

---

---

**Г.А. ЧОРНА**

Уманський державний педагогічний університет імені Павла Тичини  
вул. Садова, 2, Умань, Черкаська обл., 20300  
[lavandavik@mail.ru](mailto:lavandavik@mail.ru)

## **ДО МОРФОГЕНЕЗУ ТАКСОНІВ РОЗСІЧЕНОЛИСТИХ ГІДРОФІЛЬНИХ ДВОДОЛЬНИХ**

*Ключові слова:* морфогенез, *Batrachium*, *Ceratophyllum*, *Hottonia*, *Myriophyllum*, розсіченолистість

G.A. CHORNA

Pavlo Tychna Uman State Pedagogical University

## **ABOUT THE MORPHOGENESIS OF THE TAXONS THE DISSECTED LEAVES OF THE HYDROPHILOUSES MAGNOLIOPSIDA**

The peculiarities of the dissected leaves of hydrophilous Magnoliopsida are characterized. There was analyzed of hydrophilous families Cabombaceae, Ceratophyllaceae; generas *Batrachium* (Ranunculaceae), *Hottonia* (Primulaceae), *Myriophyllum* (Haloragaceae), *Limnophila* (Scrophulariaceae), *Utricularia* (Lentibulariaceae). General questions of hydrophilous genera genesis are discussed.

*Key words:* morphogenesis, *Batrachium*, *Ceratophyllum*, *Hottonia*, *Myriophyllum*, dissected leaves

Г.А. ЧЕРНАЯ

Уманский государственный педагогический университет имени Павла Тычины

## **К МОРФОГЕНЕЗУ ТАКСОНОВ РАССЕЧЕННОЛИСТНЫХ ГИДРОФИЛЬНЫХ ДВУДОЛЬНЫХ**

Охарактеризованы особенности строения рассеченных листьев гидрофильных двудольных. Проанализированы гидрофильные семейства Cabombaceae, Ceratophyllaceae; роды *Batrachium* (Ranunculaceae), *Hottonia* (Primulaceae), *Myriophyllum* (Haloragaceae), *Limnophila* (Scrophulariaceae), *Utricularia* (Lentibulariaceae). Обсуждаются главные проблемы генезиса гидрофильных родов.

*Ключевые слова:* морфогенез, *Batrachium*, *Ceratophyllum*, *Hottonia*, *Myriophyllum*, рассеченнолиственность

Гідрофільна еволюція охоплює близько чверті всіх порядків покритонасінних рослин [10].

Адаптація ангіоспермів до життя у водному середовищі пов'язана на-самперед з фотосинтезуючими органами, оскільки саме в соматичних

© Г.А. ЧОРНА, 2006

структурах виявляються адаптивні зміни в разі коливання зовнішніх умов. А.П. Хохряков [13] проаналізував в цьому аспекті однодольні рослини, зазначаючи, що всі найважливіші пристосування до середовища існування виражаються в зовнішньому вигляді організму. В гідрофільній еволюції однодольних вихідними він вважав горизонтальнокореневищні форми типу сусака і понтедерії, що сформувалися у прибережних екотопах. Розвиток рослин в умовах часткового чи повного занурення сприяв витягуванню міжвузлів та утворенню довгостеблових форм типу рдесників, елодеї. Водні однодольні, на відміну від наземних вегетативно-однорічних рослин, досягли стадії вегетативного однорічника та здатності за один вегетаційний сезон утворювати кілька генерацій дочірніх пагонів. Вершиною такого розвитку вважаються ряски, яким притаманна найбільша інтенсивність вегетативного розмноження.

Ми розглянемо соматичну еволюцію гідрофільних магноліофітів, у яких адаптація до водного середовища здійснювалася в напрямку розсіченолистості. Серед них насамперед заслуговують на увагу представники базальних родин порядків *Nymphaeales* (*Cabombaceae*, *Ceratophyllaceae*) та *Ranunculales* (*Ranunculaceae*), що знаходяться в основі сучасної системи рослин [12, 17]. Високоспеціалізовані до водного середовища види *Cabombaceae* та *Ceratophyllaceae* розглядаються рядом авторів [2, 15] як гетеробатмічні таксони з ознаками однодольності. Не виключено, що неоднородні палеотрави, серед яких чільне місце посідає порядок *Nymphaeales*, виявляться анцестральною групою ангіоспермів. З огляду на це *Ceratophyllaceae* вважають сестринською групою всіх справжніх дводольних [9].

