

Биология и экология водных и прибрежно-водных растений

УДК 581.4

ПОБЕГООБРАЗОВАНИЕ *EPILOBIUM HIRSUTUM* L. В СВЯЗИ С АДАПТАЦИЯМИ ТРАВ СЕЗОННОГО КЛИМАТА К УСЛОВИЯМ ПЕРЕМЕННОГО УВЛАЖНЕНИЯ / ОБВОДНЕНИЯ

Н. П. Савиных, И. А. Коновалова

Вятский государственный университет, Центр компетенций “Использование биологических ресурсов”,
610000 г. Киров, ул. К. Либкнехта, 76, e-mail: savva_09@mail.ru, S-dulcamara@yandex.ru

Поступила в редакцию 19.10.2020

Изучено побегообразование гигромезофита *Epilobium hirsutum* L. Развитие и структурно-функциональная зональность побегов оценены с позиций модульной организации, сопоставлены с особенностями побегообразования типичных трав мезофитов и гидрофитов. Показаны: сходство развития и строения побеговых систем на начальных этапах формирования с монокарпическими побегами трав мезофитов; дальнейшая пролонгация в виде базипетального развития боковых силлептических побегов в виде гетерохроний и гетеротопий как у гидрофитов; повышение площади ассимилирующей поверхности растения и обеспечение автономности отдельных побеговых систем при одновременной ранней морфологической дезинтеграции особи. Отмечено, что сокращение длительности жизни универсального модуля (типичного монокарпического побега) и раннее преобразование его в основной модуль (побеговая система, сформировавшаяся на его основе) обеспечивается поливариантностью в развитии зачатков листа и пазушных структур элементарных модулей (элементарных метамеров) в связи с условиями расположения апекса и демонстрирует возможные механизмы адаптаций цветковых растений с симподиальной длиннопобеговой моделью побегообразования к жизни в водоемах: аббревиацию онтогенеза особи и монокарпичность рамет при поликарпичности организма (пролонгации онтогенеза индивида).

Ключевые слова: *Epilobium hirsutum* L., прибрежно-водные растения, побегообразование, структурная организация, модульная организация, онтогенез, морфогенез.

DOI: 10.47021/0320-3557-2021-103-115

ВВЕДЕНИЕ

Одной из фундаментальных проблем современной биологии является выяснение адаптаций организмов к существованию в разных средах биосферы, механизмов и способов формирования их приспособленности. Цветковые растения, как модульные организмы, в этом плане представляют наиболее репрезентативную группу живых существ. Они способны к неограниченному росту и морфологическим перестройкам в течение всей жизни при постоянном, регулярном и закономерном повторении в онтоморфогенезе определенных структурных элементов – элементарного, универсального и основного модулей: элементарные метамеры, одноосные побеги и образовавшиеся в ходе нарастания и ветвления на их основе побеговые системы соответственно [Савиных, 2000 (Savinykh, 2000); Savinykh, 2015; Савиных, Мальцева, 2008 (Savinykh, Maltseva, 2008)]. Поэтому формирование многих морфологических адаптаций у этой группы организмов, особенно обусловленных ростовыми процессами, можно наблюдать в ходе всего онтогенеза особи. Сравнительный анализ структур и этапов (фаз) развития отдельных побегов и целостных растений позволяет выявить пути, способы и механизмы морфологических перестроек биоморф, в том числе –

в ходе эволюции [Серебрякова, 1983 (Serebryakova, 1983); Savinykh, 2019].

Цветковые растения, как исходно наземные, возникли и развивались на начальных этапах своего возникновения в результате адаптаций к условиям суши, а водоемы освоили позднее путем постепенной приспособленности мезофитов к условиям все более повышенной влажности. Особое место в ряду: наземные травы – виды прибрежий – водные растения – занимают биоморфы видов, произрастающих в условиях переменного увлажнения / обводнения. Это территории с закрепленным субстратом – берега водоемов и водотоков, в том числе пойменные луга с разным уровнем увлажнения; с незакрепленным субстратом – пляжи, приречные места, зона мелководий, а также участки на месте бывших небольших удаленных от русла водоемов, заболоченные территории по поймам рек, заросли пойменных кустарников, высыхающие старицы, колеи дорог и придорожные канавы [Савиных, Шабалкина, 2016 (Savinykh, Shabalina, 2016)]. Они занимают значительную часть суши и по образному выражению А.П. Хохрякова [Хохряков, 1981 (Khokhryakov, 1981)] являются аренной экологического видообразования. Габитус растения

и особенности его побегообразования отражают условия среды.

Познанию морфологических особенностей водных и прибрежно-водных трав посвящены исследования последней трети прошлого и текущего века. Это в основном многочисленные работы последователей научной школы И.Г. и Т.И. Серебряковых – в основном сотрудников из ИБВВ РАН [Лебедева, 2006 (Lebedeva, 2006); Мовергоз, 2012 (Movergoz, 2012); Беляков, 2016 (Belyakov, 2016); Мовергоз, Бобров, 2016 (Movergoz, Bobrov, 2016); Belyakov, Lapirov, 2018; Беляков, Лапиров, 2019 (Belyakov, Lapirov, 2019); Lebedeva et al., 2020; и др.], Вятского государственного университета [Лелекова, 2006 (Lelekova, 2006); Мальцева, 2009 (Maltseva, 2009); Шабалкина, 2013 (Shabalkina, 2013); Савиных, 2015 (Savinykh, 2015); Savinykh et al., 2015; Шаклеина и др., 2017 (Shakleina et al., 2017); Savinykh et al., 2017; Lelekova, Savinykh, 2019; Savinykh, Konovalova, 2019; и др.].

Многие из обитателей прибрежий обладают лекарственными свойствами, в связи с чем актуальность их изучения возрастает. Необходимость исследования дикорастущих лекарственных растений в целом общепризнана, установлена важность изучения для практического использования отдельных видов, в том числе – представителей рассматриваемой экологической группы – видов рода *Epilobium* L. [Кустова и др., 2014 (Kustova et al., 2014)]. Этот наиболее крупный род сем. Onagraceae включает, по разным данным, от 170 [Скворцов, 1996, 2005 (Skvortsov, 1996, 2005); Snogerup, 2010] до 200 [Эбель, 2013 (Ebel', 2013)] видов, распространенных почти по всему земному шару, но преимущественно

в умеренно теплых областях обоих полушарий [Скворцов, 1996 (Skvortsov, 1996)]. В современной отечественной и зарубежной литературе отмечено использование экстрактов *Epilobium hirsutum* L. в медицинских и пищевых целях [Karakurt et al., 2013; Cando et al., 2014; Кустова и др., 2014 (Kustova et al., 2014); Богданова и др., 2018 (Bogdanova et al., 2018)]; меры борьбы с ним в сельскохозяйственных угодьях [Matuleviciute, 2016]; проблемы систематики рода в целом [Цвелев, 2007 (Tzvelev, 2007)]. Работы по биоморфологии не известны. Однако, именно эти данные позволяют установить и оценить возможное использование, охрану, воспроизведение и регуляцию численности ценопопуляций растения [Заугольнова и др., 1988 (Zaugol'nova et al., 1988); Марков, 2012 (Markov, 2012)].

E. hirsutum – один из представителей флоры прибрежно-водных трав. В связи с появившимися новыми данными об адаптациях наземных растений при освоении ими водоемов [Savinykh et al., 2015; Savinykh, 2019; и др.] изучение биоморфологии этого растения особенно актуально для подтверждения установленных и выявления новых особенностей в адаптациях видов из условий переменного увлажнения / обводнения к условиям среды и механизмов формирования приспособленности цветковых растений к жизни в условиях повышенной влажности. Цель данного исследования – изучить особенности биоморфологии *E. hirsutum* для уточнения адаптаций трав гигрофитов к условиям переменного увлажнения / обводнения в сравнении с наземными травами мезофитами и гидрофитами, их места и роли в освоении водоемов цветковыми растениями.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объект исследования – *Epilobium hirsutum* L. (кипрей волосистый) – евро-западноазиатский, бореально-неморальный вид; широко распространен в Восточной Европе, Средней Азии, Монголии, Гималаях, на Кавказе, Тибете, но отсутствует в Арктике и на севере лесной зоны [Пешкова, 1996 (Peshkova, 1996)]. В Северо-Западной России становится более редким на Карельском перешейке и в северо-восточных районах [Цвелев, 2007 (Tzvelev, 2007)]. Он занесен в Красную книгу Красноярского края со статусом II [Тупицына, 2012 (Tupitsyna, 2012)]. Лимитирует существование *E. hirsutum* в регионе крайняя удаленность и изолированность этих популяций от основного ареала.

