

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 581.5+581.4:582.539

ОСОБЕННОСТИ БИОМОРФЫ *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae)

© 2020 г. А. Н. Ефремов^{а, *}, А. А. Пушкина^а, Я. В. Болотова^б

^аОмский государственный педагогический университет, Омск, Россия

^бАмурский филиал Ботанического сада-института, Дальневосточное отделение Российской академии наук, Благовещенск, Россия

*e-mail: stratiotes@yandex.ru

Поступила в редакцию 27.09.2019 г.

После доработки 20.11.2019 г.

Принята к публикации 10.12.2019 г.

Изучены биоморфологические особенности *Hydrilla verticillata* (L. fil.) Royle в тропических и умеренных районах евразийской части ареала. Побеговая система длительно нарастающая, симподиальная, состоящая из одно- или малолетних моноподиальных побегов главного и последующих порядков. Наиболее изменчивые признаки – количество листьев в узле; форма, длина и ширина листовой пластинки; характер ветвления побега; длина междоузлия. *Hydrilla verticillata* является многолетним (вегетативно малолетним) поликарпическим укореняющимся длиннопобеговым турионово-клубневым вегетативно-подвижным гидрофитом. Пластичность биоморфы у разных биотипов *H. verticillata* проявляется в продолжительности онтогенеза побегов и изменении соотношения образуемых специализированных вегетативных диаспор. Турионы и клубни представляют собой две альтернативные модели поддержания численности.

Ключевые слова: *Hydrilla verticillata*, Hydrocharitaceae, биоморфа, жизненная форма, турион, клубень, возобновление, Евразия

DOI: 10.31857/S0320965220040063

ВВЕДЕНИЕ

Hydrilla verticillata (L. fil.) Royle – погруженное, укореняющееся, одно- или двудомное, многолетнее (факультативно однолетнее) растение, переносящее неблагоприятные условия в форме вегетативных диаспор, реже – семян. Высокая экологическая пластичность и некоторые особенности биоморфы позволили сформировать обширный географический ареал (Cook, Lüönd, 1982; Efremov et al., 2019; Sousa, 2011). Содержание растворенных питательных веществ, активная реакция и минерализация воды, тип донных осадков, освещенность и скорость течения существенно не ограничивают рост и распространение *H. verticillata* (Baniszewski et al., 2016; Basiouny et al., 1978; Cook, Lüönd, 1982; Efremov et al., 2019; Steward et al., 1984; Sousa, 2011).

Ранее (Mitra, 1956; Mitra, 1966; Netherland, 1997; Yeo et al., 1984) была исследована морфология двух типов вегетативных диаспор, во многом определяющих особенности биоморфы данного вида. В последнее время контроль за инвазией *H. verticillata* вызвал интерес к изучению способа возобновления и морфогенеза (Benoit, 2011; Bianchini et al., 2010; Hofstra et al., 1999; Langeland, 1996; Netherland, 1997; True-Meadows et al., 2016).

Цель работы – исследовать пластичность биоморфы *H. verticillata* в евразийской части ареала, уделив основное внимание морфологии вегетативных диаспор и побега.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Область исследования. Основной сбор материала проведен в 2008–2018 гг. в следующих географических районах: Восточная Европа (Саратовская обл., Россия), Западная Сибирь (Омская, Кемеровская, Новосибирская области, Россия; Северо-Казахстанская, Восточно-Казахстанская области, Казахстан), Средняя Сибирь (Иркутская обл., Россия), Дальний Восток (Хабаровский и Приморский края, Амурская обл., Россия; провинция Хэйлунцзян, Китай), Юго-Восточная тропическая Азия (Гуанси-Чжуанский автономный район, Китай; штат Керала, Индия; провинция Чанг Май, Тайланд). Используются материалы авторской базы данных, включающей сведения о 949 образцах из гербариев ВР, ERA, FI, IBCS, IBIW, LE, LISP, MW, NS, NSK, OMSK, P, PRC, QBG, RIG, TK, VLA, W, WAG, Z+ZT, и портала Global Biodiversity Information Facility, GBIF (<https://www.gbif.org/>). Акронимы коллекций приведены согласно Index Herbariorum (<http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>).

Морфологические исследования. Основной объем морфологических исследований (морфология побега, определение половых типов цветков) проведен на образцах из различных частей ареала, охватывающих максимальный диапазон изменчивости. Морфолого-анатомические исследования специализированных диаспор и генеративных органов выполнены для образцов, полученных из Омской, Новосибирской и Амурской областей (Россия), Гуанси-Чжуанского автономного района (Китай) и штата Керала (Индия).

Методологической базой для биоморфологического исследования послужил сравнительно-морфологический подход (Серебрякова, 1972; Свириденко, 2000). Морфологический анализ проведен на живом и фиксированном материале (гербарном, фиксированном в 70%-ном растворе этанола) по традиционной схеме (O'Brien, McCully, 1981). Отдельные органы исследованы светлопольным методом с помощью микроскопа проходящего света "Микмед-2-1600" (Россия) и стереомикроскопа "Микромед МС 2 Zoom. 2 CR" (Китай). Срезы выполнены бритвой и с помощью ротационного микротомы "МЗП-01 Технон" (Россия). Морфометрический анализ проведен с использованием Image-Pro Inside 9 с фотоснимка после его предварительной калибровки. Коэффициент формы, как базовый геометрический параметр, определен для проекции исследованных органов. В качестве фонового красителя использован метиленовый синий (O'Brien, McCully, 1981), для детализации гистологических комплексов – метод комбинированной окраски (Михальцов, 2012). Для измерений, проведенных на гербарном материале, определен коэффициент изменения линейных размеров листа при высушивании, который равнялся 0.7 ± 0.2 .

Проведена статистическая обработка результатов (проверка на нормальность распределения, описательная статистика, *t*-тест) средствами Statistica 6.5. В качестве показателей описательной статистики даны средние значения и стандартные отклонения.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Система побегообразования. Побеговая система *H. verticillata* длительно нарастающая, симподиальная, состоящая из одно- или малолетних моноподиальных побегов главного и последующих порядков. В системе побегов *H. verticillata* (рис. 1) выделяются геотропные удлиненные побеги с адвентивными корнями и ортотропные, плагиотропные удлиненные, развивающиеся из узлов геотропных побегов, несущие побеги ($n + 2$)-порядка и репродуктивные структуры. Боковые побеги ($n + 2$)-порядка напоминают основную побег.

Основные результаты статистического анализа показателей вегетативного побега приведены на рис. 2 (гербарный материал). В средней части ортотропного побега междоузлия длиной 1.3 ± 0.7 см (рис. 2д), в основании – более удлиненные, до 10–20 см (рис. 1). Листорасположение мутовчатое, каждая мутовка состоит из 4.7 ± 1.5 сидячих листьев; чаще встречаются растения с четырьмя, пятью, реже – тремя, шестью листьями в узле (рис. 2е).

