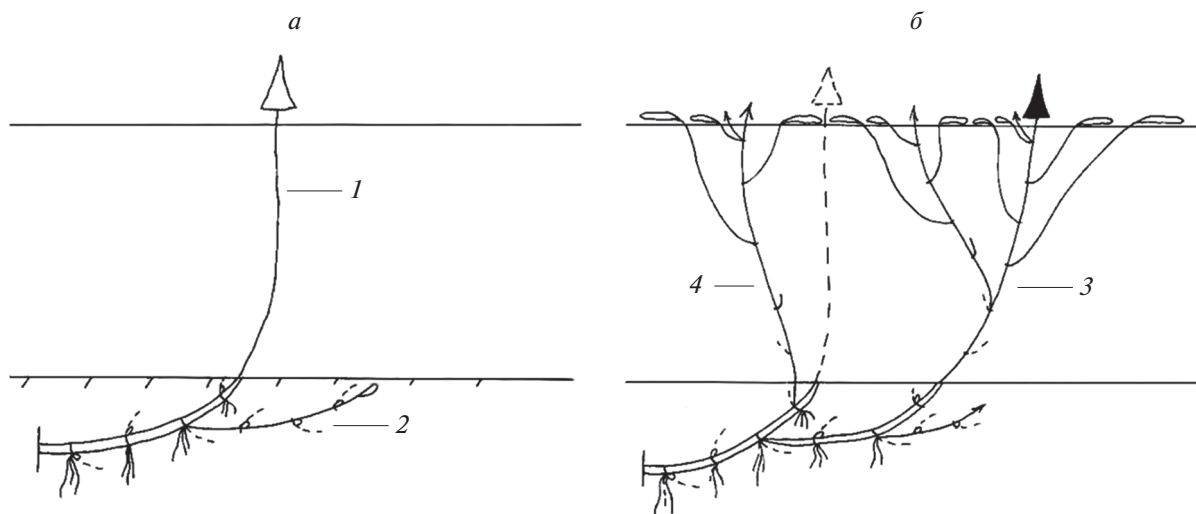


Рис. 2. Развитие монокарпического побега возобновления *P. amphibia*: а — конец вегетационного периода; б — середина следующего вегетационного периода. 1 — МПВ n -го порядка; 2 — МПВ $n + 1$ -го порядка в стадии геофильного побега; 3 — МПВ $n + 1$ -го порядка; 4 — ПНЦ $n+1$ -го порядка.

фильного побега с промежуточной почкой МПВ зимует (рис. 2).

Этот участок в будущем обеспечивает возобновление растения. При рассеянном и разновременном образовании побегов он принимает на себя функции зоны возобновления. Одновременно у него сохраняются функции поглощения и запаса питательных веществ, закрепления в почве и вегетативного расселения.

Фаза вегетативного ассимилирующего побега непродолжительна. С наступлением весны геофильный побег выходит на поверхность субстрата, развиваются метамеры внутриводного участка МПВ. Главная функция этой части — вынос побега на поверхность воды. Его размер определяется глубиной водоема и регулируется длиной междоузлий: от 3–6 до 45 см. Все элементарные модули имеют длинные междоузлия, но различаются по наличию/отсутствию неветвящихся темно-бурых или красноватых стеблеродных придаточных корней (за счет них растение укореняется при полегании под тяжестью побеговых систем и/или снижения уровня воды), развитию почек и их производных, строению листьев. МПВ *P. amphibia* свойственна гетерофиллия. Базальные метамеры внутриводного участка у сформированного побега имеют почти разрушенные стеблеобъемлющие чешуевидные листья 0.5–2.0 см длиной. Пазушные почки в побеги, как правило, не реализуются. Это средняя зона торможения (СЗТ-1). Выше по стеблю расположены метамеры с черешковыми листьями с небольшими тонкими листовыми пластинками, которые уже в середине вегетационного периода полностью разрушаются. Такие метамеры включаются в СЗТ-2, которая дополнительно принимает на себя функцию зо-

ны обогащения: из пазушных почек иногда образуются боковые побеги. Они подобны по строению МПВ, но не имеют геофильного участка и возникают из почек обогащения без периода покоя. Это — МСП-1 (рис. 1). Четыре–шесть самых ближних к поверхности воды метамеров содержат длинночерешковые листья с плавающими блестящими продолговатыми листовыми пластинками, иногда они приподнимаются над поверхностью воды.