Этот кипрей растет на заливных лугах, болотах, по берегам рек, озер, водохранилищ,

в тростниковых зарослях, зарастающих мелководьях, сырых западинах [Лисицына, Папченков, 2000 (Lisitsina, Papchenkov, 2000)], по ключевым болотцам, в ольшаниках.

Наиболее полно охарактеризовал *E. hirsutum* в Крыму В.Н. Голубев [Голубев, 1996 (Golubev, 1996)]: вид побережий и влажных мест горного Крыма с южнопалеарктическим ареалом; довольно обильное летне-зимне-зеленое поликарпическое витаминоносное и медоносное растение со средне-позднелетним ритмом цветения, вегетативным возобновлением и размножением, безрозеточными побегами высотой от 0.4–0.6 до 1.1–2.0 м и симподиальным нарастанием; средней по глубине залегания корневой системой; гигрофит; гелиосциофит; гликофит. В соответствии с экологическими группами растений

В.Г. Папченкова [Папченков, 2003 (Papchenkov, 2003)], кипрей волосистый, способный развиваться при погруженных в воду базальных участках побегов, относится к гигромезофитам – растениям береговой зоны затопления и заплеска.

Побеговые системы *E. hirsutum* собраны для исследования на берегу пруда в г. Белая Холуница Кировской области в августе 2018 г. В Кировской области этот вид встречается редко, преимущественно по берегам водоемов и водотоков, на сырых лугах, в придорожных канавах [Тарасова, 2007 (Tarasova, 2007)].

За основу изучения биоморфологии вида принят способ описания конкретных структур растений, разработанный И.Г. Серебряковым [Серебряков, 1952, 1954 (Serebryakov, 1952, 1954)] на базе сравнительно-морфологического метода. Модель побегообразования оценена по Т.И. Серебряковой [Серебрякова, 1977, 1981 (Serebryakova, 1977, 1981)]. Жизненная форма охарактеризована

согласно множественной синтетической классификации [Meyen, 1973; Шорина, 1994 (Shorina, 1994)] в соответствии с представлениями И.Г. Серебрякова [Серебряков, 1964 (Serebryakov, 1964)], С. Raunkiaer [Raunkiaer, 1934]; О.В. Смирновой [Смирнова, 1976 (Smirnova, 1976)]; экологическая группа – по В.Г. Папченкову [Папченков, 2003 (Papchenkov, 2003)]. Побеговые системы описаны с позиций модульной организации растений [Савиных, 2002 (Savinykh, 2002); Савиных, Мальцева, 2008 (Savinykh, Mal'tseva, 2008) и др.]. Фазы в развитии побегов – по И.Г. Серебрякову [Серебряков, 1952, 1959 (Serebryakov, 1952, 1959)] с дополнениями [Серебрякова, 1971 (Serebryakova, 1971)]. Структурно-функциональные зоны побегов определены исходя из представлений W. Troll [Troll, 1964] с последующими дополнениями [Мусина, 1976 (Musina, 1976); Борисова, Попова, 1990 (Borisova, Popova, 1990)].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

E. hirsutum – поликарпик; летнезеленый вегетативно-подвижный явнополицентрический малолетник вегетативного происхождения с ранней специализированной морфологической дезинтеграцией; геофит, гигромезофит. Модель побегообразования симподиальная длиннопобеговая. Особи образованы сложными побегами системами, сформированными к концу вегетационного сезона на основе монокарпического побега – основными модулями. В их строении выделены несколько участков, подобных структурно-функциональным зонам монокарпического побега типичных трав мезофитов и из-за функционального соответствия названы также: нижняя и средняя зоны торможения, зоны возобновления, обогащения и главное соцветие (рис. 1А).

Нижняя зона торможения – геофильный участок побега с двумя – тремя метамерами из длинных междоузлий, узлов с чешуевидными листьями и пазушными почками, не тронувшимися в рост. У отдельных особей кипрея во время цветения отмечено образование здесь добавочных пазушных почек с формированием в узле сериального комплекса (рис. 1Е), что характерно для многих видов трав в условиях повышенного увлажнения [Savinykh, 2015; и др.]. Этот участок побега формируется в год, предшествующий цветению. Функционально зона, кроме расселения, обеспечивает дополнительное питание побега за счет запасных веществ (крахмала) и является резервом почек для возобновления растения.

Зона возобновления – часть геофильного участка на дуге побега из двух–пяти метамеров с длинными междоузлиями, узлом с чешуевидными листьями и пазушными почками. Эти почки, как и у других растений в условиях переменного обводнения [Savinykh, Shabalkina, 2020], закладываются за год до цветения в промежуточных почках, расположенных на верхушках геофильных побегов. Они – побеги возобновления в промежуточной фазе развития – формируются во время цветения исходного побега.

У побегов *E. hirsutum*, как и многих других длиннопобеговых прибрежно-водных трав [Savinykh, Shabalkina, 2020; и др.], средняя зона торможения дифференцирована на две подзоны. Средняя зона торможения 1 – верхняя часть геофильного участка побега с двумя–тремя метамерами из длинных междоузлий, узлов с чешуевидными листьями и пазушными нереализованными почками. Средняя зона торможения 2 – базальный участок надземной части побега, включающий до 10 метамеров из длинных междоузлий, узлов с несформировавшимися листьями из-за развития в воде во время подтопления и пазушными почками обогащения. Функционально она обеспечивает вынос верхушки побега над водой во время половодья. Ограничение в развитии листа связано со снижением деятельности краевых меристем листовой пластинки в воде и возможности ассимиляции в густом травостое при сходе воды. Листья на этом участке отмирают в начале лета, выполнив свои функции,

подобно почечным чешуям при развитии побе-

га у видов с закрытыми почками.