Морфологические параметры листовой пластинки *H. verticillata* в различных частях ареала существенно различаются (рис. 2а–2г, 3). У изученных образцов длина листовой пластинки в средней и верхней частях побега почти равна длине междоузлия и составляет 1.0 ± 0.4 см, ширина – 0.16 ± 0.07 см (рис. 2а, 2б); площадь листовой пластинки очень вариабельна (рис. 2в). Соотношение длины листовой пластинки к ширине у листьев в средней и верхней частях побега равно 5–7 : 1; коэффициент формы, характеризующей геометрию листа, – 3.3 ± 1.5 (рис. 2г).

В базальной части ортотропного побега и на столонах листья обычно яйцевидные или широкоовальные, с широко расставленными зубцами или почти цельнокрайние. Среднее отношение длины листовой пластинки к ширине у таких листьев 2–3 : 1, коэффициент формы 1–2.

Специализированные побеги. Для *H. verticillata* характерно образование специализированных укороченных вегетативных побегов: клубней и турионов (рис. 4). Клубни развиваются на погруженных в грунт геотропных побегах, с которыми связаны нефотосинтезирующими столонами, фотосинтезирующие турионы со столонами развиваются на ортотропных побегах аксиально или терминально (рис. 1).

Столоны, как правило, длиной 0.2–1.5 см, до 2–5 см у клубней, хрупкие, с удлиненными 1–2 междоузлиями, несущими 2–4 укороченных чешуевидных листа (рис. 4а). В узле располагаются один, реже два клубня (туриона). Клубни по сравнению с турионами крупнее (отмечали Spencer, Ksander, 2001; Yeo et al., 1984), округло-эллиптические (коэффициент формы составляет 1.2 ± 0.1), с меньшим количеством метамеров, турионы овально-ланцетные, более вытянутые (коэффициент формы – 1.5 ± 0.3) (рис. 4а, 4в, 4д, табл. 1).

У турионов преобладает пропорция ассимилирующих листьев, а у клубней – запасающей осевой части побега, паренхима которой несет многочисленные крахмальные зерна (табл. 1). Соотношение гистологических зон у специализированных побегов определяет стратегию возобновления.

Генеративное возобновление. Для оценки характера возобновления у гербарных образцов определена доля цветущих и плодоносящих растений, изучены особенности формирования со-

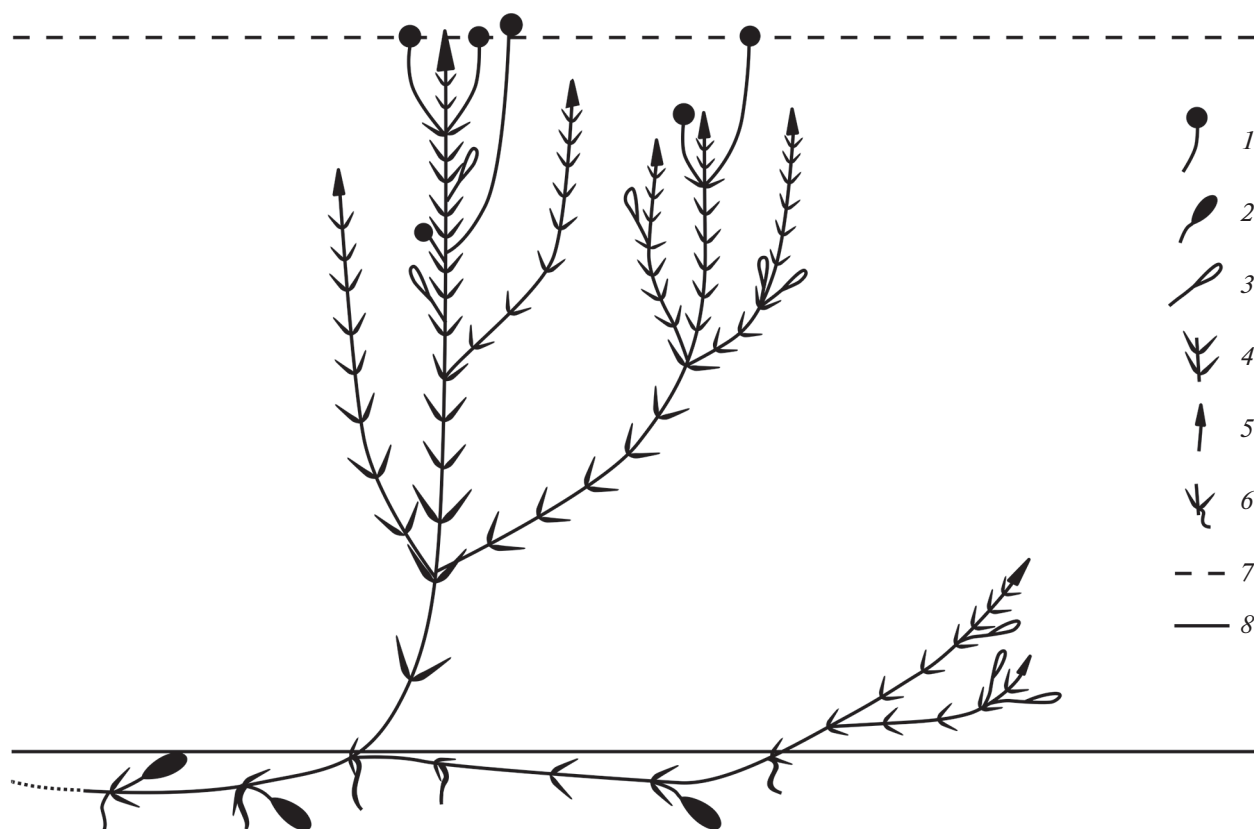


Рис. 1. Схема биоморфы *Hydrilla verticillata*: 1 – цветок, 2 – клубень, 3 – турيون, 4 – листовая мутовка, 5 – апекс побега, 6 – адвентивный корень в узле, 7 – уровень воды, 8 – уровень грунта.

цветей. Основные результаты морфолого-анатомических исследований генеративных органов и их интерпретация приведены в разделе “Обсуждение результатов”.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Побеговая система. Вегетативный (вегетативно-генеративный) ортотропный побег *H. verticillata* состоит из 30–100 метамеров. Длина почти цилиндрического побега обычно составляет 1.0–1.5 м, но может достигать ≥ 2 –3 м (Al-Mandee, 2013; Cook, Lüönd, 1982). Такие длинные побеги могут образовывать плотные маты, достигающие 20% общей биомассы растения (Spencer, 2011). Ортотропные побеги – умеренно разветвленные у основания ($n + 1$) и более обильно в средней части ($n + 2$ –3 или $n + 3$) (60% исследованных случаев). Благодаря мезотонному ветвлению основная зона обогащения находится на уровне, позволяющем максимально эффективно использовать ресурсы хорошо прогретаемой и освещенной водной толщи, колебания уровня оказывают меньшее влияние.

