

УДК 581.412; 582.52

МИНИАТЮРНЫЕ ВИДЫ ПОЛЕВИЦ (*AGROSTIS* L., POACEAE): К ПРОБЛЕМЕ МИНИАТЮРИЗАЦИИ У РАСТЕНИЙ

Е.И. Курченко, И.В. Татаренко, А.А. Хритонова

Московский педагогический государственный университет, Москва

Представлены результаты анализа биоморфологических особенностей и анатомического строения пластинки листа миниатюрных видов *Agrostis muscosa* и *A. carmichaelii* (Poaceae). Выявлены признаки, необходимые для жизни растений и репродукции в экстремальных условиях. Определены допустимые предельно малые значения признаков структуры тела растения полевиц.

Ключевые слова: миниатюризация, биоморфология, анатомия, *Agrostis* L. (Poaceae)

DOI: 10.26456/vtbio15

Введение. Размеры животных и растений всегда привлекали внимание человека, и литература, посвященная разным вопросам, связанным с размерами животных и растений, многочисленна, особенно это касается мира животных. В книге К. Шмидта-Ниельсена (1987) «Размеры животных: почему они так важны» в увлекательной форме анализируется связь между структурой и функциями отдельных органов у крупных и мелких животных (например, слона и мыши), и как они связаны с размерами тела животных. Автор пришел к выводу, что структура, функции и размер тела животных взаимосвязаны, и размер тела определяет структуру и функции организма. Живые организмы – это оптимально функционирующие системы, в которых «и строительный материал и химическая энергия используются экономно, в пределах ограничений, налагаемых физическими законами (гравитация, высота и механические ограничения, прочность структур и др.), поскольку эволюция немедленно устраняет все не экономичное и расточительное» (с. 230-231). Самые крупные и мелкие организмы представляют некие пределы возможных размеров организмов в преобладающих условиях Земли. Размеры тела оказывают глубокое влияние на структуру и функцию и имеют решающее значение для выживания организма. Шмидт-Ниельсен формулирует вывод о важности размеров в целом. «Размеры объектов материального мира являются

их фундаментальнейшими характеристиками. Они выступают в качестве универсального масштаба, в зависимости от которого глубоко и многосторонне изменяются свойства предметов и процессов» (с. 257).

В работе Л.Л.Численко (1981) анализируется соотношение больших и мелких видов животных и растений в крупных таксонах (для растений использована «Флора СССР») и делается вывод об их упорядоченности, о существовании регуляции числа видов в зависимости от размеров их тела, о существовании особой системы макроструктуры высокого ранга, отражающей взаимосвязь реально существующих крупных и мелких таксономических групп.

В последние годы внимание ученых стали привлекать мелкие организмы. Более 10 лет занимается изучением строения мельчайших насекомых А.А.Полилов (2014, 2015). Самые мелкие виды достигают длины всего 0,14 мм. Исследования, в частности, направлены на выяснение, что происходит с конструкцией органов при уменьшении размеров тела насекомых от 1 см до десятых долей мм. Полилов обнаружил, что миниатюризация насекомых приводит к значительным перестройкам в их строении, затрагивающим практически все органы и ткани, но есть органы, размер которых не изменяется пропорционально изменению размера тела, например, половая система. У самок она занимает значительную часть тела и развивается только одно яйцо, которое занимает больше половины длины тела. Или нервная система. Относительный объем ее больше, чем у человека или других животных, и занимает 20% организма, но при этом уменьшается размер нервной клетки – нейрона, а в нейронах, как установил А.А., отсутствует ядро. Подсчитано минимальное число клеток у насекомых, необходимое для их существования – порядка 1000 клеток. Адаптация животных к условиям жизни, как известно, происходит через нервно-(нейро-)гуморальную систему и, как установил А.А., размер центральной нервной системы важен также с точки зрения регуляции предела миниатюризации - у всех насекомых размер центральной нервной системы ограничивает возможность дальнейшего уменьшения тела насекомых, а у жесткокрылых еще и размер яйца, выполняющего основную функцию репродукции.

Вопросам миниатюризации растений (карликовости, нанизму) посвящена большая литература, начиная с конца XIX века. Исследования проводились, главным образом, в 3-х направлениях: 1) миниатюризация, как способ биоморфологической адаптации к крайним условиям обитания; 2) физиологические процессы, обеспечивающие жизнь карликовых растений в этих условиях; 3) выращивание карликовых форм древесных растений, полезных и

декоративных трав (Герасимов, 1949, Шульга, 1979). В настоящее время используются молекулярно-генетические методы исследования.

Миниатюрные растения, под которыми мы понимаем особые генетически закрепленные жизненные формы, в отличие от искусственных, (например, бонсаи) или мелких угнетенных растений, например, в густых зарослях сорных видов из сем. *Chenopodiaceae*. Миниатюрные растения встречаются, как упомянуто выше (Численко, 1981), в разных таксономических группах у высших растений. Они известны, например, у вероник, папоротников, лютиковых и др. Отдельные особи *Veronica rubrifolia* Boiss. и *V. acinifolia* L. настолько малы, что в надземной части состоят лишь из одного вегетативного метамера и ложнотерминальной 1-2-цветковой кисти (Савиных, 2006). Странствующий папоротник *Camptosotus sibiricus* Rupr. - небольшое растение 2–3 (5) см выс., обитающее в моховом ковре, у которого вайи оттянуты на верхушке в длинные (до 5 см) столоновидные структуры, заканчивающиеся почкой. При соприкосновении с влажным субстратом почки укореняются, в результате формируются дочерние розеточные растения, которые через 1–1.5 месяца отделяются от материнского и становятся самостоятельными (Шорина, 1994). В большом семействе лютиковых М.В.Марков (2016) отмечает наличие удивительно мелких видов *Myosurus minimus* L. (2-10 см) и *Ceratocephala testiculata* (Crantz) Bess. (2–8 см), которые обладают способностью к репродукции даже при самых минимальных размерах особей. Примером крайней миниатюризации служит семейство рясковых (*Lemnaceae*), у представителей которого редукция охватила и вегетативные и генеративные органы. Тело растения представлено маленьким зеленым листовидным стебельком, плавающим на поверхности воды, от которого отходит вниз один или несколько нитевидных неветвящихся корешков. Цветут ряски редко и размножаются преимущественно вегетативно.