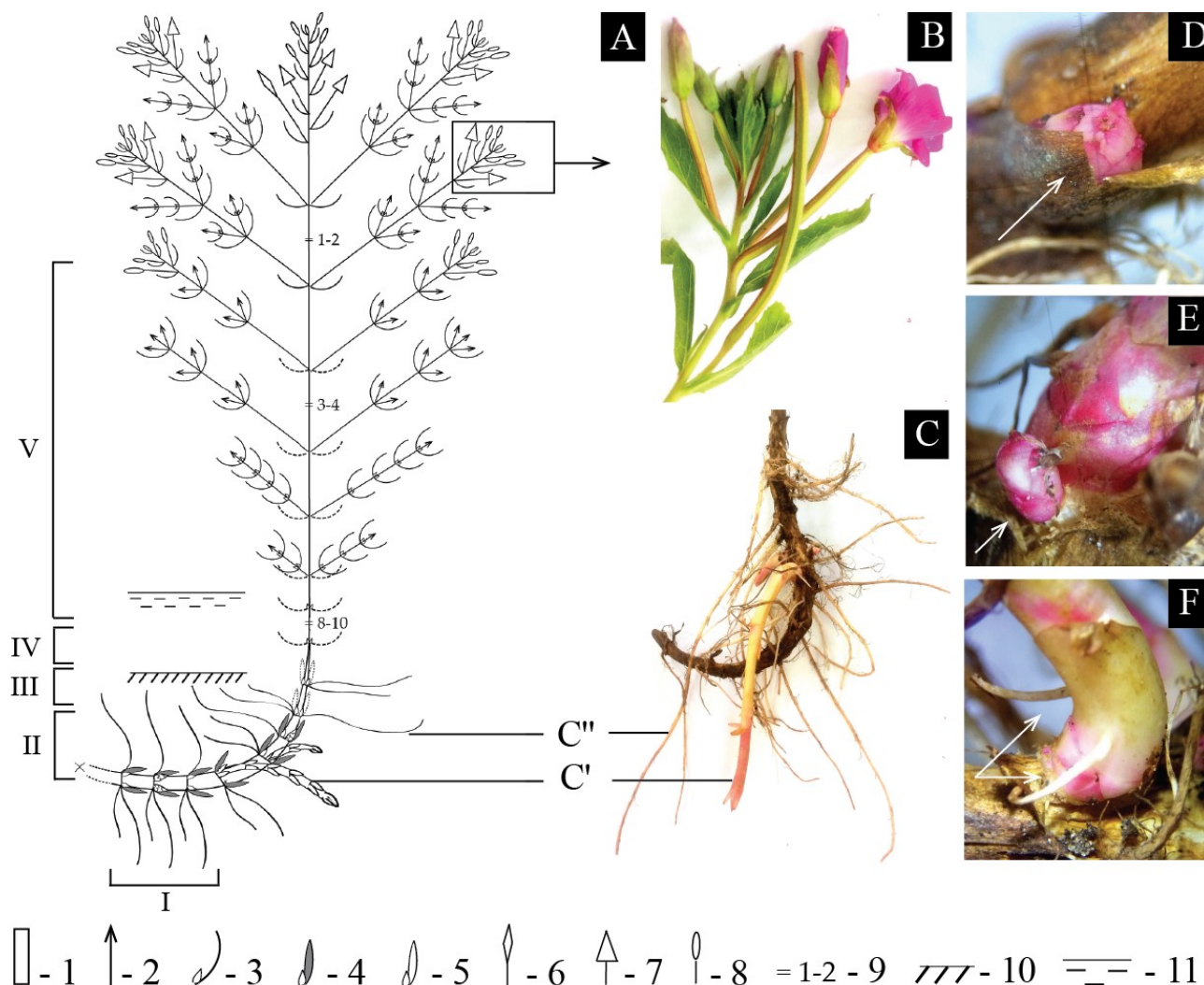


Рис. 1. Структурная организация *E. hirsutum*: А – схема строения особи; В – соцветие; С – подземные органы: С' – молодые геофильные побеги, С'' – придаточные корни; D – почка возобновления; E – дополнительная почка; F – придаточные корни молодого геофильного побега; I – нижняя зона торможения; II – зона возобновления; III – средняя зона торможения 1; IV – средняя зона торможения 2; V – зона обогащения; VI – главное соцветие; 1 – часть побега прошлого года; 2 – нарастающий побег текущего года; 3 – лист срединной формации с пазушной почкой; 4 – чешуевидный лист с пазушной почкой; 5 – чешуевидный лист молодого геофильного побега с пазушной почкой; 6 – плод; 7 – цветок; 8 – бутон; 9 – число повторяющихся метамеров; 10 – уровень грунта; 11 – уровень воды. Отмершие части растения изображены пунктирной линией.

Fig. 1. Structural organization of *E. hirsutum*: A – structure of an individual; B – inflorescence; C – underground organs: C' – young geophilic shoots, C'' – adventitious roots; D – kidney renewal; E – additional kidney; F – adventitious roots of a young geophilic shoot; I – lower inhibition zone; II – renewal zone; III – middle inhibition zone 1; IV – middle inhibition zone 2; V – enrichment zone; VI – the main inflorescence; 1 – part of last year's shoot; 2 – growing shoot of the current year; 3 – a leaf of the middle formation with an axillary bud; 4 – scale-like leaf with axillary bud; 5 – a scaly leaf of a young geophilic shoot with an axillary bud; 6 – fruit; 7 – flower; 8 – bud; 9 – number of repeated metamers; 10 – ground level; 11 – water level. Dead plant parts are shown with a dotted line.

Зона обогащения – 10–12 метамеров надземной части побега из длинных междоузлий, узлов с листьями срединной формации и почками обогащения, из которых базипетально (от верхних метамеров к нижним) развиваются побеги замещения. Боковые побеги в этой зоне различны структурно и функционально (рис. 1). Самые молодые – вегетативные одноосные малометамерные – располагаются в основании побеговой системы, у уровня воды.

Расположенные выше – вегетативные с большим числом метамеров и уже ветвящиеся. За ними выше следуют типичные параклады – вегетативно-генеративные побеги с простыми кистевидными фрондулезными соцветиями и вегетативными малометамерными (паракладий 1) и многометамерными (паракладий 2) побегами. Самые верхние побеги повторяют структуру формирующего систему монокарпического побега – ветвящиеся веге-

тативно-генеративные. Благодаря базипетальному развитию у каждого монокарпического побега (универсального модуля) развивается максимально возможная в конкретных условиях площадь ассимилирующей поверхности, что обеспечивает не только высокую энергию вегетативного размножения за счет формирования побегов замещения в зоне возобновления, но и запас питательных веществ в их основании, активное расселение, формирование почек возобновления и промежуточных.

Главное соцветие – 5–9 метамеров из длинных междоузлий, узлов с очередно расположенными листьями срединной формации и цветками (простое фрондулезное кистевидное) обеспечивает семенное воспроизведение и отчасти ассимиляцию.

На начальных этапах развития основной модуль *E. hirsutum* проходит те же фазы, что и монокарпические побеги трав мезофитов. Фаза почки длительностью в один год продолжается от заложения ее на геофильном участке при его формировании в год, предшествующий цветению до развёртывания – в июле–августе будущего года (рис. 1D).

Одновременно с цветением и плодоношением исходного побега почки возобновления на его дуге трогаются в рост с образованием плагиотропного геофильного побега. Он белый 0.5–1.5 см в диаметре из 5–9 метамеров с длинными междоузлиями (0.7–2.5 см длиной), узлами с розовыми чешуевидными листьями и пазушными почками (рис. 1A, C), неветвящимися узловыми придаточными корнями до 15 см длиной (рис. 1C, F). Это – промежуточная фаза в развитии побеговой системы *E. hirsutum*, которая характерна для многих прибрежно-водных трав [Савиных, Шабалкина, 2017 (Savinykh, Shabalkina, 2017)]. Она длится 10–11 месяцев. Сформировавшийся геофильный побег с почками возобновления и развитой промежуточной почкой на верхушке зимует в субстрате.

Фаза вегетативного ассимилирующего побега (длительностью до двух месяцев) начинается весной (начало мая) с развёртывания промежуточной почки, сопровождается изменением направления роста и ветвлением. В результате в надземной части развивается водно-воздушный участок монокарпического побега. Стебель прямой, цилиндрический, высотой 50–120 см. У основания он 0.8–1.3 см в диаметре, коричневый, выполненный, густо опушен кроющими длинными волосками. В верхней части – зеленый, полый внутри, покрыт кроющими и железистыми волосками. Междоузлия от двух до 7 см длиной. Листья

сидячие стеблеобъемлющие, расположение супротивное, форма листовой пластинки ланцетная, край – зубчатый.

Фаза бутонизации – цветения – плодоношения длительностью около трёх месяцев начинается в конце июня – начале июля. По-видимому, апикальная меристема побега не реализуется в цветок, поскольку до конца данного этапа развития они образуются на верхушке побега в пазухе листа при смене листового расположения с супротивного на очередное и упрощении листовой пластинки. Поэтому главное соцветие у этого вида, как уже отмечалось, кистевидное фрондулезное (рис. 1B).