Геотропные побеги – укореняющиеся, состоят из 10–30 удлиненных метамеров 10–20 см длиной, слабо ветвящиеся. Они достигают 8.5 м дли-

Таблица 1. Морфометрическая характеристика специализированных вегетативных диаспор *Hydrilla verticillata*

Показатель	Турiony	Клубни
Длина, см	0.7 ± 0.3	0.8 ± 0.2
Ширина, см	0.3 ± 0.1	0.4 ± 0.1
Коэффициент формы	1.5 ± 0.3	1.2 ± 0.1
Количество метамеров, шт.	8 ± 3	5 ± 1
Пропорция осевой части, %*	41 ± 10	22 ± 4
Пропорция листьев, %*	59 ± 10	78 ± 4
Доля базальной части, %**	14 ± 5	39 ± 1
Площадь тангентального среза, см ² *	0.09 ± 0.04	0.23 ± 0.09

Примечание. Приведены средние значения и стандартное отклонение для живого и фиксированного в этаноле материала ($n = 68$). Пропорция осевой части (листьев) определена как доля площади тангентального среза, приходящаяся на долю осевой части побега (листьев). * – статистически значимые различия при $p \leq 0.15$. ** – при $p \leq 0.05$.

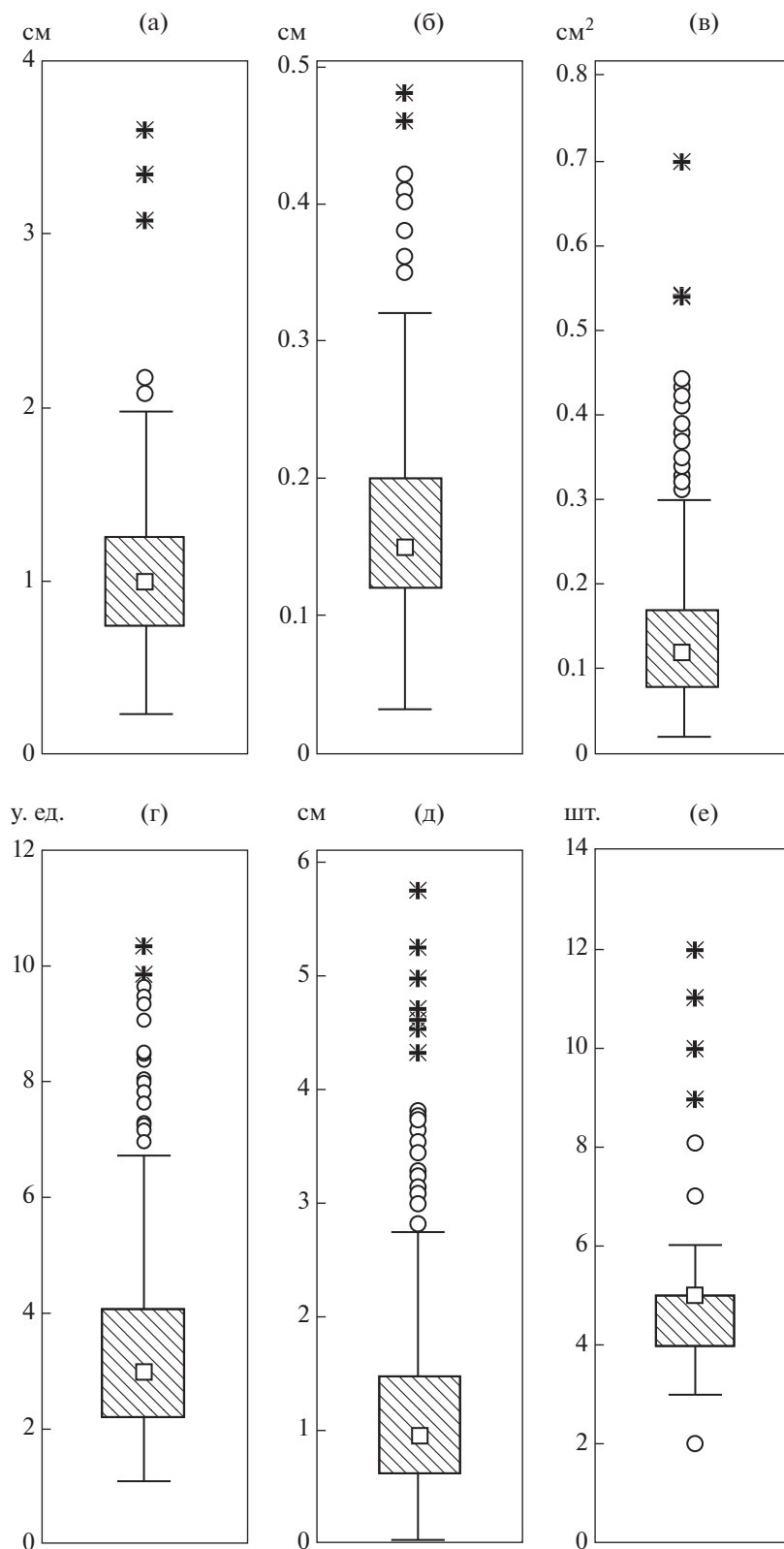


Рис. 2. Основные морфологические параметры средней и верхней частей вегетативного побега ($n = 618$) *Hydrilla verticillata*: а – длина листовой пластинки; б – ширина листовой пластинки; в – площадь листовой пластинки; г – коэффициент формы листовой пластинки; д – длина междоузлия; е – количество листьев в узле. Заштрихованные “контуры” показывают 25–75%-ные значения вероятного отклонения, белые “контуры” – размах без выбросов (квадраты соответствуют медиане, окружности – выбросам), “*” – крайние точки. Измерения проведены на гербарном материале.



Рис. 3. Варибельность числа и формы листовых пластинок средней и верхней частей побегов *Hydrilla verticillata*. а – Unknown place, Planten van de hortus botanicus Leiden, H.J. van Hattum, 15.VII.1965, WAG; б – USA, Indiana, city of Rochester, Lake Manitou, M.S. Alix, R. Scribailo, 26.IX.2006, GBIF; в – Rwanda, north end of Lac Bulera, near Kagogo/Idaho, R.H. Markham, 8.VI.1983, cultivated in Botanical garden of the University Zurich, C.D.K. Cook, 30.VIII.1983, Z+ZT; г – Java, in ditch growing wild in Bogor Botanic Garden, H. Wanner, 1978, cultivated in Botanical garden of the University Zurich, 26.II.1980, R. Lüönd, Z+ZT; д – India, Kerala state, Kottayam district, ca. 6 km east of Kottayam, C.D.K. Cook, 16.X.1979, Z+ZT; е – China, Hubei Province, near the city of Wuhan, north part of Futou Lake, about 30 km south of Wuhan, C.D.K. Cook, 18.VIII.1990, Z+ZT; ж – India, Bharatpur, S.K. Banerjee, H.Y. Mohan Ram, 25.XII.1956, WAG; з – USA, Texas, channels in Colorado River, east side of Austin, T. Wendt, M. Lyday, 22.X.2011, GBIF; и – Burundi, Ramonge, 73 km south of Bujumbura, Lake Tanganyika, E.A. Okrah, R.H. Markham, P. Ndayiragijii, 12–26.V.1990, GBIF; к – China, Yangsho County, Guilin Prefecture, Guangxi Zhuang Autonomous Region, Lijang River, A. Efremov, 02.I.2017, сборы авторов; л – Россия, Омская обл., Горьковский р-н, окрестности пос. Саратово, оз. Саратово, Б.Ф. Свириденко, 10.VIII.2006, LE; м – Afghanistan, Province Laghman, 2 km östlich Laghman (Charbagh) an der Strabe von Mitarlam nach Darunta, D. Podlrc, 23.X.1970, W.