Т.Б. Батигіна [2] зауважує, що для розуміння конкретної комбінації примітивних та прогресивних ознак необхідно вивчати особливості адаптації гетеробатмічних таксонів до конкретних умов їх місцезростань та способу життя. Високоспеціалізовані водні види роду *Ceratophyllum* поєднують примітивні ембріологічні ознаки (багатоклітинний археоспорій, двоклітинні пилкові зерна, *Polygonum*-тип зародкового мішка, клітинний ендосперм та багат шарову спермодерму) з прогресивними (один ортотропний насінневий зачаток з одним інтегументом, насіння з великим зародком, добре диференційованою брунечкою, без перисперму, із залишковим ендоспермом). Своєрідна комбінація ембріологічних ознак та особливості проростання наводять на думку про специфічну адаптивну еволюцію порядку *Nymphaeales*.

Обговорюючи дегенеруючий вплив водного середовища на вегетативну сферу ангіоспермів А.Л. Тахтаджян [11] наголошує на пригніченні розвитку головного кореня, спрощенні анатомічної структури всіх вегетативних органів, редукції провідної системи, утворенні повітряних порожнин. У ряді випадків розвиток водних рослин відповідає більш раннім стадіям такого наземних, тобто вони є неотенічними формами.

Для класу угруповань озерних рослин (*Limnaeae*) Є. Вармінг [5] вказував такі варіанти занурених листків: тасьмоподібний (*Vallisneria*); вузьколінійний, короткий, плоский (*Elodea*, *Hippuris*); лінійний, циліндрич-

ний (*Isoltes*); розсічений на ниткоподібні чи лінійні лопати (схожі на зябра риб), досить поширений (*Myriophyllum*, *Ranunculus*, *Cabomba*). Останній варіант трапляється також у багатьох болотних рослин, якщо вони ростуть у глибшій воді (*Oenanthe*, *Sium*). Близьким до них є незвичний дірчастий листок *Uvirandra*. Глибина розрізів і тендітність окремих лопатей обумовлені впливом середовища (глибиною води, силою течії). Коли пагони досягають поверхні води, з'являються плаваючі листки. Логічно передбачити, що анцестори гомофільних видів *Batrachium* були більш глибоководними, ніж гетерофільні, які могли досягати поверхні води, утворюючи плаваючі листки. Однак цвітіння і одних, і других відбувається лише на її поверхні, за винятком клейстогамних квіток, що цвітуть у товщі води.

У *Myriophyllum* гетерофілія вегетативних пагонів спостерігається лише в окремих видів, хоча на генеративних пагонах всіх видів розвиваються брактеї, відмінні від вегетативних листків.

У видів *Utricularia* спеціалізація пагонів ловчих апаратів обумовлює гетерофілію вищого рівня, пов'язану із специфічним комахоїдним живленням.

Із розсіченолистих рослин лише *Ceratophyllum* є повністю гомофільним родом, види якого у зв'язку з відсутністю вкорінення не здатні переживати пересихання водойм.

Оскільки водне середовище досить лабільне, рівень води протягом вегетації рослин може суттєво змінюватися. Більшого поширення набули гетерофільні розсіченолисті представники *Haloragaceae*, *Cabombaceae*. Їх таксономічна різноманітність значно вища, ніж гомофільних *Ceratophyllaceae*.

Розсіченолистість сформувалася у ряду таксонів магноліофітів як адаптація до обміну речовин у водному середовищі. Тонкі, дрібні, часто ниткоподібні кінцеві частки листових пластинок є результатом пристосування до кращого всмоктування розчиненого CO<sub>2</sub> у процесі фотосинтезу. Такі розсічені на ниткоподібні частки утворення характерні також для гетерофільної різноспорової папороті *Salvinia natans*.

Слоєвище харових водоростей габітуально нагадує пагін куширів, тобто розвиток у водному середовищі сприяв виникненню аналогічних утворень на різних рівнях еволюційного розвитку.