Моноподиальное нарастание МПВ завершается образованием терминального соцветия. Одновременно с *фазой бутонизации, цветения и плодоношения* его из самой верхней почки под соцветием (зона обогащения) образуется МСП-2 —

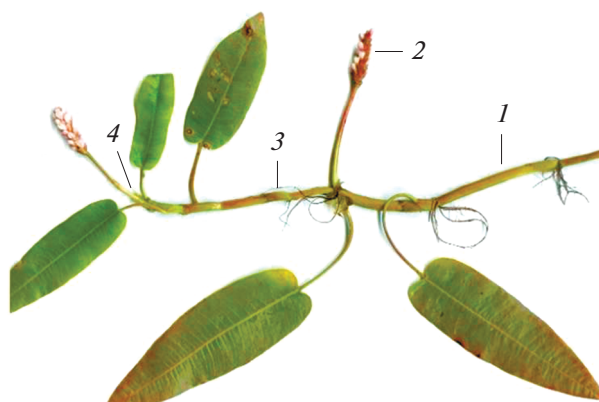


Рис. 3. Фрагмент внутриводного участка МПВ *P. amphibia*. 1 — апикальный участок МПВ n -го порядка; 2 — соцветие МПВ n -го порядка; 3 — МСП-2 $n+1$ -го порядка; 4 — почка, реализующаяся в МСП-2 $n+2$ -го порядка.

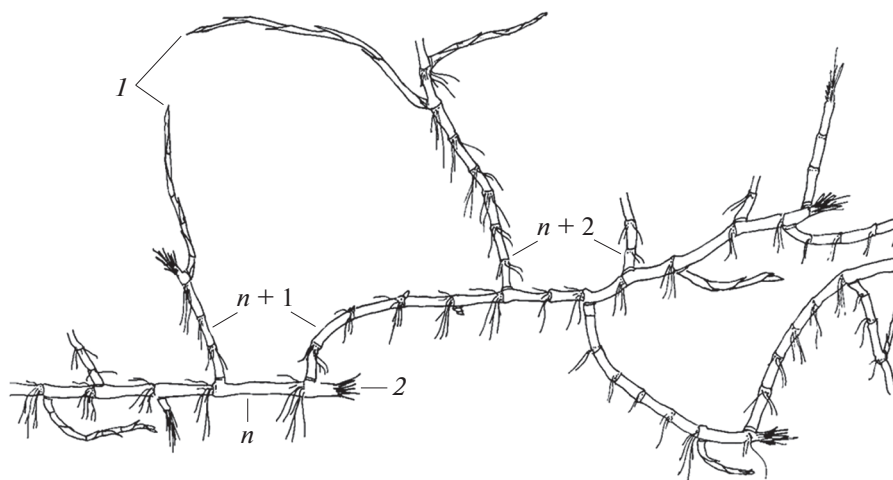


Рис. 4. Фрагмент симподиально нарастающего гипогеегенного корневища *P. amphibia*. 1 — геофильные участки МПВ с верхушечными почками, зимующие в толще грунта; 2 — отмершие и разрушенные метамеры анизотропных побегов; n , $n + 1$, $n + 2$ — геофильные участки побегов последовательных порядков ветвления.

небольшой побег, по строению аналогичный апикальному участку МПВ с листьями срединной формации (рис. 1, рис. 3). Пазушная почка самого верхнего метамера этого побега также развивается в МСП-2 с меньшим числом метамеров. В результате формируется система из МСП-2 двух—четырех порядков ветвления. Не все МСП-2 успевают сформировать соцветие, функционируя как ПНЦ. Последовательное образование побегов разных порядков у *P. amphibia* — один из вариантов итеративного ветвления, свойственного многим водным и прибрежно-водным травам [5, 11, 17 и др.].

В конце осени надводные и внутриводные участки большинства МПВ полностью отмирают. Часть из них основаниями лежат на дно и укореняются. Пазушные почки остаются живыми и могут тронуться в рост следующей весной. При условии укоренения и успешной перезимовки участки МПВ с системами из МСП-2 служат неспециализированными диаспорами для вегетативного размножения, как показано в опытах М.В. Маркова [12].