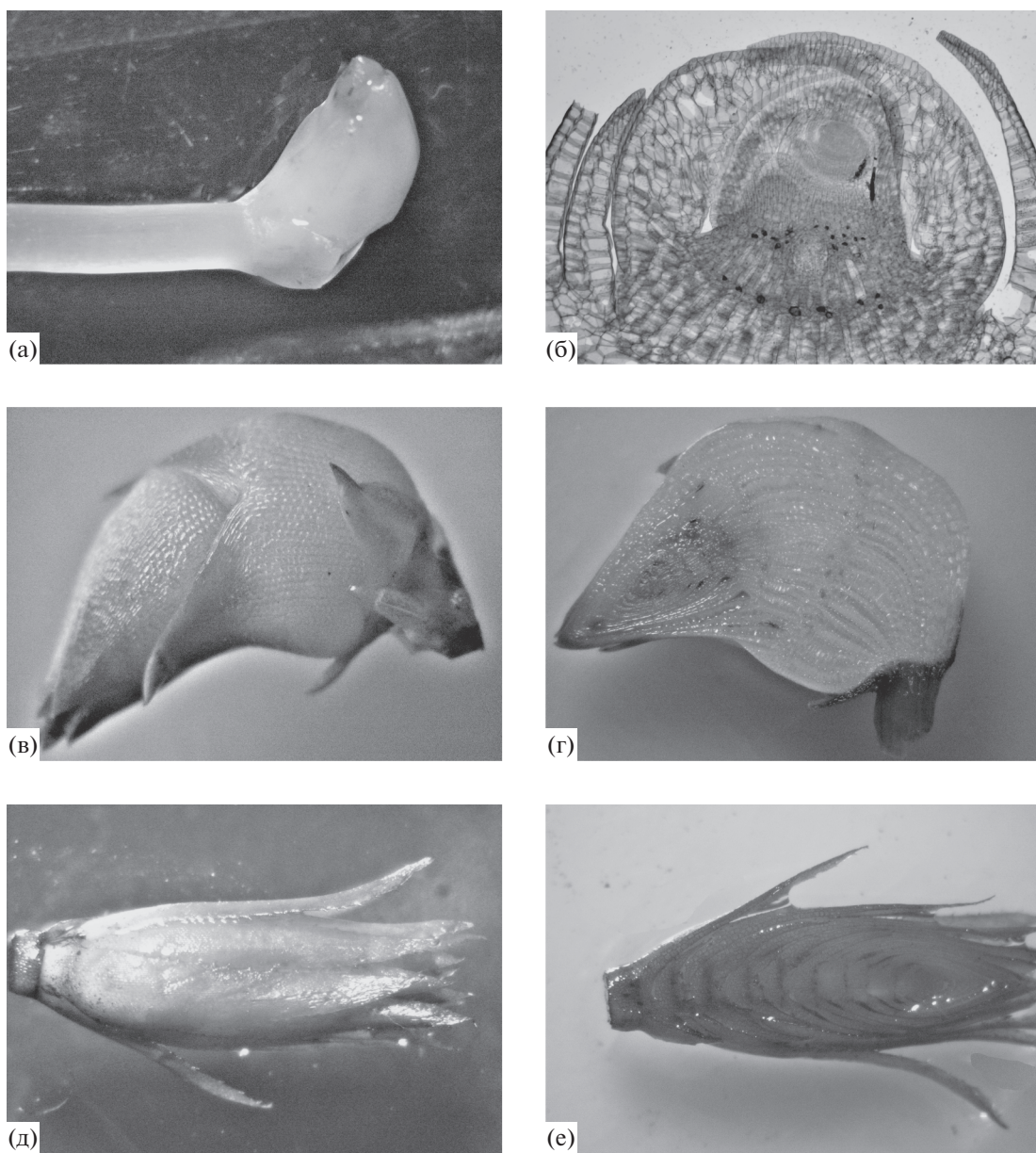


Рис. 4. Морфолого-анатомические особенности специализированных вегетативных диаспор *Hydrilla verticillata*: а – молодой клубень со столоном; б – апикальная зона клубня, продольный срез, комбинированная окраска (видны листовые зачатки и внутривпазушные чешуи); в – клубень, общий вид; г – клубень, продольный срез; д – турсион, общий вид; е – турсион, продольный срез, окраска нейтральным красным (внутрипазушные чешуи темно окрашены).

ны (обычно 2–5 м), погружены в донные осадки на глубину до 20 см (Mitra, 1956), их скорость роста достигает 2 см/сут. (Cook, Lüönd, 1982). Такой тип побега обеспечивает закрепление в обводненных грунтах и захват новых территорий.

Листья сидячие в мутовках по 3–8(12) или супротивные (Cook, Lüönd, 1982; Symones, Sosef, 2015; Wang et al., 2016), что подтверждается результатами выполненного анализа (рис. 2а). В средней части побега листья линейные, ланцетные, редко широкоовальные (например, у осно-

вания ортотропных побегов), обычно 7–15(20) × 1–4 мм, зеленые, с красновато-коричневыми пятнами и полосами (идиобласты) или без них, слабо полустеблеобъемлющие, острые, оканчивающиеся одним шипиком, голые (Cook, Lüönd, 1982; Haynes, 2001; Symones, Sosef, 2015; Wang et al., 2016). Однодомным растениям, выращенным *ex situ*, свойственны более короткие листья (12.0 × 2.1 мм) и более длинные междоузлия (16.1 × 1.5 мм), чем двумерным (14.0–16.1 × 0.8–1.5 и 11.0–12.0 × 0.8–2.1 мм соответственно) (Les et al., 1997). Средняя жилка