Наибольшее развитие миниатюрные растения получили в альпийском поясе высокогорий и на крайнем севере (Вальтер, 1975, Мазуренко, 1986, Steffen et al., 2014, Wataru Shinohara-Noriaki Murakami, 2016 и др.), а также встречаются по берегам рек и озер (Юрова, 1998). По данным Г. Вальтера в Западных Альпах на высоте 2700 м травянистые виды, например, известные *Gnaphalium supinum*, *Soldanella pusilla*, *Sibbaldia procumbens* низкорослы, особенно мал редко встречающийся *Ranunculus rugtaeus* высотой едва более 1 см. Все органы, не участвующие в накоплении сухой массы, редуцированы и, прежде всего, стебель. Однако, не все высокогорные виды низкорослы. Как показали исследования Simone Steffen and al.

(2014) из трех альпийских видов Asteraceae только 2 вида *Homogyne*-карлики с мелкими листьями и одним соцветием, встречаются они на бедных почвах. В отличие от них третий вид *Petasites paradoxus* имеет крупные листья и много соцветий, но встречается на богатых почвах. Молекулярно-генетический анализ 4 родов семейства установил, что карликовость у этих видов появлялась 5 раз в течение эволюции.

W.S.N. Murakami (2016) исследовал два миниатюрных вида *Blechnum niponicum* и *Lysimachia japonica* в альпийском поясе района Якушима (Япония) с целью нахождения цитологических, генетических и морфологических отличий этих видов от родственных растений, произрастающих в нижнем поясе. Анализ показал, что альпийские карлики не отличаются от растений в нижнем поясе по хромосомным числам и генетической структуре. На организменном уровне у растений *B. niponicum* соотношение размеров спороносных вай и стерильных оказалось сходным, а у *L. japonica* размер цветков и листьев альпийских карликов меньше, чем у растений в нижнем поясе. На клеточном уровне вайи альпийских растений *B. niponicum* содержат значительно меньшее число эпидермальных клеток, чем растения в нижнем поясе. У альпийских карликов *L. japonica* обнаружено меньшее число и размер эпидермальных клеток, что приводит к меньшему размеру листьев, чем у растений в нижнем поясе. Эти результаты показывают изменчивость на организменном и клеточном уровнях у таксономически разных растений.

В эволюционном становлении миниатюрной жизненной формы большую роль играют неблагоприятные условия жизни: бедность субстрата и дефицит влаги, сильные ветры, уплотнение почвы в результате пастбы, световой режим, короткое время вегетации и др.

Тщательные биоморфологические исследования древесных и травянистых растений в гипоарктическом ботанико-географическом поясе (Юрцев, 1966) провела М.Т.Мазуренко (1986). Она показала, что для древесных растений на крайнем севере характерно образование стелющихся побегов для укрытия их под снегом или в моховом покрове, мелких вечнозеленых листьев, пластинки которых загнуты книзу, сокращение размеров соцветий и цветков. Травы приобретают розеточную жизненную форму. Сокращение высоты и размеров растений сопровождается убыванием числа метамеров у побегов, числа листьев и цветков, порядков ветвления в соцветиях. Из других биологических свойств – сокращение периода покоя почек, ускорение онтогенетического развития, образование форм роста со скученными побегами (дерновин, подушек и кочек). На биохимическом уровне у этих растений увеличивается степень

активности ферментов (Благовещенский, 1966), интенсивность окислительно-восстановительных процессов (Горышина, 1979) и фотосинтеза (Вальтер, 1975), связанная с особенностями структуры листьев (Дервиз-Соколова, 1981), интенсивность дыхания в широком диапазоне температур и др.

Э.А.Юрова (1998) исследовала своеобразную жизненную форму миниатюрных растений (мини-трав) сформировавшихся в узкой полосе (от нескольких дециметров до редко нескольких метров) отмелей рек и озер – местообитаний заливаемых водой и кратковременно освобождающихся от воды. Растения высотой 2–5 (15) см имеют мелкие листья и цветки 1–2 мм, которые опыляются мелкими насекомыми или ветром. Виды, адаптировавшиеся к периодической смене воздушной и водной среды, немногочисленны и относятся к семействам Scrophulariaceae, Lytracaeae, Plantaginaceae, Juncaceae и др. Лимитирующими факторами обитания в этих условиях выступают: 1) ограниченное время вегетации, 2) изменения уровня воды в зависимости от метеорологических условий, 3) при залипании – дефицит кислорода, сокращение освещенности и обводненность, 4) при отступании воды – чрезмерная инсоляция и высокая температура в засушливые годы или чаще низкая температура в течение всего вегетационного периода. Адаптивные признаки: уменьшение размеров тела растений, быстрое развитие (эфемерность) и переход к цветению, усиление ветвления и образование компактных жизненных форм, способность к длительному сохранению хорошей всхожести семян, в том числе под водой, высокая плотность популяций.