Далее наступает фаза вторичной деятельности, когда геофильный участок становится резидом, долго живущего гипогеегенного корневища (рис. 4). Морфологическая дезинтеграция особей — ранняя, полная.

Ветвление МПВ *P. amphibia* растянуто во времени и значительно повышается за счет разновременной реализации пазушных почек резидов. В первый год развития реализуются одна—три почки геофильного участка исходного МПВ. На следующий год дополнительно возможно формирование одного—трех МПВ или ПНЦ. Из почек этой зоны, находящихся в состоянии покоя более двух лет, также формируются типичные МПВ.

Так, в третий и четвертый годы на основе резидов исходного МПВ развиваются до шести—семи побегов следующего порядка (МПВ и ПНЦ). В результате одновременного образования МПВ и повторного освоения занятой территории формируется центр закрепления, подобный парциальному кусту многолетних наземных трав. Эту структуру условно можно считать основным модулем в побеговой системе *P. amphibia*. Такое побегообразование представляет собой один из резервов сохранения растения и способ поддержания ценопопуляций в виде неоднократного освоения занятой территории; способствует закреплению парциальных структур и целостных особей в грунте, обеспечивая произрастание растения в водотоках.

Подобное часто встречается у водных трав: ежеголовника [1], кубышки желтой [25] и др. По-видимому, удлинение фазы почки у гидрофитов — следствие конкуренции за пространство водной поверхности. В качестве компенсации задержки развития МПВ в фазе почки у них формируются МСП-2 и ПНЦ у поверхности воды: на образование их требуется меньше пластических веществ при одинаковом результате — обеспечении успешной репродукции.

Таким образом, основа побегового тела *P. amphibia* — анизотропные моно- или дициклические МПВ, МСП-1, МСП-2 и ПНЦ с разными по числу метамеров вегетативными участками. Побеги всех этих типов — универсальные модули (рис. 1, рис. 5а—5в).

На поверхности донного грунта можно различить явно выраженные центры воздействия на среду особей *P. amphibia*: растение типичное явноплицентрическое (рис. 5г, позиция 1). Одна-

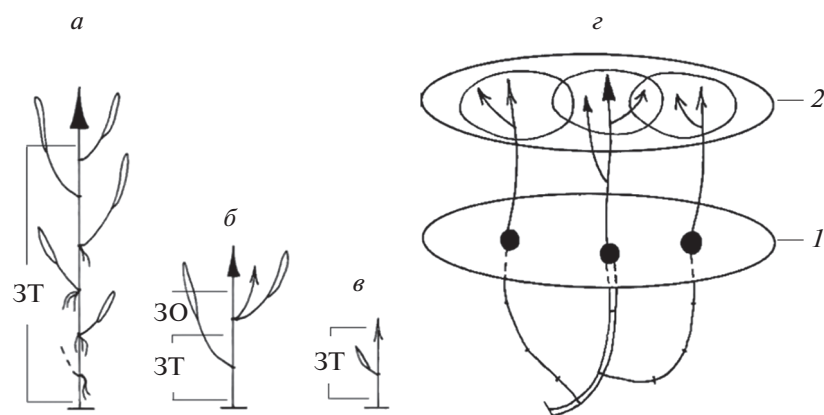


Рис. 5. Типы силлептических побегов и центры воздействия на среду отдельной особи *P. amphibia*: *a* – МСП-1; *б* – МСП-2 (*a* и *б* могут быть ПНЦ); *в* – силлептический ПНЦ; *г* – центры воздействия на среду (*1* – уровень поверхности грунта, *2* – поверхность воды). ЗТ – зона торможения (пазушные почки не реализуются либо крайне редко), ЗО – зона обогащения.