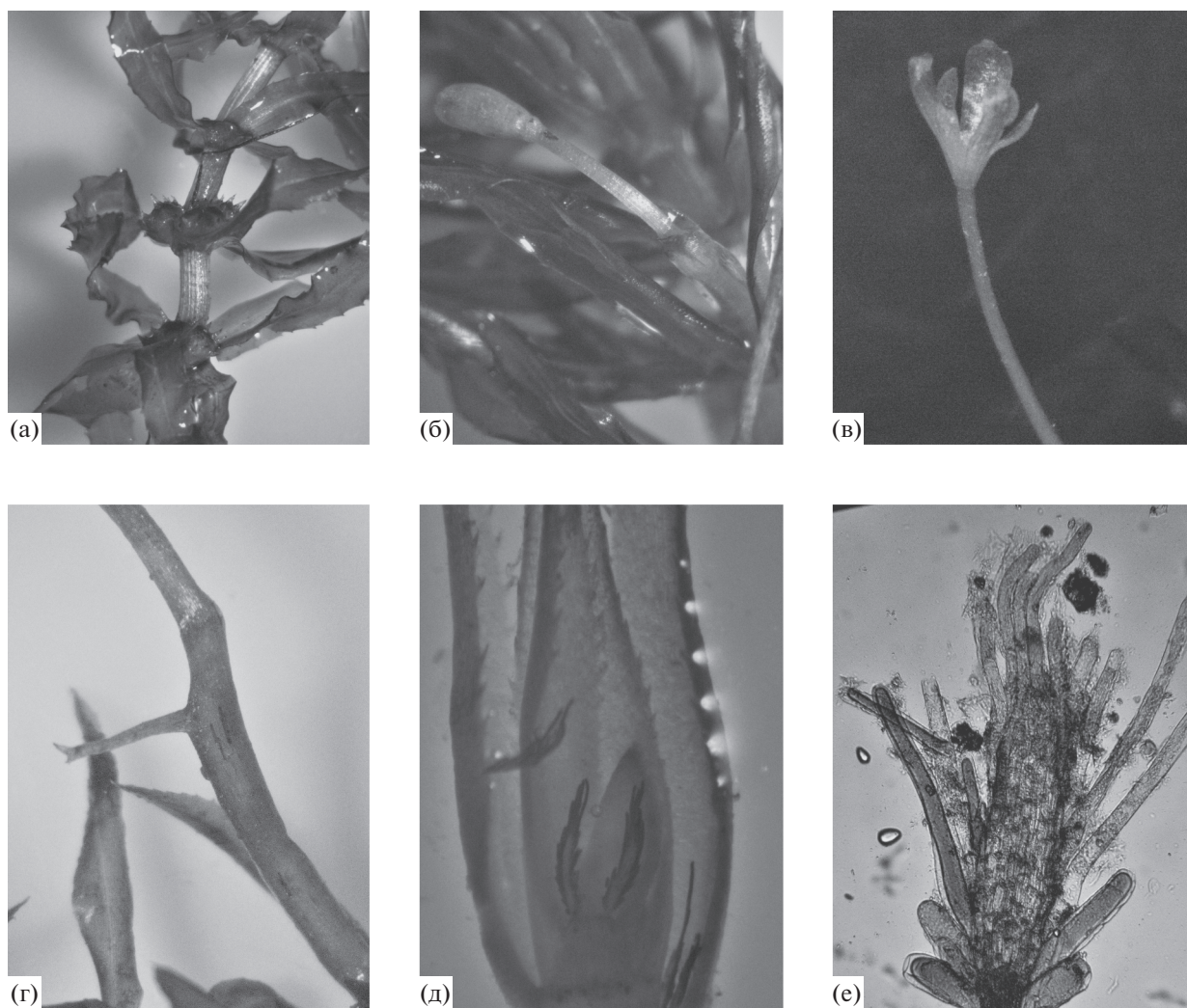


Рис. 5. Морфолого-анатомические особенности генеративных органов и внутрипазушных чешуй *Hydrilla verticillata*: а – мужское соцветие; б – женский цветок в стадии бутонизации; в – женский цветок в фазе полного цветения; г – незрелый плод; д – внутрипазушные чешуи в основании листа туриона, окраска нейтральным красным; е – внутрипазушная чешуя, общий вид.

отчетливая, часто несущая шипики на абаксиальной поверхности. Край листа мелкопильчатозубчатый, с одним–тремя рядами гиалиновых клеток и одноклеточными шипиками (Cook, Lüönd, 1982; Haynes, 2001; Symones, Sosef, 2015; Wang et al., 2016). Морфология края листовой пластинки является важным и относительно стабильным диагностическим признаком, зубцы обычно хорошо видны невооруженным глазом (3а, 3б, 3г–3з, 3л), реже – расставлены и очень мелкие (3в, 3к, 3м). Погруженный лист коротколинейной формы, свойственный *H. verticillata*, – анцестральный для Hydrocharitaceae (Chen et al., 2012).

Для *H. verticillata*, как и других Hydrocharitaceae, характерно наличие внутрипазушных чешуй (*squamules intravaginales*), которые у изученных об-

разцов располагаются по 2(4) в узле и имеют размер $0.5 \times 0.1\text{--}0.2$ мм (рис. 4е, 5д, 5е). Внутрипазушные чешуи от узко-треугольных до ланцетных, полупрозрачные, нерегулярно окаймленные оранжево-коричневыми, (суб-)маргинальными, (одно-)двуклеточными выростами (Cook, Lüönd, 1982), наиболее длинными в апикальной зоне (рис. 5д, 5е).

Корневая система. Корни *H. verticillata* неветвящиеся, 5–20 см длиной, диаметром до 2–3 мм, адвентивные, формирующиеся в узлах геотропных побегов (Cook, Lüönd, 1982). Кора представлена двумя слоями клеток колленхимы, внутренние слои – аэренхима с крахмалоносной колленхимой. Пояски Каспари не диагностируются. Ксилема центрального цилиндра с множеством ла-

кун, имеются ситовидные трубки и клетки-спутницы (Al-Mandee, 2013).

Неспециализированное вегетативное возобновление. Способность *H. verticillata* заселять новые места обитания во многом связана с существованием нескольких способов возобновления с помощью специализированных и неспециализированных структур. *Hydrilla* может возобновляться фрагментами ортотропных или плагиотропных побегов, может регенерировать даже из отдельных мутовок и расти до 2.5 см/сут. (Basiouny et al., 1978; Langeland et al., 1992; Netherland, 1997). Экспериментально подтвержденная скорость роста из фрагментов побега все же существенно ниже скорости роста из клубней (Bianchini et al., 2010).

Умecu и др. (Umetsu et al., 2012) показали, что неспециализированные вегетативные propagулы демонстрируют две стратегии выживания: колонизация (способность развивать корни) и регенерация (способность развивать новые propagулы, которые могут рассеиваться).

Специализированное вегетативное возобновление. Турионы (пазушные турионы, turions) и клубни (подземные турионы, терминальные турионы, стеблевые клубни, клубнелуковицы, swollen stem, subterranean turions, tubers) представляют различные стратегии выживания и расселения (Al-Mandee, 2013; Langeland, 1996; Miller et al., 1993; Spencer, 2011; Van, Steward, 1990; Yeo et al., 1984). Вероятно, образование специальных вегетативных диаспор определяется условиями обитания, максимум образования клубней наблюдался в диапазонах глубины воды 1–2 м, турионов — 1.5–4 м (Hofstra et al., 1999; Van, Steward, 1990).

Подземные специализированные диаспоры *H. verticillata* (по тексту — клубни) можно идентифицировать как клубнелуковицы, имеющие утолщенный из-за сильного разрастания укороченных междоузлий стебель, окруженный сочными чешуями, и единственную апикальную меристему (Жмылев и др., 2013). Клубни от беловатого до почти черного цвета. Две трети клубня (базальные) вздутые и заполнены крахмалом, одна треть (терминальная) содержит апикальную меристему, изогнутую под углом 90° (рис. 4в, 4г). Клубни отделяются от родительского растения при разложении геотропных побегов (Yeo et al., 1984). Прорастая, специализированные диаспоры формируют первое длинное междоузлие с бледными, нефотосинтезирующими рудиментарными листьями (Netherland, 1997).

В США средняя масса клубней достигает 160–376 мг у двудомных и 179–202 мг у однодомных растений, масса турионов у однодомных растений — 36–77 мг (Netherland, 1997; Spencer, 2011). С использованием метода мезокосм установлено,

что в условиях более прохладного климата у двудомных растений плотность клубней существенно ниже (823 экз./м² против 2142 экз./м² в условиях теплого климата), и они крупнее (0.113 г против 0.096 г) (Henry, 2017). Клубни однодомных растений *H. verticillata in situ* сохраняются >4 лет в донных осадках (в Новой Зеландии — до 8 лет), в лабораторных условиях их всхожесть >90% (Hofstra et al., 1999; Van, Steward, 1990). Таким образом, клубни обеспечивают возможность многолетнего роста в занятых в настоящий момент биотопах (Van, Steward, 1990) и отличаются большей устойчивостью к высушиванию (Basiouny et al., 1978).