Злаки остаются слабо изученными в отношении карликовости. Известен мелкий однолетник *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidel 3–5 см выс., обитающий по берегам рек и озер и обладающий способностью исчезать и вновь появляться на новых местах, часто территориально значительно удаленных друг от друга. Растение образует небольшие дерновинки со своеобразными соцветиями, которые состоят из зонтикообразных пучков с простыми неветвящимися веточками, несущими мелкие одноцветковые колоски без колосковых чешуй (Курченко, 2006). Карликовые виды злаков встречаются в условиях с незначительным проективным покрытием травостоя, в сомкнутых сообществах они не могут выдержать конкуренцию со стороны крупных растений.

В роде *Agrostis* L. самые мелкие виды – *A. muscosa* T.Kirk и *A. carmichaelii* Roem et Schult. – растения южных широт, формирующие небольшие дерновинки 1–2 см. высоты, которые стали объектом нашего изучения. Цель – изучить анатомоморфологическую структуру растений, выяснить признаки, связанные с уменьшением

размеров тела растения и те, которые остаются неизменными. В центре нашего внимания был анализ строения побегов возобновления, включая соцветия и анатомическое строение пластинки листа.

Методика. Для изучения использованы гербарные образцы из гербариев Кью (К) и Чикагского Музея естественной истории (F). При изучении анатомического строения пластинки листа листья распаривали в горячей воде в течение 12 часов, затем помещали в 40% спирт. Срезы делали с помощью лезвия бритвы и помещали в глицерин-желатин на предметное стекло. Фотографии сделаны цифровой камерой Canon под микроскопом Биомед-5. При анализе использованы листья вегетативных побегов, как принято у злаков, так как у них хорошо выражен такой таксономически ценный признак, как относительное постоянство числа ребер (Duval-Jouve, 1875, Hackel, 1882). Листья генеративных побегов обычно шире, и число ребер у них сильно варьирует.

Результаты и обсуждение

Agrostis muscosa – **полевица мохообразная** – высокогорное субальпийское и альпийское растение встречается на высоте 500-1500 м на каменистых участках, на пастбищах, по берегам озер на островах Новой Зеландии. На Северном острове на склоне вулкана Эгмонт растет на высоте 1650 м в составе альпийских матт (Вальтер, 1977). Эндемик Новой Зеландии. Согласно Новозеландской системе классификации степени угроз сосудистых растений NZTCS вид не подлежит угрозе, что, по-видимому, связано с тем, что семена легко разносятся ветром и водой и хорошо приживаются (Torsen et al., 2009). Небольшие плотные дерновинки с тонкими волосовидными листьями послужили основанием для местного названия – «подушечка для булавок» (рис. 1).

Основные таксономические признаки приводим по E. Edgar et H.E. Connor (2000). Это многолетние растения, формирующие округлые подушки 0.6–2(6) см выс. и до 10 см в диаметре густо ветвящиеся у основания. Стебли (генеративные побеги) 1–2 (4) см выс., листья тонкие, почти волосовидные (0.1)–0.4–1.2 (4) см дл. и 0.2–0.4 мм шир., свернутые, отогнутые назад, верхняя сторона слегка шероховатая на ребрах. Язычок 0.5–1.5(4) мм, усеченный. Метелки очень короткие и густые, часто не выступают выше уровня дерновин, 3.5–7 мм, дл., сжатые, с несколькими или немногими колосками. Кол. чешуи почти равные, 1.5–2 мм., овально-ланцетовидные, острые. Нижн. цв. чешуя 1.2–1.4 мм дл., без ости. Верхн. цв. чешуя 0.2–0.4 мм дл. Зерновка 0.7–1 мм дл., 0.3–0.4 мм шир.

2n = 42 Beuzenberg E.J. et J.B. Hair (1983); Edgar E. et M.B. Forde (1991), Murray B.G. et al. (2005)

Биоморфологический анализ структуры побегов показал, что возобновление побегов внутривлагалищное, побеги розеточные, жизненная форма плотнодерновинная («истинно дерновинная» – *caespes verus*, Смирнов, 1958). Высота вегетативных побегов равна высоте генеративных – 1.8–2.0 см, побеги трициклические. По окраске листьев и их состоянию можно восстановить ритм их развития. В I год жизни развиваются предлист и 3–4 чешуевидных листа, на II год 3–4 вполне развитых листа с влагалищами 4–6 мм дл. и пластинками 4 мм дл. На III год – 3 листа 5–7 мм дл. и короткий кроющий лист соцветия с влагалищем 4 мм дл. и пластинкой 4 мм дл. Всего на побеге развивается до 11–12 листьев. Наблюдается интенсивное кущение. В пазухе каждого листа закладываются почки и, начиная с 8, включая последний перед соцветием лист, они трогаются в рост, 2 последних перед соцветием пазушных побега слабые. В нижних почках формируются побеги III порядка. Длина междоузлий в нижней части побега (включая 7 лист) по 1 мм, а вся розеточная часть побега составляет 7 мм дл. В 7–8 узлах образуются одиночные не ветвящиеся придаточные корни (рис. 2 а).



Р и с . 1 . Гербарный лист *Agrostis muscosa* Т.Kirk, Новая Зеландия, № 355268 (F)

Соцветия короткие, всего лишь 3,5–7 мм дл., сжатые, скрыты во влагалище последнего кроющего листа. Ось соцветия с 3–5 узлами и междоузлиями 1 мм дл. веточки очень короткие 0,5–1,0 мм дл. В 1-м узле развита лишь одна боковая веточка II порядка с 4 веточками III порядка. Длина веточек 0,5 мм. Каждая веточка заканчивается колоском. Во 2-м – 4-м узлах также по одной веточке II порядка с 2 сильно укороченными веточками III порядка и колосками. В 3- и 4-м узлах – по 2 сильно укороченных веточек II порядка. Всего в соцветиях 9–12 (15) колосков, из них 2–3 верхних слабо развиты (рис. 2б).