В результате в начале цветения побег этого кипрея аналогичен монокарпическому побегу у трав мезофитов за исключением дифференцированной средней зоны торможения. Он представляет собой недолго сохраняющийся универсальный модуль *E. hirsutum*, преобразующийся в тот же вегетационный сезон в основной модуль. В условиях избыточной влажности и достаточном теплоснабжении трогаются в рост почки верхних метамеров под главным соцветием, и далее базипетально к основанию побега формируются новые боковые побеги из почек обогащения верхнего участка зоны торможения 2. Одновременно с этим выше расположенные побеги замещения (длинной 18–35 см) зацветают. Ниже расположенные побеги развиваются аналогично. В результате более молодые и проще организованные побеги замещения располагаются, как уже указывалось, ближе к основанию, а более сложные зрелые – к верхушке. Поэтому к концу вегетационного сезона у *E. hirsutum* в надземной части развивается сложная трехосная система, боковые оси которой представлены от верхушки к основанию следующими гомологичными структурами: в зоне главного соцветия – бутон, цветок, плод; в зоне обогащения – двухосные вегетативно-генеративные и вегетативные побеги, одноосные вегетативные побеги; в средней зоне торможения 1 и 2 – нереализованные почки обогащения; в зоне возобновления – почки возобновления и геофильные побеги; в нижней зоне торможения – спящие почки и пазушные сериальные комплексы из спящей и добавочной почек (рис. 1C). Эти структуры возникают в результате гетерохроний (разновременном развёртывании пазушных почек) и могут быть оценены как гетеротопии, что обычно для прибрежно-водных и водных трав [Savinykh, 2015]. Разветвленная верхняя часть основного модуля этого растения представляет собой синфлоресценцию в виде двойной гетеротетической

фрондозно-фрондулозной кисти, сформировавшейся при эндогенно неограниченном нарастании и базипетальном развитии исходного монокарпического побега. Эти особенности определяются условиями среды.

Далее осенью после отмирания надземной части основного модуля наступает фаза вторичной деятельности исходного монокарпического побега, когда геофильный участок *E. hirsutum*, как у *Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichenb. [Шабалкина, Савиных, 2017 (Shabalkina, Savinykh, 2017)], в качестве резиды с почками возобновления функционирует в составе гипогеегенного симподиально нарастающего переходного от столона к корневищу образования [Серебрякова, 1952 (Serebryakov, 1952)] в течение двух лет. Со столоном его объединяет непродолжительная длительность жизни – не более двух лет, с корневищем – способность к запасу веществ, в частности крахмала, и значительный диаметр (до 1.5 см).

Осенью в ходе ранней морфологической дезинтеграции нарушается целостность растения. Поэтому в природе не обнаружены особи возрастом более двух лет.

Подобное развитие побеговых систем описано для мезо-гигрофитов *Scutellaria galericulata* L. [Шабалкина, Рязанова, 2017 (Shabalkina, Ryazanova, 2017)], *Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichenb. [Шабалкина, Савиных, 2017 (Shabalkina, Savinykh, 2017)], *Lycopus europaeus* L. [Копосова, Шабалкина, 2016 (Koposova, Shabalkina, 2016)], водной формы *Veronica anagallis-aquatica* L. [Савиных, 2006 (Savinykh, 2006); Савиных, 2015 (Savinykh, 2015)].

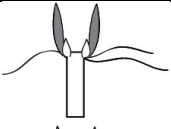
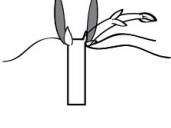
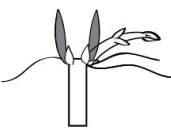
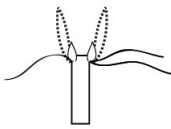
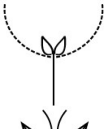

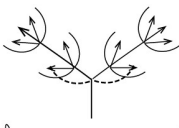
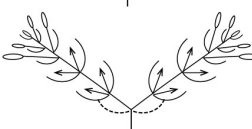




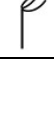
Сформировавшаяся побеговая система *E. hirsutum* складывается из 14 вариантов элементарных модулей, отличающихся степенью сформированности листовой пластинки и строением пазушных структур (см. таблицу).

Описанная поливариантность в развитии заложенного апикальной меристемой зачатка элементарного метамера, особенно его пазушных структур, определяется тотипотентностью клеток меристем растения, неограниченностью нарастания и разнообразием локальных условий нахождения апекса у гигрофитов. В совокупности это обеспечивает пролонгацию в развитии монокарпического побега трав сезонного климата в условиях повышенного увлажнения по сравнению с травами мезофитами в виде базипетального развития. У мезофитов развитие надземной части монокарпического

побега в условиях наименьшего увлажнения, особенно у ксеромезофитов, ограничивается цветением, плодоношением и формированием почек возобновления в субстрате. У многих трав мезогигрофитов, как *Veronica longifolia* L. [Савиных, 2006 (Savinykh, 2006)] на основании монокарпического побега формируется в течение вегетационного сезона и фазы бутонизации-цветения-плодоношения дизъюнктивная система моноподиального побега (терм.: [Мамедова, 1985 (Mamedova, 1985)], когда два участка с боковыми побегами (формирующиеся побеги замещения в зоне возобновления и силлептические побеги в зоне обогащения) отделены четко выраженной средней зоной торможения. У гигрофитов с неограниченно нарастающими и ветвящимися надземными частями монокарпических побегов они представлены крупными синфлоресценциями. Последнее обеспечивается, несомненно, условиями: высокой влажностью и достаточной теплообеспеченностью и предоставляет растениям большие преимущества: большую площадь ассимилирующей поверхности, запас питательных веществ и высокую семенную продуктивность; компенсирует необходимость наличия многолетних побеговых систем и зависимость формирования монокарпического побега от долго живущих осей растения; повышает автономность отдельных частей модульного организма.

С учетом особенностей формирования наземной части побеговой системы таких растений считаем возможными выделить в ее развитии следующие этапы: вегетативный одноосный побег – монокарпический побег (в понимании И. Г. Серебрякова и W. Troll) – дизъюнктивная система моноподиального побега – система из синфлоресценции (двойная гетеротетическая фрондозно-фрондулезная кисть) на верхушке побега и побеги замещения в переходную фазу своего развития в зоне возобновления. С учетом особенностей формирования побегов замещения эта система также является дизъюнктивной – разорванной в средней зоне торможения, но более многокомпонентной и разветвленной, по сравнению с таковыми у типичных мезогигрофитов, как *V. longifolia* [Савиных, 2006 (Savinykh, 2006)]. Считаем подобный вариант развития и структуру основного модуля *E. hirsutum* переходной формой побеговых систем, развивающихся при освоении территорий с повышенной влажностью.

Строение элементарных модулей *Epilobium hirsutum*Structure of elementary modules *Epilobium hirsutum*

№	Описание модуля Number description	Схема Scheme	Структурно-функциональная зона Structural and functional zone	Число метамеров Number of metamers
1	Длинное междоузлие, узел с двумя чешуевидными листьями, почками возобновления /спящими и узловыми стеблеродными придаточными корнями		НЗТ, ЗВ	2–5
2	Длинное междоузлие, узел с чешуевидными листьями, в пазухе одного – с почкой возобновления / спящей, другого – геофильным побегом, и узловыми стеблеродными придаточными корнями		ЗВ	2–5
3	Длинное междоузлие, узел с чешуевидными листьями, в пазухе одного – с почкой возобновления / спящей, другого – сериальным комплексом из геофильного побега и добавочной почки, и узловыми стеблеродными придаточными корнями		ЗВ	2–5
4	Длинное междоузлие, узел с отмершими чешуевидными листьями, нереализованными почками и узловыми стеблеродными придаточными корнями		СЗТ ₁	2–3
5	Длинное междоузлие, узел с отмершими неразвитыми листьями срединной формации и нереализованными почками		СЗТ ₂	8–10
6	Длинное междоузлие, узел с отмершими листьями срединной формации и вегетативными малометамерными одноосными побегами		ЗО	2–3
7	Длинное междоузлие, узел с отмершими листьями срединной формации и вегетативными ветвящимися побегами		ЗО	3–4
8	Длинное междоузлие, узел с отмершими листьями срединной формации и вегетативно-генеративными одноосными побегами (паракладий 1)		ЗО	3–4
9	Длинное междоузлие, узел с листьями срединной формации и вегетативно-генеративными побегами с кистевидными фрондулезными соцветиями (паракладий 2)		ЗО	1–2
10	Длинное междоузлие, узел с листом срединной формации и плодом		ГС	5–9
12	Длинное междоузлие, узел с неразвившимся листом и цветком		ГС	3–8
13	Длинное междоузлие, узел с неразвившимся листом и бутонем		ГС	
14	Длинное междоузлие, узел с неразвившимся листом (зеленой брактеей) и почкой		ГС	

Примечания. Условные обозначения, как на рис. 1.

