

УДК 581.4: 582.951.64

МОДУЛЬ У РАСТЕНИЙ КАК СТРУКТУРА И КАТЕГОРИЯ

Н.П. Савиных, Т.А. Мальцева

Вятский государственный гуманитарный университет, Киров

Показана двойственность понятия «модуль» как структуры и категорий «сущность» и «явление». На примере некоторых кистекарневых гигрогелофитов показана возможность анализа их структурной организации и выяснения механизмов адаптаций к условиям среды с этих позиций.

Изучение структурной организации растений с позиций модульной организации в результате обобщения литературных данных [31; 4; 5; 6; 8; 10; 25; 27 – 34; 36; 37] и собственных исследований [9; 15; 18 – 21] привело к осознанию двойственности понятия «модуль». Это – однотипная структура тела растения, формирующаяся в течение одного цикла формообразования и закономерно повторяющаяся во времени и в пространстве, – структурный элемент особи. В отечественной и зарубежной литературе есть много подходов к выделению и классификациям модулей. Чтобы не повторяться, в данном сообщении мы сошлемся на последнюю отечественную сводку [25] по этой проблеме и перечислим без указания авторства уже ставшие принятыми понятия и названия ряда структурных элементов тела растения: элементарный метамер, моноподиальный побег, система зрелого моноподиального побега, монокарпический побег, побег формирования, система побега формирования, элементарная побеговая система, комплекс побегов замещения и многие другие. Даже при простом перечислении названий очевидно, что эти элементы представляют собой части растения, разные по размерам, длительности жизни и значимости в формировании биоморфы. Сравнение их затруднено не только из-за разного строения, но и неодинаковых способов формирования, длительности существования в составе особи.

При анализе строения структурных элементов особи с позиций системного подхода эти единицы укладываются в систему не менее, по крайней мере трех уровней. Мельчайшие простейшие, далее неделимые на подобные элементы – элементарные метамеры, состоящие из 1) междоузлия (длинного или короткого); 2) листа (низовой, срединной или верховой формаций); 3) пазушной почки разных типов или их совокупностей при формировании сериальных или коллатеральных комплексов, а также производных этих почек (соцветий, вегетативных ассимилирующих или вегетативно-генеративных побегов); 4) в ряде случаев – придаточные корни, особенно у наземно-ползучих трав и видов семейства Орхидные, в том числе в составе стеблекорневых тубероидов. Эти элементы закладываются в течение одного пластохрона и развиваются во внепочечную фазу развития побега. Такие структуры мы назвали элементарными модулями. Число элементарных модулей у цветковых растений разнообразно.

Элементарные модули формируют побеги, которые в свою очередь становятся мельчайшими элементами побеговых систем. Наиболее известна такая структура у трав – монокарпический или моноподиальный побег. У зрелых генеративных особей строение этого элемента тела растения настолько специфично, что именно по его признакам наряду с особенностями репродуктивной сферы определяют видовую принадлежность растения. Такой модуль мы назвали универсальным. Он формируется в течение моноподиального нарастания побега.

Монокарпические побеги трав, как универсальные модули, дифференцированы в результате разного сочетания элементарных модулей на структурно-