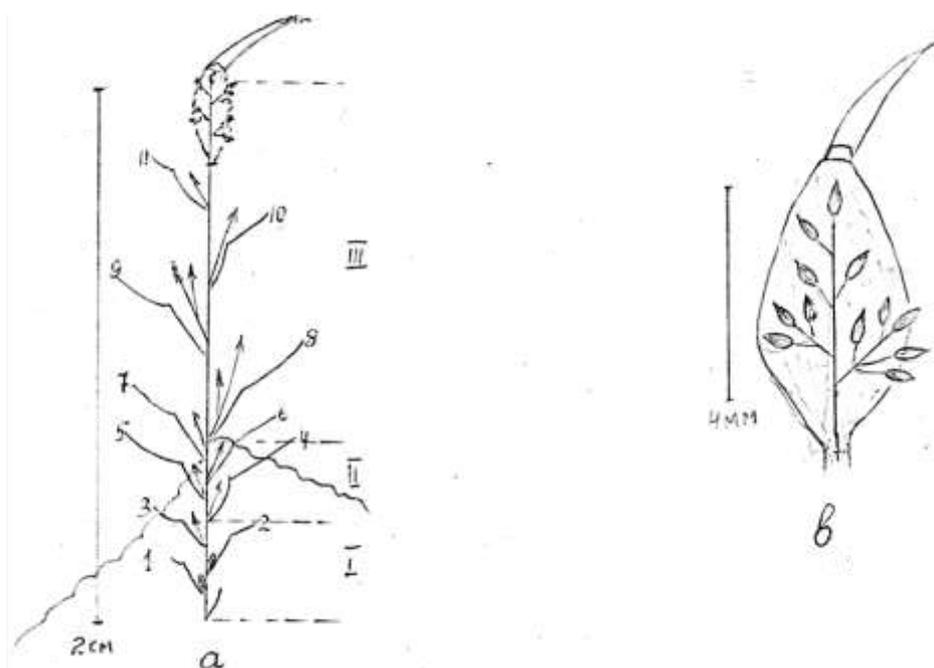


Рис. 2. Схема структуры побега (а) и соцветие во влагалище кроющего листа (б) *Agrostis muscosa*:

1, 2, 3 – номера листьев, I, II, III – годы жизни побега, стрелки – тронувшиеся в рост пазушные почки, волнистая линия – придаточный корень

Анатомическое строение пластинки листа характеризуется развитием 3 ребер: срединным и 2-мя краевыми, борозды глубокие. Клетки эпидермиса на верхней стороне пластинки листа крупные, прозрачные, с тонкими стенками, пузыревидные клетки в числе 3, на нижней стороне разнообразны по форме и величине: очень крупные и мелкие, продолговатые, овальные, округлые с тонкими стенками. Трихомы на верхней и нижней стороне листа не развиты. Сосудисто-

проводящий пучок срединного ребра очень крупный и занимает 5/6 площади ребра. Хорошо развиты клетки склеренхимы на внутренней склеренхимной обкладке пучка – в числе 25 клеток, наружная обкладка из 12-16 паренхимных клеток. (В боковых ребрах склеренхимная обкладка пучка из 12 клеток и наружная паренхимная – из 8 клеток). Клетки склеренхимы в срединном ребре над сосудисто-проводящим пучком в числе 3–4, под ним – 7, а также в краевых ребрах немногочисленны – в числе 3–4 (5–6) (рис. 3).

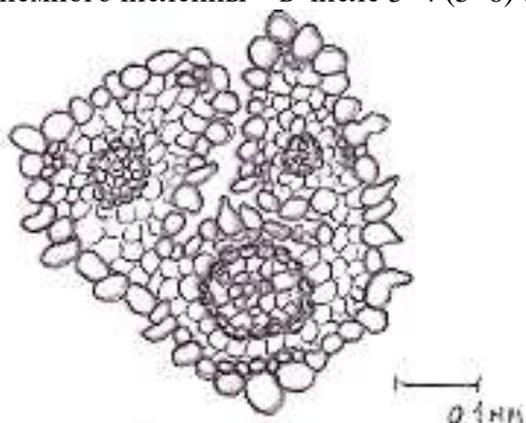


Рис. 3. Анатомическое строение пластинки листа *Agrostis muscosa*

A. carmichaelii – полевица карминошетиная растет в Антарктике – на Субантарктических островах: о. Тристан-да-Кунья, о. Гоф (40°19'). На пустошах имеет покрытие 20–40%. Климат здесь сугубо океанический с температурой 11,7° (средние месячные максимальная и минимальная температуры колеблются в пределах 2–24°). Постоянные западные ветры приносят более 3000 мм осадков в год, которые на высоте выше 450 м зимой выпадают в виде снега. Влажность воздуха 81 % и выше (Вальтер, 1975) (рис. 4).

Основные таксономические признаки приводим по W.D. Clayton and al. (1997). Это многолетние растения, формирующие дерновинки – подушки, из низких побегов 3.5–4.0 см. выс. Стебли 4–7(12) см. Пластинки листьев нитевидные, свернутые 2–4 см дл., 0.5 мм шир. на верхушке заостренные. Язычки без ресничек пленчатые, 1 мм дл., заостренные. Метелки короче базальных листьев, 1–1.5 см дл., заключенные у основания кроющим листом, продолговатые. Колоски ланцетовидные, сжатые с боков, 2 мм дл. Нижн. кол. чешуя 1.5 мм дл., составляет 0.75 дл. верхней, пленчатая. Нижн. цв. чешуя продолговатая, 1 мм дл., без кия, с усеченной верхушкой. Длина верхн. цв. чешуи составляет 0.33 дл. нижней. 2n=56 Kiehn M. et al. (2005).