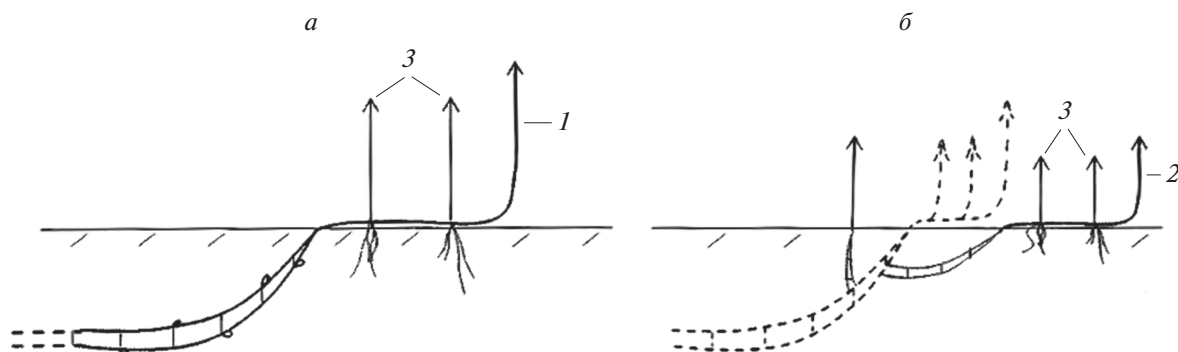


Рис. 6. Побеговые системы наземной биоморфы *P. amphibia* на основе исходного побега с геофильным участком: *a* – 1-й год развития; *б* – 2-й год развития. *1* – ПНЦ *n*-го порядка; *2* – ПНЦ *n* + 1-го порядка; *3* – силлептические ПНЦ.

ко, на поверхности воды в результате развития МСП-2 с длинночерешковыми листьями, эти центры перекрываются, и особь принимает вид ацентрической: иногда поверхность водоема сплошь покрыта листьями.

На основании вышесказанного, биоморфа водных растений *P. amphibia* определена как поликарпический явнополицентрический на поверхности субстрата и ацентрический на поверхности воды вегетативно подвижный длиннопобеговый летне-зеленый травянистый малолетник вегетативного происхождения с ранней полной специализированной и неспециализированной морфологической дезинтеграцией и анизотропными системами МПВ из МСП-1, МСП-2 и ПНЦ; гидрогеофит. Поддержание ценопопуляций, в основном, вегетативное.

Наземная форма *P. amphibia* встречается нечасто на песчаных и глинистых берегах, в посевах, на пойменных лугах, по обочинам дорог и обыскающих днищах временных водоемов после спуска воды. Авторами рассмотрены два варианта раз-

вития побеговых систем у наземной биоморфы *P. amphibia*: у особей, произрастающих на лугу и песчаном берегу водоема. В обоих случаях они формируются в результате симподиального нарастания.

На лугах побеговые системы растений сложены, в основном, стелющимися и приподнимающимися ПНЦ двух типов: с геофильным участком и без него (рис. 6). Первые – анизотропные, лежащие основанием и укореняющиеся. Повидимому, это незацветающие аналоги МПВ водной формы.

Геофильные участки этих побегов сложены однотипными элементарными модулями: с длинным междоузлем, чешуевидным листом и почкой с одним периодом покоя. Как и у некоторых прибрежно-водных трав [17], они служат для расселения, закрепления особей в почве и ветвления. Элементарные модули наземного участка также однотипны: с длинным междоузлем, почти сидячими листом срединной формации и почкой, либо вегетативным побегом следующего