В отличие от клубней, образующихся в узлах геотропных побегов, турионы образуются в пазухах листьев или ветвей ортотропных побегов (Mitra, 1956; Mitra, 1966; Netherland, 1997; Yeo et al., 1984). Как и клубни, имеют утолщенные чешуевидные (с многослойной паренхимой и толстой кутикулой) фотосинтезирующие листья, защищающие спящую меристему (рис. 3б). Турионы формируют зону отделения и опускаются на дно, где прорастают или остаются плавающими в толще воды и погружаются на грунт поздней осенью (Lakshmanan, 1951; Mitra, 1966; Spencer, 2011; Yeo et al., 1984). Обычно они прорастают на следующий год (Langeland et al., 1992; Van, Steward, 1990). При этом, оптимально процесс проходит при температуре 15–35°C (Netherland, 1997). По сравнению с клубнями, турионы прорастают раньше и при более низких температурах (Spencer, Ksander, 2001; Sousa, 2011).

Турионы, в большей степени, чем клубни, обладают способностью рассеиваться водными потоками и имеют большую вероятность закрепиться на незанятой территории (Miller et al., 1993). Такие специализированные надземные (axillary tuber) (Pilon et al., 2003) и подземные (club, tuber) (Лапиров, 1995; Pilon et al., 2003) побеги возобновления известны и у широко распространенного гидрофита *Stuckenia pectinata* (L.) Börner (Pilon et al., 2003).

Генеративное возобновление. *Hydrilla verticillata* часто обильно и продолжительно цветет, в тропиках в благоприятных условиях — круглогодично (Cook, Lüönd, 1982), однако обильное плодоношение наблюдается редко. Только 36% изученных образцов в гербарных коллекциях имели цветки, 2.5% — плоды. Это может быть связано со следующими причинами: половая сегрегация (у двудомных биотипов не всегда в пределах возможной зоны опыления находятся растения обоих полов); непропорциональное распределение растений различных половых типов, соотношение пестичных и тычиночных растений у изученных образцов 12 : 1; вероятное отсутствие плодо-

ношения у анеу- и полипоидов (Cook, Lüönd, 1982); общая тенденция у гидрофильных растений к снижению доли генеративного размножения.

В пределах ареала растения различных половых типов встречаются неравномерно. Среди исследованных гербарных образцов 5.4% имели мужские цветки (вероятно, это число больше, поскольку мужские цветки хорошо сохраняются только в стадии бутонизации), 92.3% – женские, 2.3% растений были с мужскими и женскими цветками. По материалам натуральных наблюдений на юге Западной Сибири преобладают тычиночные растения (данные авторов), на Дальнем Востоке – пестичные (Пробатова, Буч, 1981).

Соцветия развиваются в пазухах листьев средней и верхней частях ортотропных побегов, брактеевые парные (интеркалярные фрондозные), сросшиеся в основании. Мужские цветки на короткой цветоножке, собраны обычно по 4–6 в узле, с шаровидным покрывалом диаметром 1.5 мм и с придатками на верхушке (рис. 5а). Женские цветки одиночные, реже парные, с гипантием длиной 10–50 мм. Околоцветник из трех белых лепестков, чередующихся с тремя беловатыми более крупными чашелистиками, сильно выпуклыми у мужских цветков (рис. 5б, 5в) (Cook, Lüönd, 1982; Haynes, 2001; Symones, Sosef, 2015; данные авторов).

Плоды у исследованных образцов – длиной 9 ± 3 мм (до 15 мм) (Cook, Lüönd, 1982), длина зависит от количества семян, гладкие или с боковыми отростками (рис. 5г) (Cook, Lüönd, 1982; Wang et al., 2016; данные авторов). По мере развития нижняя часть плода утолщается и заполняется слизистым содержимым. Завязь – нижняя, одногнездная с несколькими (до шести) семязпочками, плацентация свободная париетальная. Семена в количестве 1–3(6), коротко-цилиндрические, заостренные к обоим концам, каждое размером $5–6 \times 0.8–1.0$ мм; зародыш прямой, эндосперм крахмалистый (Пробатова, Буч, 1981).

Морфологические биотипы. *Hydrilla verticillata* отличается значительной морфолого-биологической изменчивостью, формирует два генетически разных биотипа (формы): двудомный и однодомный. Мадейра и др. (Madeira et al., 1997; 1999) обнаружили существенные генетические различия у исследованных образцов из разных частей мирового ареала. Отдельные изолированные популяции (например, однодомные растения в Японии), не демонстрируют высокой изменчивости (Nakatsuma et al., 1998). Центр генетического разнообразия *H. verticillata* находится в юго-восточной Азии (Zhu et al., 2015).

Однодомный биотип *H. verticillata* – травянистые многолетние (вегетативно-малолетние) растения с разрушающимися в зимний период побегами и возобновляемые посредством турионов и

малолетних перезимовавших побегов (Benoit, 2011; True-Meadows et al., 2016). Рост наблюдается в течение всего года, менее интенсивно в зимние месяцы (Steward et al., 1984; Sutton et al., 1992; True-Meadows et al., 2016). Отмечено, что при более низких температурах турионы однодомного биотипа прорастают с большей скоростью (True-Meadows et al., 2016). Прорастание турионов обычно происходит до прорастания клубней (Spencer, Ksander, 2001). После периода интенсивного формирования клубней биомасса растений уменьшается, и они отрываются от субстрата (True-Meadows et al., 2016). Несмотря на то, что продукция клубней у однодомной *H. verticillata* на 50% выше, чем у двудомной, их средняя масса на 32% ниже (Sutton et al., 1992).

Двудомный биотип *H. verticillata* – более длительно вегетирующие растения, продуцирующее меньше турионов (Sutton et al., 1992; True-Meadows et al., 2016). Этот биотип зимует в вегетативной форме и формирует меньше клубней.

Считается, что однодомный биотип преобладает в тропических широтах, двудомный – в умеренных (Cook, Lüönd, 1982). Однако распределение двух биотипов в Северной Америке противоречит этому наблюдению (Langeland, 1996; Netherland, 1997; Steward et al., 1984). В обследованных биотопах Западной Сибири, Дальнего Востока и Индии преобладают двудомные растения. В культуре растения могут сформировать цветки одного пола в течение одного или двух сезонов, а затем – другого (Cook, Lüönd, 1982).

Следует отметить, что у растений *H. verticillata* в тропических широтах доля клубней выше, в умеренных широтах более многочисленны пазушные турионы. У *Stuckenia pectinata*, формирующей также специализированные вегетативные диаспоры, в северных популяциях с укороченным жизненным циклом биомасса клубней выше, в низких широтах жизненный цикл удлиняется и увеличивается общая биомасса растений (Pilon et al., 2003).