Биоморфологический анализ структуры побегов показал, что

дерновины состоят из плотно сомкнутых парциальных кустов – пучков из нескольких побегов, в каждом кусте – по два слабо развитых соцветия. Возобновление побегов внутравлагалищное, побеги розеточные, жизненная форма плотнодерновинная («истинно дерновинная»), но, благодаря развитию ложно-ползучих корневищ (rhizomate-pseudoreptans (Hackel, 1882), габитуально приобретает рыхлую форму. Высота вегетативных побегов соответствует высоте генеративных – 3.5–4.0 см. Побеги три-, тетрациклические. Сохраняются ложно-ползучие корневища двух-трех предыдущих лет с отмершими побегами. В парциальном кусте побег возобновления в I год жизни развивает предлист и 3 вполне развитых листа, на II год верхушечная почка удлиняется на 6 мм и образуется лист с неразвитой пластинкой (гомологичной предлисту), затем 3 вполне развитые листья (5, 6, 7) 2–4 мм дл. На III год развиваются следующие 3 листа (8, 9, 10), на IV – 2 листа (11, 12) и соцветие. Всего на побеге формируются 10–12 листьев. Вся розеточная часть побега составляет 7–8 мм дл. Ветвление слабое – боковые побеги в числе 1–3 развиты в пазухах нижних листьев. В средней части побега развиваются длинные, слабо ветвящиеся одиночные корни (рис. 5а).



Р и с . 4. Гербарный лист *Agrostis carmichaelii* Roem et Schult., Тристан де Кунья, 1500 м, на вулканических шлаках, № 410927 (К)

Соцветия очень короткие, 1.5–1.8 см дл., сосредоточены в дерновине и лишь верхушки их слабо выдаются выше поверхности дерновин. Главная ось имеет лишь 3–4 узла с междоузлиями 6 мм, 3 мм, 2 мм и весьма короткими и малочисленными веточками – 5 мм, 4 мм, 3 мм и 2 мм дл. В нижнем узле 4 веточки II порядка и 1 веточка III порядка, во втором – 2 веточки II порядка и 1 веточка III порядка, в третьем и четвертом по одной веточке II порядка. Слабо развиты веточки III порядка и отсутствуют веточки IV порядков, число колосков 10–12 (рис. 5б).

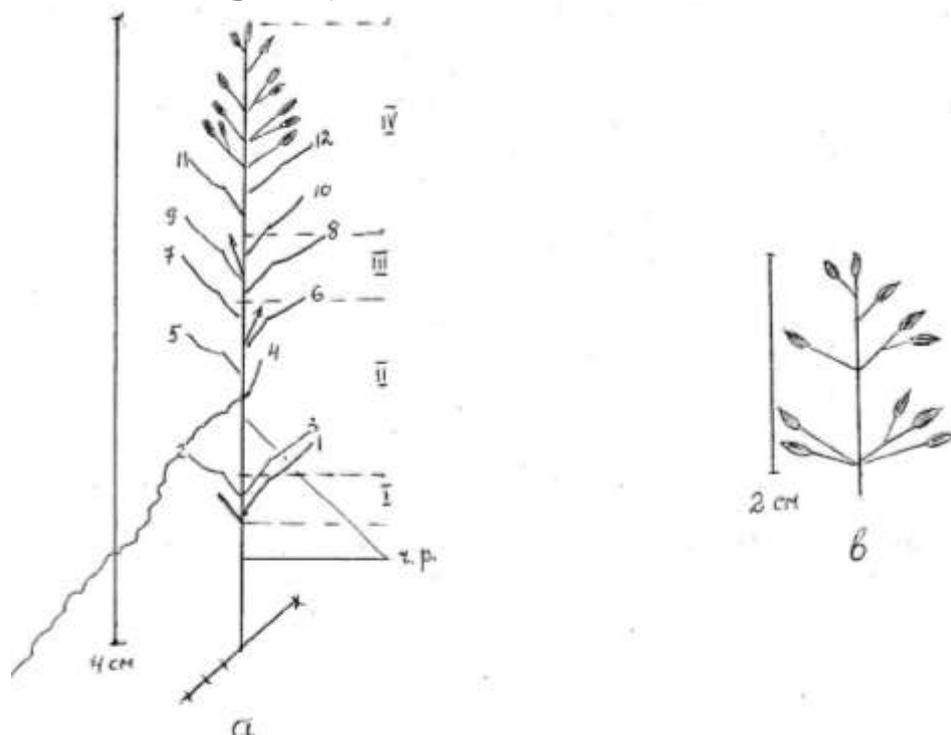


Рис. 5. Схема структуры побега (а) и соцветий (б)

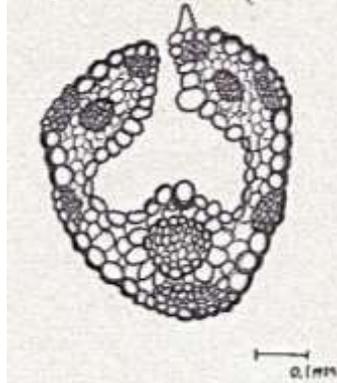
Agrostis carmichaelii:

обозначения см. на рис. 2;

г.-р. – rhizomate-pseudoreptans – ложно-ползучее корневище

Анатомическое строение пластинки листа характеризуется развитием, как и у *A. muscosa*, 3 ребер: срединным и двумя краевыми. На поперечном разрезе пластинка листа округлая в очертании, ребра выступают слабо, борозды неглубокие. Клетки эпидермиса на верхней стороне листа крупные, прозрачные, с тонкими стенками, на нижней – крупные, равного объема с утолщенными наружными стенками, покрытыми слоем кутина. Трихомы на верхней и нижней стороне листа не развиты. Сосудисто-проводящий пучок срединного ребра крупный и занимает 2/3 площади ребра. Хорошо развиты

клетки склеренхимы на внутренней склеренхимной обкладке срединного пучка, как у *A. muscosa*, и составляют 26 клеток, наружная обкладка состоит из 12 крупных паренхимных клеток. В срединном ребре над сосудисто-проводящим пучком 2-3 клетки, под ним 9 клеток и по краю листа больше, чем у *A. muscosa* - в числе 5-6. Развиты клетки склеренхимы под бороздами на нижней стороне листа в числе 4-8 клеток (у *A. muscosa* 3 клетки) (рис.6).