Серед магноліофітів паралелізм у розвитку вегетативних органів характерний для видів цілком гідрофільних родин підкласу Magnoliidae — *Cabombaceae* та *Ceratophyllaceae*, гідрофільного роду *Batrachium* з *Ranunculaceae* підкласу Ranunculidae, оліготипного гідрофільного роду *Hottonia* з *Primulaceae* підкласу Dilleniidae, гідрофільного роду *Myriophyllum* з *Haloragaceae* підкласу Rosidae, роду *Limnophila*, який, на відміну від інших таксонів *Scrophulariaceae*, приурочений до водних еко-топів, та гідрофільних представників політипного роду *Utricularia* з *Lentibulariaceae* підкласу Lamiidae [12, 18]. При досить значній різноманітності генеративної сфери, належності до різних родин, порядків, підкласів вегетативна сфера видів родів *Cabomba*, *Ceratophyllum*,

*Batrachium*, *Hottonia*, *Myriophyllum*, *Limnophila* та *Utricularia* зазнала конвергентної еволюції у зв'язку з опануванням водного середовища.

Аналіз сучасного поширення розсіченолистих гідрофільних таксонів засвідчує, що еволюція в цьому напрямку здійснювалась як у помірній, так і в субтропічній та тропічній зонах. Широко розповсюджені у прісних водах всієї земної кулі види роду *Ceratophyllum* та окремі гідрофільні види роду *Utricularia*, наземні та епіфітні представники останнього трапляються майже виключно в тропіках та субтропіках. Очевидно, що мегатермні за походженням види *Utricularia* за умов суворішого сезонного клімату адаптувалися до водного середовища. Із майже 200—250 видів світової флори в Європі відзначено лише вісім водних видів: *Utricularia vulgaris* L., *U. minor* L., *U. intermedia* Hayne, *U. bremii* Heer, *U. australis* R. Br., *U. exoleta* R. Br., *U. gibba* L., *U. ochroleuca* Hartm [15]. Б.А. Биков [3] обґрунтовує гіпотезу про те, що вільноплаваючі види, зокрема *Utricularia*, — це епіфіти вологих чи дощових тропічних лісів, які «впали у воду». Одним із доказів сумнівного безпосередньо водного походження цих видів автор вважає наявність у них пухирців з клапанами на сегментах листків. Щільність водного середовища не могла сприяти виникненню подібних утворень. Палеоботанічні дані підтверджують наявність достовірних знахідок *Utricularia* з міоцену Європи [4].

Для водних видів *Utricularia* характерне утворення туріонів, чи гібернакул, — зимуючих бруньок із запасом поживних речовин. На Кіліманджаро туріони *U. minor* знайдені близько межі сніжників [15]. На наш погляд, утворення гібернакул пов'язане не лише з температурним фактором, а також з коливанням рівня води протягом вегетації. Сигналом до утворення вкорочених міжвузлів зі зближеними, щільно розміщеними листками, може виступати різке зменшення рівня води, що передуює пересиханню водойми. Ми спостерігали утворення гібернакул *U. vulgaris* вже в другій декаді червня, задовго до потреби в утворенні зимуючих бруньок.

До помірних широт північної півкулі приурочені гідрофільні види роду *Hottonia*, що займає ізольоване екологічне положення в родині Primulaceae. *H. palustris* L. поширена в Євразії, в атлантичній Північній Америці заміщується *H. inflata* Elliot. Це вкорінені у заболоченому ґрунті або вільноплаваючі види, які утворюють зимуючі бруньки, а в разі пересихання водойми може виникати стерильна наземна форма.

Більша видова різноманітність притаманна роду *Batrachium* — деякі автори розглядають його в межах *Ranunculus* [1, 15, 16], поширеного переважно в помірно теплих областях обох півкуль. Світова флора роду налічує близько 30 видів, понад третина з яких представлена в Європі, зокрема гетерофільний *Batrachium aquatile* (L.) Dumort. та гомофільні *B. trichophyllum* (Chaix) Bosch, *B. circinatum* (Sibth.) Spach, *B. rionii* (Lagget) Nym. Багато видів роду ще не втратили здатності до життя в наземних умовах — утворюють наземну та перехідну форми. Р.П. Барикіна [1], розглядаючи рівень адаптивної спеціалізації, ступінь пластичності до водно-повітряного режиму, світла, температури, дійшла висновку, що

гомофільні та гетерофільні види водяного жовтецю є двома самостійними гілками гідрофільної адаптації в межах роду. Гомофілія є стабільнішою ознакою, ніж гетерофілія, яка легко втрачається у разі розвитку рослин поза водоймою. Структура вегетативних органів водяних жовтеців досить пластична. Їх наземні форми зберігають тип структурної моделі водних, однак стають більш низькорослими і дрібнолистими, вкорочують міжвузля пагонів, посилюючи їх галуження. Вимушений перехід до наземного способу життя супроводжується скороченням життєвого циклу. Водні форми — це переважно вегетативні малорічники, а наземні — однорічники. Туріони у водяних жовтеців не утворюються.