Note. Legend as in fig. 1.

Заключительным звеном преобразований побеговой системы длиннопобеговых гигромезофитов при освоении водной среды могут быть структуры, подобные таковой у *V. anagallis-aquatica* L. – гидрофита, когда в воздушно-водной среде формируются еще более сложные побеговые системы, но уже сразу вслед за нарастанием исходного побега при акропетальном развитии [Савиных, 2006 (Savinykh, 2006; Савиных, 2015 (Savinykh, 2015))] и одновременной морфологической дезинтеграции.

Освоение водоемов цветковыми растениями обеспечивалось последовательными изменениями побеговых систем трав мезофитов. В условиях переменного увлажнения / обводнения существуют растения в виде переходных биоморф, особенности которых можно оценить как преадаптации при возникновении гидрофитов.

Длиннопобеговые травы гигромезофиты с симподиальной моделью побегообразования сочетают признаки мезофитов (формирование побеговых систем на начальных этапах развития как монокарпических побегов; сходная структурно-функциональная зональность побеговых систем) и гидрофитов (продолгация в виде гетерохроний и гетеротопий как развитие боковых силлептических побегов и воз-

Оцениваем данные преобразования одним из вариантов структурной дедифференциации в развитии побеговых систем цветковых растений как модульных организмов, когда при достаточных увлажнении и теплообеспеченности снимаются ограничения в развитии апикальных меристем и пазушных почек, в результате чего растение “возвращается” к исходному, неограниченному экзогенными факторами, развитию побеговых систем, свойственному их тропическим предкам.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

никновение в нижней зоне торможения добавочных почек с образованием пазушных сериальных комплексов; формирование основного модуля в год развития универсального модуля; повышение автономности основного модуля; ранняя морфологическая дезинтеграция).

Изменения побеговых систем в ряду от наземных до водных трав определяются модульной организацией цветковых растений, главным образом, поливариантностью развития элементарных модулей в ходе формирования универсального и основного модулей, особенно зачатков листа и пазушных структур, в связи с тотипотентностью клеток меристем растений и контрастными условиями расположения апекса по влажности и теплообеспеченности в ходе морфогенеза.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (проект № 16–04–01073).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беляков Е.А. Биология некоторых представителей рода *Sparganium* L. (сем. Typhaceae). Дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2016. 307 с.
- Беляков Е.А., Лапиров А.Г. Семенная продуктивность и особенности плавучести генеративных диаспор некоторых европейских видов рода *Sparganium* L. // Биология внутренних вод. 2019. № 4-2. С. 36–43.
- Богданова Е.С., Розенцвет О.А., Нестеров В.Н., Зубова С.Н. Особенности мезоструктуры, пигментного и липидного состава представителей сем. Onagraceae // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2018. Т. 27, № 1. С. 179–184.
- Борисова И.В., Попова Т.А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 10. С. 1420–1425.
- Голубев В.Н. Биологическая флора Крыма. 2-е изд. Ялта: НБС–ННЦ, 1996. 126 с.
- Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Комаров А. С., Смирнова О. В. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.
- Копосова К.Д., Шабалкина С.В. Анатомическое строение подземных органов *Lycopus europaeus* L. // Экология родного края: проблемы и пути их решения: Сб. материалов Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Книга 1. (28–29 апреля 2016 г.). Киров: Изд-во ООО “Радуга-ПРЕСС”, 2016. С. 249–252.
- Кустова Т.С., Карпенюк Т.А., Гончарова А.В., Мамонов Л.К. Противомикробные свойства суммарных экстрактов *Epilobium hirsutum* // Вестник КазНУ. Сер. биол. 2014. № 1/1(60). С. 122–125.
- Лебедева О.А. Биология шелковника волосистостлистного (*Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch.). Дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2006. 176 с.
- Лелекова Е.В. Биоморфология водных и прибрежно-водных семенных растений северо-востока европейской России. Дис. ... канд. биол. наук. Киров, 2006. 203 с.
- Лисицына Л.И., Папченков В.Г. Флора водоемов России: Определитель сосудистых растений. М.: Наука, 2000. 237 с.
- Мальцева Т.А. Биоморфология некоторых кистекорневых гигрогелофитов. Дис. ... канд. биол. наук. Киров, 2009. 248 с.

- Мамедова Э.Т. Структура цветоносных побегов в сем. Геснериевых (*Gesneriaceae*). Дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 214 с.
- Марков М.В. Популяционная биология растений. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 387 с.
- Мовергоз Е.А. Биоморфология *Ranunculus circinatus* и *R. × glueckii* (*Ranunculaceae*) в Верхнем Поволжье. Дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2012. 192 с.
- Мовергоз Е.А., Бобров А.А. Сравнительная морфология и биология водяных лютиков *Ranunculus circinatus*, *R. trichophyllus* и *R. kauffmannii* (*Batrachium*, *Ranunculaceae*) в Средней России // Труды ИБВВ РАН. 2016. № 76 (79). С. 93–118.
- Мусина Л.С. Побегообразование и становление жизненных форм некоторых розеткообразующих трав // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81, Вып. 6. С. 123–132.
- Папченко В.Г. О классификации растений водоёмов и водотоков // Гидробиотика: методология, методы: Материалы Школы по гидробиотике (п. Борок, 8–12 апреля 2003 г.). Рыбинск: ОАО “Рыбинский дом печати”, 2003. С. 23–26.
- Пешкова Г.А. *Geraniaceae* – *Cornaceae* // Флора Сибири. Новосибирск, 1996. Т. 10. С. 144.
- Савиных Н.П. Биоморфология вероник России и сопредельных государств. Дис. ... д-ра биол. наук. М., 2000. 532 с.
- Савиных Н.П. Модули у растений // Тезисы докл. II Междун. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб. 2002. С. 95–96.
- Савиных Н.П. Род вероника: морфология и эволюция жизненных форм. Киров, 2006. 324 с.
- Савиных Н.П. О гигрофильной линии эволюции однолетних вероник // Труды ИБВВ РАН. 2015. № 71 (74). С. 97–111.
- Савиных Н.П., Мальцева Т.А. Модуль у растений как структура и категория // Вестник ТвГУ. Сер. биология и экология. 2008. Т. 9. С. 227–234.
- Савиных Н.П., Шабалкина С.В. Самоподдержание растений разных биоморф в условиях переменного увлажнения // Современные концепции экологии биосистем и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования: материалы Всеросс. (с междунар. участием) науч. шк.-конф., посвящ. 115-летию со дня рождения А.А. Уранова (г. Пенза, 10–14 мая 2016 г.). Пенза: Изд-во ПГУ, 2016. С. 165–168.
- Савиных Н.П., Шабалкина С.В. Побегообразование травянистых растений в местообитаниях с переменным обводнением с позиций модульной организации // Экология биосистем: проблемы изучения, индикации и прогнозирования: Материалы III Межд. науч.-практ. конф. Астрахань, 2017. С. 182–189.
- Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Советская наука, 1952. 390 с.
- Серебряков И.Г. О методах изучения ритмики сезонного развития растений в геоботанических стационарах // Уч. записки МГПИ им. В. П. Потемкина. М., 1954. Т. 37. Вып. 2. С. 3–20.
- Серебряков И.Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования // Уч. записки МГПИ им. В. П. Потемкина. 1959. Т. 100. Вып. 5. С. 3–37.
- Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.–Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 148–208.
- Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 360 с.
- Серебрякова Т.И. Об основных “архитектурных моделях” травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. № 5. С. 112–128.
- Серебрякова Т.И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав // Жизненные формы: Структура, спектры и эволюция. М., 1981. С. 161–179.
- Серебрякова Т.И. О некоторых модусах морфологической эволюции цветковых растений // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44. № 5. С. 579–593.
- Скворцов А.К. Сем. *Onagraceae* Juss. – Ослинниковые, Кипрейные // Флора Восточной Европы. Т. 9. СПб.: Мир и семья-95, 1996. С. 299–316.
- Скворцов А.К. Конспект рода кипрей (*Epilobium* L. s. str.) в России и сопредельных странах // Бюлл. Гл. бот. Сада. 2005. Т. 189. С. 90–104.
- Смирнова О.В. Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений различных биоморф // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. С. 72–80.
- Тарасова Е.М. Флора Вятского края. Ч. 1. Сосудистые растения. Киров: ОАО “Кировская областная типография”, 2007. С. 127.
- Тупицына Н.Н. Семейство Кипрейные – *Onagraceae* // Красная книга Красноярского края. Т. 2. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений и грибов. Красноярск, 2012. С. 213.
- Хохлачев А.П. Эволюция биоморф растений. М.: Наука, 1981. С. 168.
- Цвелёв Н.Н. 2007. О роде *Epilobium* L. (*Onagraceae*) в Восточной Европе // Новости систематики высших растений. Т. 39. С. 241–259.
- Шабалкина С.В. Биоморфология некоторых видов рода *Rorippa* Scopoli. Дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2013. 220 с.
- Шабалкина С.В., Рязанова Д.Г. Побегообразование *Scutellaria galericulata* (*Labiatae*) // Экология биосистем: проблемы изучения, индикации и прогнозирования: Материалы III Междун. науч.-практ. конф. Астрахань, 2017. С. 236–240.