Р и с . 6 . Анатомическое строение пластинки листа *Agrostis carmichaelii*

Исследование миниатюрных видов полевиц, показало, что происходит с конструкцией органов при уменьшении высоты тела растения и ширины листовых пластинок до долей мм. Сокращение высоты этих растений по сравнению, например, с широкораспространенным *A. tenuis* Sibth. происходит в 20-25 раз, а с крупным южночерноморским *A. sabulicola* Klok. в 70 раз, а по объему - в тысячи раз. Сокращение высоты растений произошло за счет уменьшения длины метамеров побега, но число их (10-12) осталось тем же, характерным для рода. Ширина листовых пластинок 0.2-0.5 мм - намного уже, чем у других видов полевиц. Например, у *A. tenuis* пластинки листьев вегетативных побегов 1.5-3 мм шир., а самые узкие у дальневосточного вида *A. geminata* Trin. 0.8-1.0 мм шир. Ширина листьев сократилась за счет редукции числа ребер - до трех.

Сократилась длина и число метамеров главной оси соцветия до 3-5, длина боковых веточек соцветия до 0.5 мм. и их число. У других видов полевиц, например, у *A. tenuis* соцветия насчитывают 8-10 метамеров, а в нижнем узле 7-9 веточек II порядка. Боковые веточки у миниатюрных полевиц малочисленны (2-3) и только II-III порядков, веточки IV порядка, характерные для соцветий полевиц, отсутствуют. Число колосков в соцветиях насчитывает 10-12, тогда как у полевиц их значительно больше и достигает, например, у *A. gigantea* Roth в среднем до 2200, а у самого низкорослого

дальневосточного вида *A. geminata* Trin. – до 50. Длина колосков у исследованных видов остается неизменной, характерной для рода в целом (1.5–2 мм), как и размер зерновок (0.7–1.0 мм дл.).

Результаты изучения выявили минимальные размеры признаков и биологические особенности миниатюрных полевиц: высота растений до 0.6–2.0 см, длина и ширина листовых пластинок – 0.4–1.2 мм дл. и 0.2–0.4 мм шир. у *A. muscosa* и высота растений 4–7 см, длина и ширина листовых пластинок 2–4 см дл. и 0.5 мм шир. у *A. carmichaelii*, интенсивное кущение – образование побегов возобновления в пазухах всех листьев, включая последний перед соцветием лист у *A. muscosa*, слабое кущение и образование ложно-ползучих корневищ; формирование генеративных органов и полноценных зерновок. Соцветия крайне короткие 0.4–0.7 см дл. у *A. muscosa* и 1–1.5 см дл. у *A. carmichaelii*, скрыты от ветра и иссушения в дерновинах; минимальное число узлов в соцветиях 3–5; развитие только двух порядков ветвления II–III. Для выполнения репродуктивной функции в мелких соцветиях развиваются от 5 до 12 крупных полноценных зерновок 1 мм длины 0.4 мм ширины. С другой стороны, сохраняются некоторые признаки, общие для рода: число метамеров у побегов и число листьев, размеры колосков и зерновок.

Анатомические признаки. Минимальное число ребер – 3 ребра, наличие жесткого каркаса для поддержки весьма тонкого фотосинтезирующего листа; мощное развитие сосудисто-проводящих пучков для выполнения корне-лиственной связи; обеспечение запаса воды в листовой пластинке и ее защита. В качестве каркаса, придающего упругость тонкому листу, подобно позвоночнику у животных, выступают многочисленные клетки склеренхимы (25–26), окружающие сосудисто-проводящие пучки и в меньшей мере развитые в других частях листовой пластинки – выше проводящих пучков (3–4 клетки) и ниже пучков (3–9 клеток), по краям листа (3–6 клеток) и под бороздами (3–8 клеток). Оба вида имеют крупные сосудисто-проводящие пучки особенно в срединном ребре. Наиболее крупный у *A. muscosa*, диаметр его составляет 5/6 площади срединного ребра, у *A. carmichaelii* – 2/3. С учетом паренхимной обкладки они занимают всю центральную часть ребра. То же наблюдается в краевых ребрах, площадь которых занята проводящими пучками с обкладками. Резервуарами воды выступают крупные клетки паренхимной обкладки, а также очень крупные тонкостенные клетки эпидермиса. Для уменьшения транспирации с поверхности листовые пластинки свернуты или сложены, поверхность наружного эпидермиса *A. carmichaelii* покрыта слоем

кутина.

В качестве второстепенных признаков для обеспечения жизни и уменьшения энергетических затрат, выступают длина метамеров побега и главной оси соцветия, число веточек и их длина, вплоть до отсутствия веточек IV порядка в соцветиях *A. muscosa* и III–IV порядков в соцветиях *A. carmichaelii*. В целом для соцветий видов рода *Agrostis* характерно ветвление до 4 порядков.