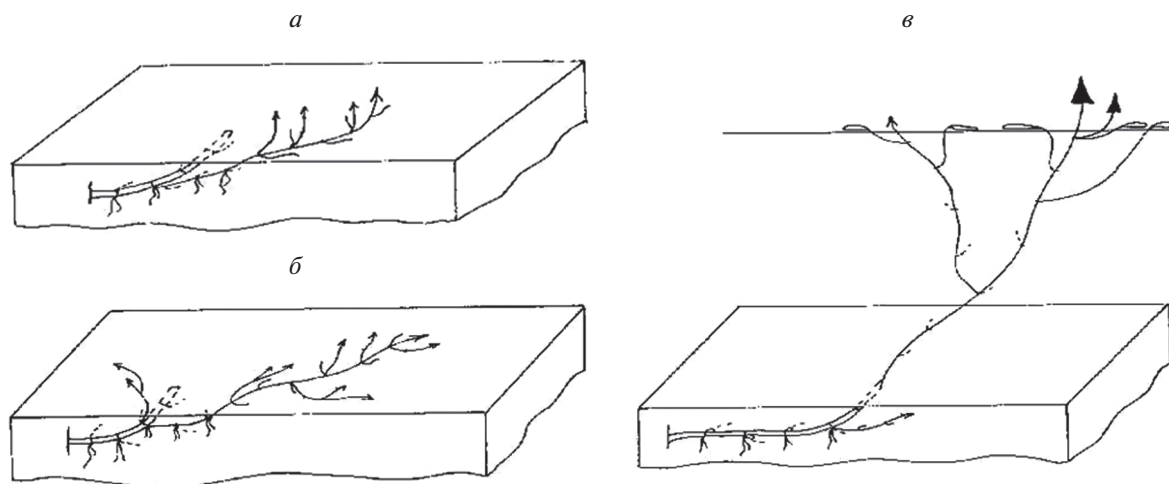


Рис. 7. Биоморфы *P. amphibia* в различных местообитаниях: а — на лугах; б — на песчаных побережьях; в — в водоемах.

порядка — силлептическим ортотропным ПНЦ с меньшим числом метамеров, укореняющимся при полегании на субстрат (рис. 6). По своему строению они подобны МСП-1, но не ветвятся в апикальной части и не переходят к цветению. Таким образом, в течение вегетационного периода на основе исходного побега формируется система из ПНЦ до трех порядков ветвления. Укореняющиеся вегетативные участки могут заноситься песком во время половодья, перезимовывать, пассивно погружаясь в грунт или среди травяной ветоши, и выполнять функции зоны возобновления, обеспечивая возобновление растения. Поддержание ценопопуляций — только вегетативное.

По-видимому, в стратегии специализированного пациента [14] *P. amphibia* способна существовать в течение длительного времени в луговых ценозах по берегам рек. Биоморфа растения в этих условиях — поликарпик; ацентрический вегетивно-подвижный длиннопобеговый летнезеленый травянистый малолетник/однолетник вегетативного происхождения с ранней полной специализированной (за счет партикуляции в области геофильных участков) и неспециализированной (за счет партикуляции в области надземных участков) морфологической дезинтеграцией в виде побеговых систем двух—трех порядков ветвления из анизотропных и ортотропных ПНЦ; геофит, протогемикриптофит.

На песках вблизи уреза воды побеговые системы растений отличаются значительными размерами. Здесь выделена крупная заросль *P. amphibia* площадью ~2 м², растущая в направлении от берега к воде. Других растений рядом не обнаружено. Возможно, сформировавшиеся в прошлом году участки наземных побеговых систем были занесены песком во время весеннего половодья. По выходу побега из почки геофильного участка на

поверхность субстрата в результате рассеянного ветвления формируется надземная побеговая система трех и более порядков ветвления из плагитропных укореняющихся ПНЦ. Поэтому на песках растение существует как и летне-зеленый малолетник/однолетник вегетативного происхождения, но в виде побеговых систем из плагитропных ползучих на поверхности ПНЦ; геофит, протогемикриптофит. В отличие от растений в составе луговых ценозов, у этих особей более значительны вегетативное разрастание и размножение. Укоренившиеся верхушки побегов всех порядков ветвления после ранней морфологической дезинтеграции функционируют как неспециализированные диаспоры и обеспечивают самоподдержание ценопопуляций при отсутствии семенного воспроизведения, особенно после засыпания их песком на берегу, и пассивное расселение при переносе во время половодья. За счет развития побегов из почек на геофильных участках возможно перемещение растения в водоем.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В зависимости от условий среды *P. amphibia* представлена разными жизненными формами (рис. 7). Их анализ с учетом строения побегов универсального модуля, типа ветвления и его порядков, длительности жизни геофильных частей, способности к образованию диаспор, способа нарастания при формировании побеговых систем, морфологической дезинтеграции и типа биоморфы по способу воздействия на среду показал следующее.

Во всех условиях у побегов, на основе которых формируются разветвленные побеговые системы, имеются геофильные участки, входящие в состав недолгоживущих гипогеегенных корневищ.

Морфологическая дезинтеграция особей ранняя полная. Вегетативное размножение происходит за счет специализированной дезинтеграции при разрушении геофильных участков побегов и за счет неспециализированной — при распаде над-грунтовых участков с образованием неспециализированных диаспор. *P. amphibia* — малолетник вегетативного происхождения. Такая биоморфа в условиях водной среды определена для многих водных и прибрежно-водных растений [6, 7, 9, 11, 13, 17, 29 и др.].