Своеобразный габитус имеют южноазиатские растения *H. verticillata*, обитающие в проточных водах: длинные слабоветвящиеся побеги ($n + 1$)-порядка, узкие и более длинные листья (рис. 3к), многочисленные клубни. Восточноафриканские растения, обитающие в щелочных водах, сильноветвящиеся, несут 10–25 ортотропных побегов $n + 1$ с укороченными междоузлиями и более короткими и широкими листьями (рис. 3и), присутствуют турионы, клубни формируются крайне редко (Pemberton, 1980; Symones, Sosef, 2015; P, QBG, Z+ZT).

В пределах ареала обнаруживаются растения с разным набором хромосом. Растения из Азии и Европы – диплоиды ($2n = 2x = 16$) или триплоиды

($2n = 3x = 24$) (Cook, Lüönd, 1982), изредка в США встречаются тетраплоиды ($2n = 4x = 32$) (Langeland, 1996). Двудомные и однодомные биотипы при скрещивании образуют семена в 71% случаев, из них 90% жизнеспособных (Steward, 1993).

У индийских популяций ($2n = 24$, $2n = 16$) не выявлена устойчивая связь между морфологией побега и числом хромосом (Chaudhuri, Sharma, 1978). Однако, в большинстве случаев ди- и триплоидные расы имеют существенные морфологические различия. Так, диплоидные растения с более узкими листьями (0.7–1.7 см × 1.0–1.8 мм), с плодами, несущими 2–9 выростов и 2–6 семян, относятся к разновидности *H. verticillata* var. *verticillata*. Триплоиды с листьями (0.7–1.3) см × (3–4) мм и гладкими плодами с одним–тремя семенами стерильны, без семязачатков, принадлежат к разновидности *H. verticillata* var. *roxburghii* Caspary, Jahrb. Wiss (Steward, 1993; Wang et al., 2016). *Hydrilla lithuanica* (Andrz. ex Besser) Dandy представляет собой стерильную триплоидную расу.

Выводы. Как и у большинства водных растений, морфология побега *H. verticillata* отличается пластичностью. Наиболее изменчивы – количество листьев в узле, форма, длина и ширина листа, характер ветвления побега и длина междоузлий. Однодомные и двудомные биотипы *H. verticillata* демонстрируют отчетливые различия в сезонности формирования турионов. Биоморфа *H. verticillata* сходна с длиннопобеговыми биоморфами *Eloдея* Michx., *Egeria* Planch. и *Largosiphon* Nagv. Побеговая система – длительно нарастающая, симподиальная, состоящая из малолетних моноподиальных побегов главного и подчиненных порядков. Соцветия диморфные, малоцветковые. *Hydrilla verticillata* – многолетний (вегетативно малолетний) поликарпический укореняющийся длиннопобеговый турионово-клубневой вегетативно-подвижный гидрофит. Пластичность биоморфы проявляется в продолжительности онтогенеза побегов однодомных и двудомных растений, изменении соотношения образуемых специализированных вегетативных диаспор (клубней и турионов). Специализированные вегетативные диаспоры представляют собой две альтернативные модели поддержания численности, характер их развития зависит от ряда факторов. Клубни увеличивают вероятность возобновления при действии неблагоприятных факторов, а турионы и неспециализированные побеги обеспечивают максимально быстрое закрепление и распространение. В стабильных условиях более эффективное возобновление и расселение растений происходит с помощью турионов, которые, вероятно, являются более поздним приобретением при переходе от геофитного предка к гидрофитии.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую признательность профессору Б.Ф. Свириденко (г. Омск) за предложенную идею исследования и обсуждение рукописи, А.И. Михальцову (Детский ЭкоЦентр, г. Омск) за помощь в изготовлении микропрепаратов и анонимному рецензенту за ценные замечания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа проведена за счет собственных средств авторов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Жмылев П.Ю., Карпухина Е.А., Леднев С.А. 2013. К проблемам биоморфологии водных сосудистых растений // Вестник Тверского государственного университета. Биол. и экол. Т. 32. № 31. С. 137.
- Лапиров А.Г. 1995. Рдест гребенчатый // Биологическая флора Московской области. М: Изд-во МГУ. Вып. 11. С. 37.
- Михальцов А.Н. 2012. Модификация нового метода полихромной окраски тканей растения // Природные ресурсы, биоразнообразие и перспективы естественнонаучного образования. Омск: Изд-во ООО “Омскбланкиздат”. С. 57.
- Пробатова Н.С., Буч Т.Г. 1981. *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae) на Советском Дальнем Востоке // Бот. журн. № 66(2). С. 208.
- Серебрякова Т.И. 1972. Учение о жизненных формах растений // Итоги науки техн. Сер. Ботан. Т. 1. С. 84.
- Свириденко Б.Ф. 2000. Флора и растительность водоемов Северного Казахстана. Омск: Изд-во ОмГПУ.
- Al-Mandeel F.A. 2013. A new record of the invasive species *Hydrilla verticillata* (Linn. f.) Royle on the Iraqi rivers // Adv. Environ. Biol. V. 7(2). P. 384.
- Baniszewski J., Cuda J.P., Gezan S.A. et al. 2016. Stem fragment regrowth of *Hydrilla verticillata* // J. Aquat. Plant Manag. V. 54. P. 53.
- Basiouny F.M., Haller W.T., Garrard L.A. 1978. Survival of *Hydrilla* (*Hydrilla verticillata*) plants and propagules after removal from the aquatic habitat // Weed Science. V. 26(5). P. 502.
- Benoit L.K. 2011. Cryptic speciation, genetic diversity and herbicide resistance in the invasive aquatic plant *Hydrilla verticillata* (L. f.) Royle (Hydrocharitaceae): Doctoral Dissertation, University of Connecticut. <http://digitalcommons.uconn.edu/dissertations/AAI349-2149> (10 February 2016)
- Bianchini Jr.I., Cunha-Santino M.B., Milan J.A.M. et al. 2010. Growth of *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle under controlled conditions // Hydrobiologia. V. 644. P. 301. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0191-1>
- Chaudhuri J.B., Sharma A. 1978. Cytological studies on three aquatic members of Hydrocharitaceae in relation to their morphological and ecological characteristics // Cytologia. V. 43. P. 1.
- Chen L.-Y., Chen J.-M., Gituru R.W., Wang Q.-F. 2012. Generic phylogeny, historical biogeography and character