Следует заметить, удивительное сходство некоторых признаков у этих географически удаленных видов: 3 ребра на пластинке листа, крупные сосудисто-проводящие пучки, трихомы не развиты у обоих видов, число клеток внутренней склеренхимной обкладки составляет 25–26, наружной паренхимной 12–16. Незначительно расходится число клеток склеренхимы выше и ниже проводящего пучка в срединном ребре и по краю листа, а также относительно редкий признак в роде – развитие клеток склеренхимы ниже борозд (3 и 8 клеток). Сходство признаков, по-видимому, свидетельствует о пределе минимизации структуры тела растения полевиц. Общее биологическое свойство растений и животных – забота о потомстве. В этой связи зерновки у полевиц крупные полноценные, не уменьшаются в размерах, подобно яйцам насекомых.

Сравнение биоморфологических изменений, связанных с уменьшением размера тела у полевиц и растений Крайнего севера у разных таксономических групп, показывает, что многие из них представляют собой параллелизмы:

- 1) сокращение высоты и размеров особей;
- 2) уменьшение размеров листовых пластинок и их сложение у полевиц, сворачивание у северных растений;
- 3) сокращение размеров соцветий;
- 4) сокращение числа метамеров в соцветиях и порядков ветвления;
- 5) редукция числа колосков у злаков и цветков в соцветиях у северных растений,
- 6) редукция числа зерновок и общей семенной продуктивности;
- 7) розеточная форма роста побегов;
- 8) образование скученных побегов и формирование жизненной формы плотнодерновинной у полевиц или подушек, кочек у северных растений;
- 9) сокращение периода покоя у почек и их пробуждение (*A. muscosa* и северные растения).

Заключение. Шмидт-Ниельсен в основе анализа влияния размеров тела на строение животных использовал геометрический

подход, разработанный D'Arcy-Thompson "On growth and form", и назвал его масштабирование – масштабное копирование - scaling (Werritty, 2010; Hyde, 2013). Согласно этому подходу, масштабное копирование размеров тела (от обычного для большинства представителей таксона до миниатюрного) может происходить тремя путями: изометрические изменения, аллометрические изменения и появление новой конструкции. Перечисленные выше пункты – примеры изометрических изменений. Но не все признаки у изученных полевиц сокращаются параллельно уменьшению тела растения, например, число метамеров побега остается обычным, характерным для большинства видов рода, размер колосков, колосковых и цветковых чешуй и, что особенно важно для репродукции – размеры полноценных зерновок не изменяются, а увеличивают свой относительный объем в соцветиях. Эти признаки можно отнести к аллометрическим. Развитие значительной проводящей системы пластинки листа, особенно в центральном ребре, при уменьшении размеров листа, также демонстрирует аллометрическое изменение. Яркий пример появления новой конструкции у предельно миниатюрных высших растений – структура тела ряски с крайней редукцией всего растения, превращением стебля в пластинку и преобладание вегетативного возобновления над семенным.

Миниатюризация и обращение к биологическим принципам структуры и функции организмов – важное направление современной техники. Например, в микроэлектронике существует такое понятие, как «предел миниатюризации». В цифровом «матричном» мире компьютерных технологий искусственная нейронная сеть работает по принципу сетей нервных клеток живого организма и способна к обучению и распознаванию. Или глобальная «учетная книга» базы данных (блокчейн) построена по аналогии с ДНК и состоит из звеньев цепи, автоматически вбирающих цифровую информацию о всей цепи, подобно принципу функционирования ДНК. С этой точки зрения становятся актуальными исследования, направленные на выявление общих биологических закономерностей строения и функционирования мелких растений и мельчайших многоклеточных животных организмов для использования их в технике и в биотехнологиях.

Мы благодарны кураторам гербариев К и F, предоставившим материал для сравнительного изучения анатомии пластинки листа и биоморфологии побеговых систем двух видов полевиц.

Список литературы

- Благовещенский А.В. 1966. Биохимическая эволюция цветковых растений. М.: Наука. 327 с.
- Вальтер Г. 1974. Растительность Земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. М.: Прогресс. Т.2. 221 с.
- Вальтер Г. 1975. Растительность Земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. М.: Прогресс. Т. 3. С. 47.
- Герасимов М.В. 1949. О карликовых растениях // Бюл. Главн. бот. сада. Вып. 2. С. 70-75.
- Горышина Т.К. 1979. Экология растений. М.: Высшая школа. 367 с.
- Дервиз-Соколова Т.Г. 1981. Основные особенности анатомии листьев арктоальпийских ив // Биол. Науки. Т. 6. С. 58-62.
- Курченко Е.И. 2006. Синфлоресценция *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidel (Роасеае) // Бот. журн. Т. 91. № 2. С. 202-207.
- Курченко Е.И. 2010. Род полевица (*Agrostis* L., Роасеае) России и сопредельных стран. М.: Прометей, ГЕОС. 514 с.
- Мазуренко М.Т. 1986. Биоморфологические адаптации растений крайнего севера. М.: Наука. 196 с.
- Марков М.В. 2016. К биоморфологии, анатомии и популяционной биологии двух представителей клады Ranunculinae // Современ. концепции экол. биосистем и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования: материалы всероссийской научн. школы- конф., посвящ. 115-летию со дня рожд. А.А.Уранова. г. Пенза. С. 129-132.
- Полилов А.А. 2014. Морфологические особенности мельчайших насекомых: автореф. дис. д-ра. биол. наук. М.: МГУ. 48 с.
- Полилов А.А. 2015. Морфологические особенности насекомых, связанные с миниатюризацией // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. № 3. С. 37-43.
- Савиных Н.П. 2006. Род вероника: морфология и эволюция жизненных форм. Киров. 324 с.
- Смирнов П.А. 1958. Флора Приокско-Террасного государственного заповедника // Тр. Приокско-Террасного гос. запов. М. Вып. 2. 246 с.
- Шмидт-Нильсен К. 1987. Размеры животных, почему они так важны? М.: Мир. 259 с.
- Шорина Н.И. 1994. Экологическая морфология и популяционная биология представителей подкласса Polyuridiidae: автореф. дис. ...д-ра. биол. наук. М. 34 с.
- Шульга В.В. 1979. О карликовой форме сосны и «ведьминой метле» // Лесоведение. Т. 3. М.: Наука. С. 82-83.
- Численко Л.Л. 1981. Структура фауны и флоры в связи с размерами организмов. М.: Изд. МГУ. 208 с.
- Юрова Э.А. 1998. Миниатюрные травы отмелей пресных водоемов // Бот. журн. Т. 83. № 10. С. 58-65.
- Юрцев Б.А. 1966. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. М.; Л.: Наука. 94 с.
- Beuzenberg E.J., Hair J.B. 1983. Contributions to a chromosome atlas of the New Zealand flora – 25 miscellaneous species // New Zealand J. Bot. V. 21. P. 13-20.
- Clayton W.D., Vorontsova M., Harman K.T., Williamson H.W. 1997 from WDC, GrassBase –The Online Word Grass Flora.