- Шабалкина С.В., Савиных А.А. О побегообразовании *Naumburgia thyrsiflora* (Primulaceae) // Экология родного края: проблемы и пути их решения: Материалы XII Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Книга 2. (г. Киров, 13–14 апреля 2017 г.). Киров: ВятГУ, 2017. С. 104–109.
- Шаклеина М.Н., Шабалкина С.В., Савиных Н.П. К биоморфологии *Petasites spurius* (Compositae) // Вестник ТвГУ. Сер. биология и экология. 2017. № 3. С. 112–123.
- Шорина Н.И. Экологическая морфология и популяционная биология представителей подкласса Polypodiidae. Дис. ... д-ра биол. наук. М., 1994. 359 с.
- Эбель А.Л. О распространении *Epilobium pseudorubescens* (Onagraceae) в Сибири // Turczaninowia. 2013. Т. 16, № 3. С. 112–115. doi: <http://dx.doi.org/10.14258/turczaninowia.16.3.18>
- Belyakov E.A., Lapirov A.G. Morphological and ecological cenotic features of the relict species *Sparganium gramineum* Georgi (Typhaceae) in waterbodies of European Russia // Inland water biology. 2018. Vol. 11. № 4. P. 417–424.
- Cando D., Morcuende D., Utrera M., Estevez M. Phenolic-rich extracts from willowherb (*Epilobium hirsutum* L.) inhibit lipid oxidation but accelerate protein carbonylation and discoloration of beef patties // European food research and technology. 2014. Vol. 238. № 5. P. 741–751. doi: 10.1007/s00217-014-2152-9
- Karakurt S., Adali O., Semiz A., Celik G., Sen A., Gencler-Ozkan A.M. *Epilobium hirsutum* alters xenobiotic metabolizing CYP1A1, CYP2E1, NQO1 and GPx activities, mRNA and protein levels in rats // Pharmaceutical biology. 2013. Vol. 51. № 5. P. 650–658. doi: 10.3109/13880209.2012.762404
- Lebedeva O.A., Belyakov E.A., Lapirov A.G. Reproductive potential of yellow water-lily (*Nuphar lutea*) in the conditions of lake ecosystems // Biosystems diversity. 2020. Vol. 28. № 1. P. 60–68. doi: 10.15421/012010
- Lelekova E.V., Savinykh N.P. Shoot formation of *Persicaria amphibia* (L.) Delarbre from positions of modular organization // Inland water biology. 2019. Vol. 12. № 1. P. 10–17. doi: 10.1134/S1995082919050134
- Matuleviciute D. The role of Willowherbs (*Epilobium*) in the recovery of vegetation cover a year after use of herbicide: a case study from Central Lithuania // Botanica Lithuanica. 2016. Vol. 22. № 2. P. 101–112. doi: 10.1515/botlit-2016-0011
- Meyen S.V. Plant morphology in its nomothetical aspects // Botanical review. 1973. Vol. 39. № 3. P. 205–260.
- Raunkiaer C. The life form of plants and statistical plant geography. Oxford, 1934. 632 p.
- Savinykh N.P. Modularity as a basis of heterochronies and heterotopies in flowering plants // Paleontological Journal. 2015. Vol. 49. No. 14. P. 1–10. doi: 10.1134/S0031030115140166
- Savinykh N.P. Evolution of the life forms of flowering plants in a biodiversity formation // Biology bulletin. 2019. Vol. 46. № 1. P. 65–73. doi: 10.1134/S1062359019010114
- Savinykh N.P., Konovalova I.A. Shoot systems of *Solanum dulcamara* L. // Biology Bulletin. 2019. Vol. 46. P. 570–576. doi: 10.1134/S1062359019060116
- Savinykh N.P., Shabalkina S.V. Shoot-formation model as a basis for adaptations of flowering plants // Contemporary problems of ecology. 2020. Vol. 13. № 3. P. 226–236. doi: 10.1134/S1995425520030105
- Savinykh N.P., Shabalkina S.V., Lelekova E.V. Biomorphological adaptations of helophytes // Contemporary problems of ecology. 2015. Vol. 8. № 5. P. 550–559. doi: 10.1134/S199542551505011X
- Savinykh N.P., Shabalkina S.V., Maltseva T.A. Structural organization of semi-rosette hygrophelophytes // Wulfenia. 2017. Vol. 24. P. 258–266.
- Snogerup S. *Epilobium* L. // Flora Nordica. Vol. 6. Thymelaeaceae to Apiaceae. Stockholm. 2010. P. 91–131.
- Troll W. Die Infloreszenzen. Jena: Fischer Verlag, 1964. 615 p.

REFERENCES

- Belyakov E.A. Biology of some representatives of the genus *Sparganium* L. (family Typhaceae). *Cand. Biol. Sci. Diss.* Syktyvkar, 2016. 307 p. (In Russian)
- Belyakov E.A., Lapirov A.G. Morphological and ecological cenotic features of the relict species *Sparganium gramineum* Georgi (Typhaceae) in waterbodies of European Russia. *Inland water biology*, 2018, vol. 11, no. 4, pp. 417–424.
- Belyakov E.A., Lapirov A.G. Seed productivity and peculiarities of floating generative diaspores of some European species of the genus *Sparganium* L. *Biologiya vnutrennikh vod*, 2019, no. 4, iss. 2, pp. 36–43. (In Russian)
- Bogdanova E.S., Rozentsvet O.A., Nesterov V.N., Zubova S.N. Features of the mesostructure, pigment and lipid composition of representatives of the family Onagraceae. *Samarskaya Luka: problemy regional'noy i global'noy ekologii*, 2018, vol. 27, no. 1, pp. 179–184. (In Russian)
- Borisova I.V., Popova G.A. The diversity of the shoot functional–zonal structure in perennial herbs. *Bot. zhurn.*, 1990, vol. 75, no. 10, pp. 1420–1426. (In Russian)
- Cando D., Morcuende D., Utrera M., Estevez M. Phenolic-rich extracts from willowherb (*Epilobium hirsutum* L.) inhibit lipid oxidation but accelerate protein carbonylation and discoloration of beef patties. *European food research and technology*, 2014, vol. 238, no. 5, pp. 741–751. doi: 10.1007/s00217-014-2152-9.
- Ebel' A.L. On the distribution of *Epilobium pseudorubescens* (Onagraceae) in Siberia. *Turczaninowia*, 2013, vol. 16, no. 3, pp. 112–115. doi: <http://dx.doi.org/10.14258/turczaninowia.16.3.18>. (In Russian)
- Golubev V.N. Biological flora of Crimea. 2-ye izd. Yalta, NBS–NNTS, 1996. 126 p. (In Russian)
- Karakurt S., Adali O., Semiz A., Celik G., Sen A., Gencler-Ozkan A.M. 2013. *Epilobium hirsutum* alters xenobiotic metabolizing CYP1A1, CYP2E1, NQO1 and GPx activities, mRNA and protein levels in rats. *Pharmaceutical biology*, 2013, vol. 51, no. 5, pp. 650–658. doi: 10.3109/13880209.2012.762404
- Khokhryakov A.P. Evolution of plant biomorphs. Moscow, Nauka, 1981. 168 p. (In Russian)