функциональные зоны: нижнюю, среднюю и верхнюю торможения, возобновления, обогащения, скрытогенеративную, главного соцветия [3; 11; 17; 35]. У побегов разных растений, особенно в связи с условиями обитания, спектр зон и степень их выраженности различны. В ряде случаев, в том числе у водных и прибрежно-водных растений, функция зоны меняется в течение вегетационного периода и стадии развития побега. Так, у двулетника-монокарпика омежника водного (*Oenanthe aquatica* (L.) Poig.) в условиях повышенной влажности ортотропный полурозеточный побег полегает, из почек средней зоны торможения формируются розеточные вегетативные побеги. Иногда почки трогаются в рост на следующий год [22; 23]. Также возможно образование в нижней части вегетативно-генеративного побега *Oenanthe aquatica* пазушных столоновидных побегов [12]. Во всех случаях у вновь образовавшихся боковых побегов формируются придаточные корни. После отмирания участков исходных стеблей возникают вегетативные диаспоры. Они имеют вид розеточных побегов или отдельных почек на узле побега предшествующего порядка ветвления с корнями. За счет этих диаспор растение возобновится в следующем году. Поэтому средняя зона торможения в данном случае не только выполняет специфическую для нее функцию снабжения растения ассимилятами, но и удлиняет жизнь особи, обеспечивая исходно моноцентрическому монокарпическому растению олигокарпичность, вегетативное размножение и разрастание. Это расширяет спектр адаптивных возможностей растения к существованию в условиях переменной влажности, а также дополнительный способ поддержания численности популяции и обеспечения потока поколений у вида во времени.

У *Caltha palustris* L. из этой же экологической группы гигрогелофиты, а также у других кистекорневых трав (*Ranunculus acer* L., *R. auricomus* L., *R. cassubicus* L., *R. polyanthemus* L., *Fragaria vesca* L.) одновременно с развитием удлинённого вегетативно-генеративного участка исходного побега [2] из пазушной дочерней почки в почке, минуя фазу типичной почки возобновления, формируется побег замещения, который в текущем году проходит лишь стадию вегетативного ассимилирующего. При этом побег замещения уже в первый год развития укореняется придаточными корнями в узлах розеточного участка. В этом случае зона возобновления не только обеспечивает нарастание побеговой системы, но и участвует в увеличении площади ассимилирующей поверхности, необходимой для обеспечения успешной репродукции особи в целом и собственного развития. Такое выпадение фазы почки регулярного возобновления в онтогенезе побега и одновременное с нарастанием укоренение обеспечивают универсальному модулю автономность (независимость в воздушном и минеральном питании) с ранних этапов развития. Обычно монокарпические побеги у трав укореняются одновременно с цветением и только в это время становятся автономными структурами.

У *Veronica gentianoides* Vahl. цветки в нижней части фрондозно-брактеозной кисти не развиваются, и часть соцветия становится участком специализированной зоны – скрытогенеративной [17]. Она утрачивает функцию семенной продуктивности, но обеспечивает вынос соцветия в верхние ярусы травостоя.

Побеги (универсальные модули) складываются в системы, по которым возможно определение биоморф растений. Эти модули – основные – системы побегов, которые формируются на основе целого универсального модуля или его части. Строение их специфично у разных жизненных форм. Об этом мы писали ранее [14; 18; 19; 20; 25 и др.]. В зависимости от степени генеративизации (термин Хохрякова, Мазуренко) [27] универсальный модуль у растений различных биоморф неодинаково включается в систему побегового тела растения и в связи с этим остается живым в течение разного времени. У трав сезонного климата с ортотропными побегами он существует лишь в виде резиды, у наземно-ползучих включается, как и у древесных, всей своей частью или почти всей, за исключением терминального соцветия или

небольшой верхушки побега. Жизнь этого модуля определена временем морфологической дезинтеграции. У трав – обычно несколько лет, а у однолетников вегетативного происхождения – менее года, у древесных – иногда в течение всего онтогенеза (например, ствол у дерева).

Интересно сравнение времени полного онтогенеза (в понимании Т.И. Серебряковой [24] универсальных модулей, особенно вегетативно-генеративных, как у разновозрастных особей одного вида, так и у разных видов в пределах одного крупного таксона. Последнее выполнено нами для видов рода *Veronica* [19].