- Clayton W.D., Vorontsova M.S., Harman K.T., Williamson H. (2006 onwards) GrassBase – The Online World Grass Flora. URL: <http://www.kew.org/data/grassbase/index.html>
- Duval-Jouve M.J. 1875 Histotaxie des feuilles des Graminees // Ann. Sci. Nat. Bot. Paris. 1875. Ser. 6. № 1. P. 294-371.
- Edgar E., Connor H.E. 2000. Flora of New Zealand. Ed. 2. Vol. V: Gramineae. Manaaki Whenua Press, Lincoln, New Zealand. P. 1-650. (см. GrassBase –The Online Word Grass Flora)
- Edgar E., Forde M.B. 1991. *Agrostis* in New Zeland // New Zeland J. Bot. V. 29. P. 139-161
- Hackel E. 1882. Monographia Festucarum europearum. Kassel. Berlin. 216 p.
- Hyde Stephen T. 2013. D'Arcy Thompson's Legacy in Contemporary Studies of Patterns and Morphology. Interdisciplinary science reviews. V. 38. № 1. P. 12-34.
- Kiehn M., Marion J., Jakubowsky G. 2005. Chromosome Numbers of Angiosperms from the Juan Fernández Islands, the Tristan da Cunha Archipelago, and from Mainland Chile // Pacific Science. V. 59. № 3. P. 453-460.
- Kirk. T. 1881 (1880). Description of new plants. Transactions and proceedings of the New Zealand Institute. V. 13. P. 384-385.
- Murray, B.G., de Lange P.J, Ferguson R. 2005. Nuclear DNA variation, chromosome numbers and polyploidy in the endemic and indigenous grass flora of New Zealand. Ann. Bot. (Oxford). V. 96. P. 1293-1305.
- Owen R.E. New Zealand electronic text collection. P. 864. (GrassBase – The Online Word Grass Flora).
- Steffen Simone, Dillenberger Markus S., Kadereit1 Joachim W. 2016. Of dwarfs and giants: phylogeny of the Petasites-clade (Asteraceae–Senecioneae) and evolution of miniaturization in arctic–alpine environments // Plant Syst. Evol. V. 302. P. 545-559.
- Torsen, M.G., Dickinson, K.J.M., Seddon, P.J. 2009. Seeds dispersion at system New Zealand flora. Perspectives in plant ecology, evolution and taxonomy of New Zealand flora. V. 11. № 4. P. 285-309.
- Wataru S.-N.M. 2006. How have the alpine dwarf plants in Yakushima been miniaturized? A comparative study of two alpine dwarf species in Yakushima, *Blechnum niponicum* (Blechnaceae) and *Lysimachia japonica* (Primulaceae) // Journ. Plant Research. V. 119. № 6. P. 571-580.
- Werritty A. 2010. D'Arcy Thompson's 'On growth and form' and the rediscovery of geometry within the geographic tradition // Scottish Geographical Journal. V. 126. № 4. P. 231-257.

**MINIATURE SPECIES
OF BENT GRASSES (*AGROSTIS* L., POACEAE):
TO THE PROBLEM OF MINIATURIZATION IN PLANTS**

E.I. Kurchenko, I.V. Tatarenko, A.A. Khritonova

Moscow Pedagogical State University, Moscow

The results of the analysis of the biomorphological features and anatomical structure of the leaf plate of the miniature species of *Agrostis muscosa* and *A. carmichaelii* (Poaceae) are presented. Features related to the bent grasses life and reproduction in extreme conditions are identified. The minimal values of the mentioned features are given.

Keywords: *miniaturization, biomorphology, anatomy, Agrostis L. (Poaceae)*

Об авторах:

КУРЧЕНКО Елена Ивановна – доктор биологических наук, старший научный сотрудник, зав. сектором Учебно-научного центра Экологии и Биоразнообразия, ФГБОУ ВО «Московский педагогический государственный университет», 119991, Москва, Малая Пироговская, д. 1; e-mail: mail@mpgu.edu

ТАТАРЕНКО Ирина Васильевна – доктор биологических наук, старший научный сотрудник Учебно-научного центра Экологии и Биоразнообразия ФГБОУ ВО «Московский педагогический государственный университет», 119991, Москва, Малая Пироговская, д. 1; e-mail: mail@mpgu.edu

ХРИТОНОВА Анна Александровна – студентка 4 курса Института биологии и химии, кафедра ботаники и сельского хозяйства ФГБОУ ВО «Московский педагогический государственный университет», 119991, Москва, Малая Пироговская, д. 1; e-mail: mail@mpgu.edu

Курченко Е.И. Миниатюрные виды полевиц (*Agrostis* L., Poaceae): к проблеме миниатюризации у растений / Е.И. Курченко, И.В. Татаренко, А.А. Харитонова // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2018. № 3. С. 247-264.