- Koposova K.D., Shabalkina S.V. Anatomical structure of underground organs of *Lycopus europaeus* L. *Ekologiya rodno-go kraya: problemy i puti ikh resheniya. Sbornik materialov Vseros. nauch.-pr. konf. s mezhdunar. uchastiyem* [Ecology of the native land: problems and ways of their solution. Collection of materials of the All-Russian scientific and practical conference with international participation]. Kirov, Izd. OOO "Raduga-PRESS", 2016, vol. 1, pp. 249–252. (In Russian)
- Kustova T.S., Karpenyuk T.A., Goncharova A.V., Mamonov L.K. 2014. Antimicrobial activity of crude extracts from *Epilobium hirsutum*. *KazNU Bulletin. Biology series*, 2014, no. 1/1(60), pp. 122–125. (In Russian)
- Lebedeva O.A. Biology of mulberry (*Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch.). *Cand. Biol. Sci. Diss.* Syktyvkar, 2006. 176 p. (In Russian)
- Lebedeva O.A., Belyakov E.A., Lapirov A.G. Reproductive potential of yellow water-lily (*Nuphar lutea*) in the conditions of lake ecosystems. *Biosystems diversity*, 2020, vol. 28, no. 1, pp. 60–68. doi: 10.15421/012010
- Lelekova E.V. Biomorphology of aquatic and coastal aquatic seed plants in the north-east of european Russia. *Cand. Biol. Sci. Diss.* Kirov, 2006. 203 p. (In Russian)
- Lelekova E.V., Savinykh N.P. Shoot formation of *Persicaria amphibia* (L.) Delarbre from positions of modular organization. *Inland water biology*, 2019, vol. 12, no. 1, pp. 10–17. doi: 10.1134/S1995082919050134
- Lisitsyna L.I., Papchenkov V.G. Flora of water bodies of Russia: Keys to vascular plants. Moscow, Nauka, 2000. 237 p. (In Russian)
- Mal'tseva T.A. Biomorphology of some racemose hygrophilous plants. *Cand. Biol. Sci. Diss.* Kirov, 2009. 248 p. (In Russian)
- Mamedova E.T. The structure of flowering shoots in this. Gesnerievs (*Gesneriaceae*). *Cand. Biol. Sci. Diss.* Moscow, 1985. 214 p. (In Russian)
- Markov M.V. Population biology of plants. Moscow, Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2012. 387 p. (In Russian)
- Matuleviciute D. The role of Willowherbs (*Epilobium*) in the recovery of vegetation cover a year after use of herbicide: a case study from Central Lithuania. *Botanica Lithuanica*, 2016, vol. 22, no. 2, pp. 101–112. doi: 10.1515/botlit-2016-0011
- Meyen S.V. Plant morphology in its nomothetical aspects. *Botanical review*, 1973, vol. 39, no. 3, pp. 205–260.
- Movergoz E.A. Biomorphology of *Ranunculus circinatus* and *R. × glueckii* (*Ranunculaceae*) in the Upper Volga region. *Cand. Biol. Sci. Diss.* Syktyvkar, 2012. 192 p. (In Russian)
- Movergoz E.A., Bobrov A.A. Comparative morphology and biology of water crowfoots *Ranunculus circinatus*, *R. trichophyllum* and *R. kauffmannii* (*Batrachium*, *Ranunculaceae*) in Central Russia. *Trudy IBVV RAN*, 2016, no. 76 (79), pp. 93–118. (In Russian)
- Musina L.S. Shoot formation and the formation of life forms of some rosette-forming herbs. *Byulleten' MOIP. Otd. biol.*, 1976, vol. 81, iss. 6, pp. 123–132. (In Russian)
- Papchenkov V.G. On the classification of plants in water bodies and streams. *Gidrobotanika: metodologiya, metody. Materialy Shkoly po gidrobotanike* [Hydrobotany: methodology, methods. Materials of the school of hydrobotany]. Rybinsk, OAO "Rybinskiy dom pečhati", 2003, pp. 23–26. (In Russian)
- Peshkova G.A. Flora of Siberia. *Geranniaceae – Cornaceae* [Geranniaceae – Cornaceae]. Novosibirsk, 1996, vol. 10, 144 p. (In Russian)
- Raunkiaer C. The life form of plants and statistical plant geography. Oxford, 1934. 632 p.
- Savinykh N.P. Biomorphology of the Veronica of Russia and neighboring states. *Doct. Biol. Sci. Diss.* Moscow, 2000. 532 p. (In Russian)
- Savinykh N.P. Modules in plants. *Tezisy dokl. II Mezhdun. konf. po anatomii i morfologii rasteniy* [Theses of the docl. II International Conference on Plant Anatomy and Morphology]. St. Petersburg, 2002, pp. 95–96. (In Russian)
- Savinykh N.P. The Veronica genus: morphology and evolution of life forms. Kirov, 2006. 324 p. (In Russian)
- Savinykh N.P. About hygrophilous lines in the evolution of annual veronica. *Trudy IBVV RAN*, 2015, no. 71(74), pp. 97–111. (In Russian)
- Savinykh N.P. Modularity as a basis of heterochronies and heterotopies in flowering plants. *Paleontological Journal*, 2015, vol. 49, no. 14, pp. 1–10. doi: 10.1134/S0031030115140166
- Savinykh N.P. Evolution of the life forms of flowering plants in a biodiversity formation. *Biology bulletin*, 2019, vol. 46, no. 1, pp. 65–73. doi: 10.1134/S1062359019010114
- Savinykh N.P., Konovalova I.A. Shoot Systems of *Solanum dulcamara* L. *Biology Bulletin*, 2019, vol. 46, pp. 570–576. doi: 10.1134/S1062359019060116
- Savinykh N.P., Mal'tseva T.A. Plant's modules as structure and category. *Vestnik TvGU. Ser. biologiya i ekologiya*, 2008, vol. 9, pp. 227–234. (In Russian)
- Savinykh N.P., Shabalkina S.V. Self-maintenance of plants of different biomorphs in conditions of humidification. *Sovremennyye kontseptsii ekologii biosistem i ikh rol' v reshenii problem sokhraneniya prirody i prirodo-pol'zovaniya. Materialy Vseross. (s Mezhdunar. uchastiyem) nauch. shk.-konf., posvyashch. 115-letiyu so dnya rozhdeniya A.A. Uranova* [Modern concepts of the ecology of biosystems and their role in solving the problems of nature conservation and nature use. Materials of the All-Russian. (with international participation) scientific. school-conf., dedicated. 115th anniversary of the birth of A.A. Uranova]. Penza, Izd. PGU, 2016, pp. 165–168. (In Russian)
- Savinykh N.P., Shabalkina S.V. Shoot formation of herbaceous plants in habitats with variable watering from the standpoint of modular organization. *Ekologiya biosistem: problemy izucheniya, indikatsii i prognozirovaniya. Materialy III Mezhd. nauch.-prakt. konf.* [Ecology of biosystems: problems of study, indication and forecasting. Materials of the III International Scientific and Practical Conference]. Astrakhan', 2017, pp. 182–189. (In Russian)