Особенное влияние на строение основного модуля и тип биоморфы оказывает длительность фазы вторичной деятельности побега: жизнь его в виде резиды в составе корневищ или в составе других, в том числе надземных побеговых систем. Так, главный побег *Caltha palustris* – полициклический монокарпический, а побеги замещения – ди-, трициклические монокарпические [2]. Фаза вторичной деятельности у побегов этого вида продолжается около года (они отмирают в конце следующего после цветения вегетационного периода). Таким образом, это растение из многолетнего становится замещающим двулетником. Изменение хода онтогенеза побега меняет онтобиоморфу и даже жизненную форму растения. Вегетативно-неподвижный моноцентрический двулетник-монокарпик (*Oenanthe aquatica*) становится вегетативно-подвижным [12; 22; 23] и явнополицентрическим (пусть и в виде непродолжительной фенобиоморфы (термин Хохрякова, [26]). Онтобиоморфа моноцентрический многолетник у *Caltha palustris* сменяется онтобиоморфой неявнополицентрический замещающий двулетник, а далее, возможно, – фенобиоморфой явнополицентрический двулетник. Позднее растение переходит в фазу компактного клона и/или диффузного клона из компактных. Очевидно, что в этом случае меняется и структура основного модуля: чем меньше длительность полного онтогенеза побега, тем более он (основной модуль) приближается по строению к универсальному модулю или становится равным ему, как, например, у *Stratiotes aloides* L. [13].

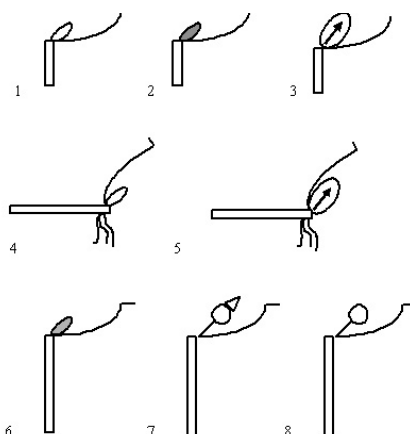
Типы модулей в структуре растения заложены генетически. Поэтому они как структурные элементы тела растения определяют морфологический критерий вида, его видоспецифичность. Последовательность формирования модулей в морфогенезе (на уровне элементарных метамеров и в последующем органов – побегов) и в онтогенезе (на уровне целой особи) также определены генетически. Однако число их регулируется как внутренними, так и внешними факторами. Внутренние факторы определяют тип в основном элементарного и универсального модулей в онтогенезе растения. На начальных этапах развития, в прегенеративный период, формируются лишь вегетативные модули. Элементарные модули в это время различаются по типу листьев (семядоли, листья так называемого ювенильного типа, листья срединной формации и т.п.). Число универсальных модулей изменяется обычно от одного в начале прегенеративного периода до нескольких в конце этой стадии онтогенеза. И только по достижении ассимилирующей поверхностью площади, достаточной для успешной репродукции, у растений формируются вегетативно-генеративные элементарные и универсальные модули. То же проявляется и в развитии вегетативно-генеративных универсальных модулей: части цветка и соцветия не сформируются раньше элементарных модулей с листьями.

Внешние факторы регулируют тип и число модулей. В определенных условиях формируются те модули, которые обеспечат растению существование. Их образуется столько, сколько в этих условиях возможно быть. Это, на наш взгляд, является онтогенетической основой наличия и в полном смысле обеспечивает морфологическую поливариантность развития [14; 20]. Взаимное влияние внешних и внутренних факторов через формирование разных типов модулей, особенно вегетативных и вегетативно-генеративных, реализуется в поливариантности темпов

развития, разным ходе онтогенеза у особей одного вида: полном, сокращенном, обрывающемся (термин Жуковой [7]) и обеспечивают им существование в конкретных условиях среды.

Очевидно, что модули как структурно-морфологические единицы очень разнообразны, развиваются в течение разного времени, вносят разный вклад в формирование биоморфы. С позиций философских категорий они, без сомнения, «явление». Ясно также и то, что всех их можно сгруппировать в систему соподчиненных элементов определенного ранга. Ранг системы мы и определяем через «модуль» как философскую категорию «сущность» – таксономическую единицу в иерархии структурных элементов тела растения. «Модуль» с этих позиций подобен таксону в систематике организмов и по сущности (как таксон), и по содержанию (на основании основных признаков модуля: строение, время формирования и длительность жизни). Элементарный модуль, какого бы он ни был строения, – структурный элемент универсального модуля; совокупность универсальных модулей формирует основной модуль. Поэтому считаем, что как категории модули могут быть трёх видов: элементарный, универсальный и основной. Конкретных проявлений каждой категории модулей (структурных элементов в ранге философской категории «явление») у цветковых растений множество.