Світова флора роду *Myriophyllum* налічує близько 40 видів. Центр видової різноманітності роду, як і родини *Haloragaceae* в цілому, знаходиться в Австралії. В Європі поширені три аборигенні (*M. spicatum* L., *M. verticillatum* L. та *M. alterniflorum* DC.) і три адвентивні (*M. aquaticum* (Vell.) Verdc. з тропічної і субтропічної Південної Америки, *M. heterophyllum* Michx. з південно-східної Північної Америки та *M. verrucosum* Lindl. з Австралії) види.

Представники роду — це вкорінені аерогідатофіти, що фотосинтезують у водному середовищі, а в повітряному розвивають генеративні органи. На зміну водного режиму найбільш чутливо реагує *M. verticillatum* — вид, здатний до утворення і наземної форми, і гібернакул.

Лише для тропічної і субтропічної зон характерні види родів *Limnophila* та *Cabomba* [7]. Видова диференціація першого роду відбувалася в тропіках Старого світу, а види другого характерні переважно для неотропиків.

Оскільки рід *Limnophila* репрезентує у водному середовищі високоорганізовану родину *Scrophulariaceae* однойменного порядку, його можна вважати філогенетично наймолодшим таксоном гідрофільної ланки еволюції. Рід *Cabomba*, навпаки, належить до одного з найбільш древніх порядків ангіоспермів — *Nymphaeales*.

Однак представники обох родів переважно є гетерофільними кореневищними видами мегатермної природи. Бульбоподібні кореневища представників роду *Cabomba* аналогічні до таких тропічних видів роду *Nymphaea*, а розсічені на численні (до 60—90) сегменти листки *Cabomba aduatica* Aublet чи *C. caroliniana* A. Gray не мають нічого спільного з плаваючими листками *Nymphaea*. Розвиток рослин у товщі води сприяв значному збільшенню площі органів фотосинтезу. При всій функціонально доцільній подібності розсічених листків наведених вище гідрофільних таксонів простежуємо два напрямки їх епіморфології.

Для видів родів *Hottonia* та *Myriophyllum* характерні пірчаторозсічені листки, для переважної більшості родів (*Ceratophyllum*, *Cabomba*, *Batrachium*, *Limnophila*, *Utricularia*) — дихотомічно- або вилчаторозсічені. Порядок розчленування, довжина та кількість кінцевих сегментів, їх консистенція — це родо- та видоспецифічні ознаки. Однак ці ознаки важко діагностувати, тому, наприклад, в межах роду *Ceratophyllum*, поряд з добре вираженими таксонами видового рангу *C. demersum* L. та

*C. submersum* L., виділяють плодиформи, раніше описані в ранзі видів: *C. apiculatum* Cham. et Schlecht., *C. haynaldianum* Borbas, *C. muricatum* Cham., *C. platyacanthum* Cham., *C. kossinskyi* Kuzeneva, *C. pentacanthum* Haynald [15].

Для гомофільних видів роду *Batrachium* таксономічною ознакою є характер розміщення сегментів листка. У *B. circinatum* жорсткуваті, розчепірено розгалужені сегменти розміщені в одній площині і поза водою не злипаються, у *B. fluitans* сегменти розташовані в різних площинах, поза водою злипаються в китичку [6, 14]. Довжина сегментів листка, як правило, корелює з екологічною приуроченістю виду. У реофільного виду *B. fluitans* розсічені листки до 8 см завдовжки, у видів слабкопроточних водойм — набагато коротші.

Функціонально до пірчасто- чи вилчаторозсічених листків подібні вузьколінійні занурені листки *Ranunculus polyphyllus* Waldst. et Kit. ex Willd., нижні мутовки вузьколінійних листків *Hippuris vulgaris* L., *Elatine alsinastrum* L., *Rotala wallichii*, *Hydrotriche hottoniiflora*. Внаслідок їх значної кількості збільшується поверхня контакту рослини з водою, тобто вони теж, подібно до зябрового апарату риб, посилюють газообмін гідатофітів. Названі види із значними пристосувальними можливостями до коливання рівня води відносять до гетеробластичних. До них належать також гетерофільні види, в яких листки різної форми розвиваються одночасно [17]. У *Sium latifolium* L. гетерофілія проявляється в різному ступені розчленування листових пластинок залежно від рівня розташування їх на пагоні. В разі трапляння виду на затоплених місцезростаннях першими розвиваються пірчасті листки з ниткоподібними частками, їх змінюють листові пластинки з дещо коротшими і ширшими частками. У листків, що з'являються на межі водного і повітряного середовищ, цілісні бічні частки листка можуть мати видовжені зубчасті краї пластинок. Так проявляється фенотипічна пластичність у відповідь на зміни зовнішнього сигналу [8].