- Savinykh N.P., Shabalkina S.V. Shoot-formation model as a basis for adaptations of flowering plants. *Contemporary problems of ecology*, 2020, vol. 13, no. 3, pp. 226–236. doi: 10.1134/S1995425520030105
- Savinykh N.P., Shabalkina S.V., Lelekova E.V. Biomorphological adaptations of helophytes. *Contemporary problems of ecology*, 2015, vol. 8, no. 5, pp. 550–559. doi: 10.1134/S199542551505011X
- Savinykh N.P., Shabalkina S.V., Maltseva T.A. Structural organization of semi-rosette hygrophilous plants. *Wulfenia*, 2017, vol. 24, pp. 258–266.
- Serebryakov I.G. Morphology of vegetative organs of higher plants. Moscow, Sovetskaya nauka, 1952. 390 p. (In Russian)
- Serebryakov I.G. Methods for studying the rhythm of seasonal development of plants in geobotanical stations. *Uch. zapiski MGPI im. V. P. Potemkina*, 1954, vol. 37, iss. 2, pp. 3–20. (In Russian)
- Serebryakov I.G. Types of shoot development in herbaceous perennials and factors in their formation. *Uch. zapiski MGPI im. V. P. Potemkina*, 1959, vol. 100, iss. 5, pp. 3–37. (In Russian)
- Serebryakov I.G. Field geobotany. *Zhiznennyye formy vysshikh rasteniy i ikh izucheniye* [Life forms of higher plants and their study], Moscow – Leningrad, Nauka, 1964, vol. 3, pp. 148–208. (In Russian)
- Serebryakova T.I. Shoot morphogenesis and evolution of life forms of cereals. Moscow, Nauka, 1971. 360 p. (In Russian)
- Serebryakova T.I. On the main “architectural models” of herbaceous perennials and modes of their transformation. *Byul. MOIP. Otd. biol.*, 1977, vol. 82, no. 5, pp. 112–128. (In Russian)
- Serebryakova T.I. Life Forms: Structure, Spectra and Evolution. *Zhiznennyye formy i modeli pobegoobrazovaniya nazemno-polzuchikh mnogoletnikh trav* [Life forms and models of shoot formation of ground-creeping perennial grasses], Moscow, 1981, pp. 161–179. (In Russian)
- Serebryakova T.I. On some modes of morphological evolution of flowering plants. *Zhurn. obshch. biol.*, 1983, vol. 44, no. 5, pp. 579–593. (In Russian)
- Shabalkina S.V. Biomorphology of some species of the genus *Rorippa* Scopoli. *Cand. Biol. Sci. Diss.* Syktyvkar, 2013. 220 p. (In Russian)
- Shabalkina S.V., Ryazanova D.G. Shoot formation *Scutellaria galericulata* (Labiatae). *Ekologiya biosistem: problemy izucheniya, indikatsii i prognozirovaniya. Materialy III Mezhdun. nauch.-prakt. konf.* [Ecology of biosystems: problems of study, indication and forecasting. Materials of the III International scientific and practical conference]. Astrakhan, 2017, pp. 236–240. (In Russian)
- Shabalkina S.V., Savinykh A.A. On shoot formation of *Naumburgia thyrsiflora* (Primulaceae). *Ekologiya rodnogo kraya: problemy i puti ikh resheniya. Materialy XII Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiyem* [Ecology of the native land: problems and ways to solve them. Materials of the XII All-Russian scientific and practical conference with International participation]. Kirov, VyatGU, 2017, pp. 104–109. (In Russian)
- Shakleina M.N., Shabalkina S.V., Savinykh N.P. On the biomorphology of *Petasites spurius* (Compositae). *Vestnik TvGU. Ser. biologiya i ekologiya*, 2017, no. 3, pp. 112–123. (In Russian)
- Shorina N.I. Ecological morphology and population biology of representatives of the subclass Polypodiidae. *Doct. Biol. Sci. Diss.* Moscow, 1994. 359 p. (In Russian)
- Skvortsov A.K. Flora of Eastern Europe. Sem. *Onagraceae* Juss. – *Oslinnikovyye, Kipreynyye* [Onagraceae Juss. – Donkey, Cypress]. St. Petersburg, Mir i sem'ya-95, 1996, vol. 9, pp. 299–316. (In Russian)
- Skvortsov A.K. Abstract of the genus of fireweed (*Epilobium* L. s. Str.) in Russia and neighboring countries. *Byull. Gl. bot. Sada*, 2005, vol. 189, pp. 90–104. (In Russian)
- Smirnova O.V. The volume of the counting unit in the study of plant cenopopulations of various biomorphs. *Tsenopopulyatsii rasteniy (osnovnyye ponyatiya i struktura)*. Moscow, Nauka, 1976, pp. 72–80. (In Russian)
- Snogerup S. Flora Nordica. Thymelaeaceae to Apiaceae. *Epilobium* L. Stockholm, 2010, vol. 6, pp. 91–131.
- Tarasova E.M. Flora of the Vyatka Territory. Part 1. Vascular plants. Kirov, OAO “Kirovskaya oblastnaya tipografiya”, 2007. 127 p. (In Russian)
- Troll W. Die Infloreszenzen. Jena, Fischer Verlag, 1964. 615 p.
- Tselov N.N. On the genus *Epilobium* L. (Onagraceae) in Eastern Europe. *Novosti sistematiki vysshikh rasteniy*, 2007, vol. 39, pp. 241–259. (In Russian)
- Tupitsyna N.N. Red Book of the Krasnoyarsk Territory. Vol. 2. Rare and endangered species of wild plants and fungi. *Semeystvo Kipreynyye – Onagraceae* [The family of Cyprus – Onagraceae]. Krasnoyarsk, 2012. 213 p. (In Russian)
- Zaugol'nova L.B., Zhukova L.A., Komarov A.S., Smirnova O.V. Cenopopulations of plants (essays on population biology). Moscow, Nauka, 1988. 184 p. (In Russian)

SHOOT FORMATION OF *EPILOBIUM HIRSUTUM* L. IN CONNECTION WITH THE ADAPTATION OF HERBS OF THE SEASONAL CLIMATE TO THE CONDITIONS OF VARIABLE HUMIDIFICATION / WATERING

N. P. Savinykh, I. A. Konovalova

Vyatka State University, Centre competence "Usage of biological resourcer",
610000 Kirov, K. Liebknecht str., 76, e-mail: S-dulcamara@yandex.ru, savva_09@mail.ru

One of the fundamental problems of modern biology is the identification of adaptations of organisms to existence in different environments of the biosphere, the mechanisms and methods of the formation of their adaptations. A comparative analysis of shoot formation and ontogenesis of individuals makes it possible to reveal these features in plant biomorphs, including during the development of reservoirs by herbs by mesophytes. The article describes the shoot formation of the hygromesophyte *Epilobium hirsutum* L. The development and structural-functional zoning of shoots were assessed from the standpoint of modular organization and compared with the peculiarities of shoots formation in mesophytic and hydrophyte grasses. Shown: their similarity with monocarpic shoots of mesophytic herbs at the initial stages; further prolongation in the form of basipetal development through heterochronies and heterotopies with the development of lateral sylleptic shoots as in hydrophytes; increasing the area of the assimilating surface of an individual and ensuring the autonomy of individual shoot systems due to this with early morphological disintegration of the individual. It is proposed to distinguish the following stages in the development of the terrestrial part of the shoot system: vegetative uniaxial shoot - monocarpic shoot - disjunctive system of monopodial shoot - synflorescence system (double heterothetical frondose-frondular brush) at the shoot apex and replacement shoots in the transitional phase of its development in the zone of renewal, broken by the middle zone of inhibition, is more multicomponent and branched in comparison with those in mesohydrophytes like *Veronica longifolia* L., but less complexity than in hydrophytes - the aquatic form of *V. anagallis-aquatica* L. It is noted that the early transformation of the universal module (monocarpic shoot) into the main module (the shoot system formed on its basis) is provided by polyvariance in the development of leaf rudiments and axillary structures of elementary modules (elementary metameres) in connection with the conditions of the location of the apex and demonstrates possible mechanisms of adaptation of flowering plants with a sympodial long-shoot model of shoot formation to life in water bodies: abbreviation of ontogeny of an individual and monocarpity of ramet with polycarpicity of an organism (prolongation of ontogeny of an individual).

Keywords: *Epilobium hirsutum* L., coastal aquatic plants, shoot formation, structural organization, modular organization, ontogeny, morphogenesis