Все побеговые системы формируются по симподиальной длиннопобеговой модели побегообразования. Способ нарастания при этом базис-, мезо- и акросимподиальный. Основа побеговых систем — монокарпические побеги возобновления. МСП и ПНЦ выполняют, в основном, функции разрастания особей и увеличения ассимилирующей поверхности. В зависимости от условий среды биоморфы *P. amphibia*, как и многих растений [26], сложены разными вариантами универсального модуля. Так, у водной формы преобладают МПВ; на лугах — МПВ с неполным циклом развития и типичными силлептическими ПНЦ (ортотропными и анизотропными). На песчаных пляжах формируются более разветвленные побеговые системы такого же происхождения, но из плагиотропных укореняющихся побегов. При изменении условий местообитания возможен переход одной жизненной формы *P. amphibia* в другую. Так, луговые биоморфы с ортотропными побегами при переселении на песчаные отмели могут стать плагиотропными стелющимися растениями. При продвижении в воду побегов, образующихся из геофильных участков у наземных форм, возможно возникновение биоморфы с анизотропными системами МПВ, формирующимися в этих условиях. Такая вариативность побегообразования цветковых растений может быть связана с их модульной организацией, способностью возврата к стартовому зачатку — почке и формированию из нее только тех универсальных модулей, которые обеспечивают существование особи в конкретных условиях среды.

Выводы. *P. amphibia* существует в природе в виде трех биоморф. Все они поликарпические, явнополицентрические/ацентрические, вегетативно подвижные длиннопобеговые летне-зеленые травянистые малолетники вегетативного происхождения с ранней полной специализированной и неспециализированной морфологической дезинтеграцией; гидрогеофиты — в воде, геофиты и протогемикриптофиты — на суше. Побеговые системы растений сложены однотипными элементарными и универсальными модулями. В воде они формируются на основе анизотропных МПВ и состоят из МСП-1, МСП-2 и ПНЦ. На лугах за счет ветвления и нарастания ПНЦ с геофильным участком развивается побеговая система из анизо-

тропных и ортотропных ПНЦ; на песчаных прибрежьях — из плагиотропных ползучих ПНЦ с большей степенью ветвления. Вариативность побеговых систем определяется модульной организацией. *P. amphibia* очень лабильна и способна сохранять в генотипе весь набор элементарных и универсальных модулей с возможностью реализации лишь тех, которые соответствуют условиям среды.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16-04-01073).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Беляков Е.А. Биология некоторых представителей рода *Sparganium* L. (сем. Typhaceae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2016. 21 с.
2. Бобров Ю.А. Жизненные формы водных трав Северо-Востока Европейской России // Arctic Environ. Res. 2017. Т. 17. № 2. С. 104–112.
3. Борисова И.В., Попова Т.А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1420–1425.
4. Губанов И.А., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. Определитель высших растений средней полосы европейской части СССР. М.: Просвещение, 1981. 288 с.
5. Даровских Е.А. Типы монокарпических побегов *Potamogeton lucens* L. // Тр. VII Междунар. конф. по морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. М.: Мос. пед. гос. ун-т, 2004. С. 76–77.
6. Жмылев П.Ю., Гололобова М.А. Разнообразие жизненных форм водных сосудистых растений европейской части России // Вестн. Рос. ун-та дружбы народов. Сер. Экология и безопасность жизнедеятельности. 2009. № 4. С. 5–15.
7. Жмылев П.Ю., Леднев С.А. Биоморфологическое разнообразие водных сосудистых растений ЗБС // Тр. Звенигород. биол. ст. им. С.Н. Скадовского. М.: МГУ, 2011. Т. 5. С. 80–85.
8. Жмылев П.Ю., Леднев С.А., Щербаков А.В. Биоморфология водных растений: проблемы и подходы к классификации жизненных форм // Леонид Васильевич Кудряшов Ad Memoriam: Сб. статей. М.: Макс ПРЕСС, 2012. С. 101–128.
9. Лапиров А.Г. Рдест гребенчатый // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1995. Вып. 11. С. 37–55.
10. Лебедева О.А., Лапиров А.Г. Формирование побеговой системы, цветорасположение и модульная организация *Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch // Матер. VI Всерос. shk.-конф. по водным макрофитам “Гидрботаника-2005”. Рыбинск: Дом печати, 2006. С. 294–298.
11. Лелекова Е.В. Биоморфология водных и прибрежно-водных семенных растений северо-востока Европейской России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 2006. 19 с.