- evolution of the cosmopolitan aquatic plant family Hydrocharitaceae // BMC Evol. Biol. V. 12(30). <http://www.biomedcentral.com/1471-2148/12/30>.
- Cook C.D.K., Lüönd R. 1982. A revision of the genus *Hydrilla* (Hydrocharitaceae) // Aquat. Bot. V. 13. P. 485.
- Efremov A.N., Sviridenko B.F., Bolotova Ya.V. et al. 2019. Coenocomplex and ecological features of *Hydrilla verticillata* (L. f.) Royle (Hydrocharitaceae) in Northern Eurasia // Inland Water Biology. V. 12(1). P. 57. <https://doi.org/10.1134/S1995082919010061>
- Haynes R.R. 2001. Hydrocharitaceae // Flora of Thailand. V. 7(3). Bangkok: Royal Forest Department. P. 365.
- Henry A.L. 2017. Monoecious *Hydrilla* (*Hydrilla verticillata* (L. f.) Royle) growth and phenology in two dissimilar climates: a thesis of Master of Science. North Carolina: North Carolina State University.
- Hofstra D.E., Clayton J.S. Champion P.D., Green J.D. 1999. Distribution and density of vegetative *Hydrilla* propagules in the sediments of two New Zealand lakes // J. Aquat. Plant Manag. V. 37. P. 41.
- Lakshmanan C.A. 1951. Note on the occurrence of turions in *Hydrilla verticillata* Presl. // J. Bombay Nat. Hist. Soc. V. 49. P. 802.
- Langeland K.A., Shilling D.G., Carter J.L. et al. 1992. Chromosome morphology and number in various populations of *Hydrilla verticillata* // Aquat. Bot. V. 42. P. 253.
- Langeland K.A. 1996. *Hydrilla verticillata* (L. f.) Royle (Hydrocharitaceae), The Perfect Aquatic Weed // Castanea. V. 61. P. 293.
- Les D.H., Mehrhoff L.J., Cleland M.A., Gabel J.D. 1997. *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae) in Connecticut // J. Aquat. Plant Manag. V. 35. P. 10.
- Madeira P.T., Van T.K., Steward K.K., Schnell R.J. 1997. Random amplified polymorphic DNA analysis of the phenetic relationships among world-wide accessions of *Hydrilla verticillata* // Aquat. Bot. V. 59(3). P. 217.
- Madeira P.T., Van T.K., Center T.D. 1999. Integration of five Southeast Asian accessions into the world-wide phenetic relationships of *Hydrilla verticillata* as elucidated by random amplified polymorphic DNA analysis // Aquat. Bot. V. 63(2). P. 161.
- Miller J.L., Haller W.T., Glenn M.S. 1993. Turion production by dioecious *Hydrilla* in North Florida // J. Aquat. Plant Manag. V. 31. P. 101.
- Mitra E. 1956. Notes on the germination of turions in *Hydrilla verticillata* Presl. // Curr. Sci. V. 25. P. 25.
- Mitra E. 1966. On some aspects of the morphological and anatomical studies of turions of *Hydrilla verticillata* (Linn. f.) Royle // J. Asiatic Soc. V. 6. P. 17.
- Nakamura T., Suzuki T., Kadono Y. 1998. A comparative study of isoenzyme patterns of *Hydrilla verticillata* (L. f.) Royle in Japan // J. Pl. Res. V. 111. P. 581.
- Netherland M.D. 1997. Turion ecology of *Hydrilla* // J. Aquat. Plant Manag. V. 35. P. 1.
- O'Brien T.P., McCully M.E. 1981. The study of plant structure: principles and selected methods. Melbourne: Termarcarphi Pty.
- Pemberton R.W. 1980. Exploration for natural enemies of final report *Hydrilla verticillata* in eastern Africa. U.S. Department of Agriculture Agricultural Research Service, Southern Region Aquatic Plant Control Gainesville, Fla.
- Pilon J., Santamaría L., Hootsmans M., van Vierssen W. 2003. Latitudinal variation in life-cycle characteristics of *Potamogeton pectinatus* L.: vegetative growth and asexual reproduction // Plant Ecology. V. 165(2). P. 247.
- Spencer D.F., Ksander G.G. 2001. Field evaluation of degree-day based equations for predicting sprouting of *Hydrilla* (*Hydrilla verticillata*) turions and tubers // J. Freshwater Ecol. V. 16(3). <https://doi.org/10.1080/02705060.2001.9663836>
- Spencer L. 2011. *Hydrilla verticillata* // Aquatic Invasion Ecology. Fish 423. http://depts.washington.edu/old-enlab/wordpress/wp-content/uploads/2013/03/HydrillaVerticillata_Spencer.pdf (01 March 2019).
- Steward K.K., Van T.K., Carter V., Pieterse A.H. 1984. *Hydrilla* invades Washington, D.C. and the Potomac // Am. J. Bot. V. 71. P. 162.
- Steward K.K. 1993. Seed production in monoecious and dioecious populations of *Hydrilla* // Aquat. Bot. V. 46. P. 69.
- Sousa W.T.Z. 2011. *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae), a recent invader threatening Brazil's freshwater environments: a review of the extent of the problem // Hydrobiologia. V. 669. P. 1. <https://doi.org/10.1007/s10750-011-0696-2>
- Sutton D.L., Van T.K., Portier K.M. 1992. Growth of dioecious and monoecious hydrilla from single tubers // J. Aquat. Plant Manag. V. 30. P. 15.
- Symones J.-J., Sosef M.S.M. 2015. Hydrocharitaceae // Flore d'Afrique Centrale. Zurich.
- True-Meadows S., Haug E.J., Richardson R.J. 2016. Monoecious *Hydrilla* – a review of the literature // J. Aquat. Plant Manag. V. 54. P. 1.
- Umetsu C.A., Evangelista H.B.A., Thomaz S.M. 2012. Colonization, regeneration potential and growth rates of fragments of the exotic aquatic macrophyte *Hydrilla verticillata* // Aquat. Biol. V. 16. P. 197. <https://doi.org/10.3354/ab00450>
- Van T.K., Steward K.K. 1990. Longevity of monoecious *Hydrilla* propagules // J. Aquat. Plant Manag. V. 28. P. 74.
- Wang Q., Guo Y., Haynes R.R., Hellquist C.B. 2016. Hydrocharitaceae // Flora of China. http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=2&taxon_id=10426 (01 March 2016).
- Yeo R.R., Falk R.H., Thurston J.R. 1984. The morphology of *Hydrilla* (*Hydrilla verticillata* (L. f.) Royle) // J. Aquat. Plant Manag. V. 22. P. 1.
- Zhu J., Yu D., Xu X. 2015. The phylogeographic structure of *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae) in China and its implications for the biogeographic history of this worldwide-distributed submerged macrophytes // BMC Evol. Biol. V. 15(95). <https://doi.org/10.1186/s12862-015-0381-6>

Features of Biomorph of *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae)

A. N. Efremov^{1,*}, A. A. Pushkina¹, and Ya. V. Bolotova²

¹*Omsk State Pedagogical University, Omsk, Russia*

²*Amur Branch of Botanical Garden Institute of Russian Academy of Sciences, Far East Branch, Blagoveshchensk, Russia*

*e-mail: stratiotes@yandex.ru

The biomorphological features of *Hydrilla verticillata* in tropical and temperate regions of the Eurasian part of the range were studied. The shoot system is long-growing, sympodial, consisting of (annual)oligoennial monopodial shoots of the main and subordinate orders. The most variable signs are the number of leaves per node; shape, length and width of a leaf blade; the feature of the branching, the length of the internode. *Hydrilla verticillata* is a perennial (vegetatively oligoennial) polycarpic rooting long-shoot high turion-tuber vegetative-mobile hydrophyte. The plasticity of biomorphs in different biotypes is manifested in the duration of shoot ontogenesis, a change in the ratio of the formed specialized vegetative diaspores. Turions and tubers are two alternative abundance models.

Keywords: *Hydrilla verticillata*, Hydrocharitaceae, biomorph, life form, turion, tuber, renewal, Eurasia