Отже, у філогенезі у різних таксономічних групах магноліофітів розсіченолистість сформувалася як адаптація до водного середовища шляхом конвергентної еволюції. Розсіченолистість властива гідрофільним таксонам дводольних на відміну від однодольних, у яких соматична гідрофільна еволюція відбувалася переважно у напрямі розвитку занурених лінійних листків.

Вивчення ролі соматичного адаптогенезу гідрофільних видів в еволюційному процесі та формуванні толерантних популяцій в антропогенно змінених екотопах важливе не лише теоретично, а й практично. Оскільки гідрофільна еволюція супроводжувалась підпорядкованістю генеративної репродукції вегетативній, вивчення морфо-анатомічних особливостей стерильних популяцій гідатофітів та аерогідатофітів сприятиме отриманню даних для визначників за вегетативними ознаками гідрофітів та ідентифікації видів.

Подальша соматична еволюція гідрофільних видів може бути спрямована на формування спеціалізованих органів вегетативного розмно-

ження, зокрема туріонів чи гібернакул, та встановлення певного співвідношення між вегетативною і генеративною репродукцією.

1. Барыкина Р.П. Особенности структуры и развития водных лютиков // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. — 1988. — **93**, вып. 2. — С. 134-144.
2. Батыгина Т.Б. О положении порядков *Nymphaeales* и *Nelumbonales* в системе покрытосеменных растений (по данным эмбриологии) // Филогения высш. раст. — М.: Наука, 1982. — С. 18—21.
3. Быков Б.А. О происхождении свободноплавающих высших растений // Вестн. АН КазССР. — 1948. — № 2. — С. 70—72.
4. Быков Б.А. К истории и охране экосистем пресноводных водоемов // Экология. — 1984. — № 6. — С. 64—66.
5. Варминг Е. Ойкологическая география растений. — СПб., 1902. — 538 с.
6. Екофлора України. Том 2 / Відп. ред. Я.П. Дідух. — К.: Фітосоціоцентр, 2004. — 480 с.
7. Жданов В.С. Аквариумные растения. — М.: Лесн. пром-сть, 1981. — 312 с.
8. Кордюм Є.Л. Фенотипічна пластичність у рослин: загальна характеристика, адаптивне значення, можливі механізми, відкриті питання // Укр. ботан. журн. — 2001. — **58**, № 2. — С. 141—151.
9. Красилов В.А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. — М.: Наука. 1989. — 264 с.
10. Потульницький П.М. Эволюция жизненных форм водных высших растений // IV Моск. совещ. по филоген. раст. — М., 1971. — Ч. 2. — С. 34—38.
11. Тахтаджян А.Л. Происхождение покрытосеменных растений. Изд. второе, перераб. и доп. — М.: Высш. шк., 1961. — 133 с.
12. Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. — Л.: Наука, 1987. — 439 с.
13. Хохряков А.П. Соматическая эволюция однодольных. — М.: Наука, 1975. — 196 с.
14. Цвелев Н.Н., Грингаль А.Р. Род шелковник — *Batrachium* (DC.) S.F. Gray // Фл. Вост. Европы. — СПб., 2001. — Т. 10. — С. 165—174.
15. Casper S.J., Krausch H.-D. *Pteridophyta und Anthophyta. Teil 1.* // *Süßwasserverflora von Mitteleuropa*. Bd. 24. — Stuttgart; New York, 1981. — 907 S.
16. Cook C.D.K. Subgen. *Batrachium* // *Flora Europaea*. — Cambridge, 1964. — Vol. 1. — P. 237—238.
17. Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plants. — New York: Columbia Univ. Press, 1981. — 1262 p.
18. Schmidt D. Die Lebens— und Wuchsformen der Hydro- und Helophyten im Pleistozängebiet der DDR // Feddes Repertorium. — 1985. — 96, H. 4. — S. 307—342.
19. Taylor P. The genus *Utricularia* — a taxonomic monograph // *Kew Bull. Additional ser.* — 1989. — **14**. — 724 p.