12. Марков М.В., Ключникова Н.М., Федорин А.К. Разнообразии жизненных форм и систем репродукции в роде *Polygonum* S.L. в аспекте вторичного перехода к водному образу жизни // Преподаватель XXI век. 2010. Т. 2. № 1. С. 207–215.
13. Петухова Д.Ю. Биоморфология столонно-розеточных гидрофитов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2008. 19 с.
14. Работнов Т.А. Изучение ценологических популяций в целях выяснения стратегии жизни видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80. Вып. 2. С. 5–17.
15. Савиных Н.П. Модули у растений // Тез. докл. II Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб.: Изд-во Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН, 2002. С. 95–96.
16. Савиных Н.П. О жизненных формах водных растений // Гидробиотика: методология, методы: Матер. школы по гидробиотике. Рыбинск: Дом печати, 2003. С. 39–48.
17. Савиных Н.П., Шабалкина С.В., Лелекова Е.В. Биоморфологические адаптации гелофитов // Сиб. экол. журн. 2015. Т. 22. № 5. С. 671–681.
18. Серебряков И.Г. Структура и ритм в жизни цветковых растений. Ч. 2 // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1949. Т. 54. Вып. 2. С. 47–62.
19. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 390 с.
20. Серебряков И.Г. О методах изучения ритмики сезонного развития растений в геоботанических стационарах // Докл. совещ. по стационарным геобот. исследованиям. Л., 1954. С. 145–159.
21. Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 148–208.
22. Серебрякова Т.И., Воронин Н.С., Еленевский А.Г. и др. Ботаника с основами фитоценологии. Анатомия и морфология растений. М.: Академкнига, 2006. 543 с.
23. Современные подходы к описанию структуры растений. Киров: ООО “Лобань”, 2008. 355 с.
24. Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Торопова Н.А., Фаликов Л.Д. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. М.: Наука, 1976. С. 14–43.
25. Чернова А.М. Сезонная динамика продуктивности кубышки желтой (*Nuphar lutea*, Nymphaeaceae) в условиях малых рек верхнего Поволжья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2013. 23 с.
26. Шабалкина С.В., Савиных Н.П. О поливариантности развития растений в местах с переменным обводнением // Биоморфологические исследования на современном этапе: Матер. конф. с международным участием “Современные проблемы биоморфологии”. Владивосток: Мор. гос. ун-т, 2017. С. 219–221.
27. Шафранова Л.М., Гатицук Л.Е. Растение как пространственно-временная метамерная (модульная) система // Успехи экологической морфологии и ее влияние на смежные науки: Межвузовский сб. науч. трудов. М., 1994. С. 6–7.
28. Raunkiaer C. The life form of plants and statistical plant geography. Oxford: Clarendon Press, 1934. 632 p.
29. Santamaria L., Garcia A.I.L. Latitudinal variation in tuber production in an aquatic pseudo-annual plant, *Potamogeton pectinatus* // Aquat. Bot. 2004. V. 79. P. 51–64.
30. Troll W. Die Infloreszenzen. Jena: Fischer Verlag, 1964. Bd 1. 615 s.

Shoot Formation of *Persicaria amphibia* (L.) Delarbre from Positions of Modular Organization

E. V. Lelekova^{a,*} and N. P. Savinykh^a

^aVyatka State University, Moscow str., 36, Kirov, 610000 Russia

*e-mail: LelekovaEV1980@mail.ru

Biomorphological analysis of three biormorphs of *Persicaria amphibia* (L.) Delarbre characterized by features of shoot formation under different environmental conditions is carried out from positions of system approach and modular organization. Shoot systems of all biormorphs are formed according to the simpodial long shoot formation model and are composed of the same type of elementary modules. Universal modules are represented by monocarpic shoots of renewal and silleptic, as well as shoots with an incomplete development cycle in various habitats. The variability of plant runaway systems is determined by the modular organization and demonstrates the plasticity of *P. amphibia* biormorph.

Keywords: aquatic plants, monocarpic shoot, structural and functional zones, modular organization, morphological disintegration, biormorphology, biormorph, life form