Модуль как категория – сущность, как явление – тип структурного элемента и способ обнаружения его сущности. «Сущность» модуля определяется временем и способом его формирования, длительностью существования в структуре особи, «явление» – структурой, которой он представлен.



Типы элементарных модулей у кистекорневых гигрогелофитов

1 – короткое междоузлие, узел с листом срединной формации и не реализующейся в побег почкой; 2 – короткое междоузлие, узел с листом срединной формации и почкой возобновления или спящей; 3 – короткое междоузлие, узел с листом срединной формации и пазушным вегетативным розеточным побегом; 4 – длинное междоузлие, узел с листом срединной формации и пазушной почкой, придаточными узловыми корнями; 5 – длинное междоузлие, узел с листом срединной формации и пазушным вегетативным розеточным побегом, придаточными узловыми корнями; 6 – длинное междоузлие, узел с листом срединной формации и вегетативно-генеративной пазушной почкой; 7 – длинное междоузлие, узел с листом срединной формации и вегетативно-генеративным пазушным побегом; 8 – длинное междоузлие, узел с листом срединной формации и генеративным пазушным побегом

Выделение трех категорий модулей позволяет сравнивать организмы одного вида на разных стадиях их онтогенеза, организмы разных биоморф, поэтому анализ модульной организации растений можно расценить как инструмент биоморфологического анализа. С помощью такого подхода можно не только описать, но и объяснить явление (модуль) применительно к конкретной ситуации и осознать не только его роль во всем организме как биологической системе, но связь его (организма) с внешней средой, механизмы, обеспечивающие жизнь в реальных, порой переменных условиях. Применительно к кистекорневым гигрофелопитам как организмам, существующим именно в переменных условиях, в качестве таких механизмов, считаем возможным назвать 1) многообразие элементарных модулей (рисунков); 2) возможное наличие у особей одного вида в зрелом генеративном онтогенетическом состоянии нескольких типов универсальных модулей: полурозеточные ортотропные и анизотропные монокарпические побеги (в зависимости от длительности фазы вегетативного ассимилирующего побега ди-, три-, тетра-, полициклические), плагиотропные вегетативные побеги; 3) формирование вегетативных диаспор за счет реализации почек средней зоны торможения; 4) сокращение фазы вторичной деятельности монокарпического побега и формирование за счет этого биоморфы «замещающий двулетник».

На примере двух биоморф *Oenanthe aquatica*, а также отдельных особей *Caltha palustris* прослеживается, с одной стороны, тенденция однолетников и малолетников вегетативного происхождения к монокарпичности исходных и вегетативно возникших дочерних особей и обеспечению в связи с этим семенного размножения, с другой – к формированию неспециализированных турионов для вегетативного размножения и расселения растений, сохранению поликарпичности организма в целом благодаря существованию в виде серии поколений в фазе клона.

Поэтому растения экотонных условий уреза воды с переменным увлажнением в течение вегетационного периода благодаря своим морфо-биологическим адаптациям к включению определенной программы развития универсальных модулей (по типу побегов наземных сезонных трав – ортотропных монокарпических и водных – с образованием вегетативных диаспор) способны поддерживать популяцию и сохранять ранее занятые территории. У растений этих сообществ сочетаются признаки видов обеих пограничных экологических групп: – гигрофитов и гидрофитов. Именно поэтому они достаточно лабильны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Антонова И.С., Лагунова Н.Г. О модульной организации некоторых групп высших растений // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60, № 1. С. 49 – 59.
2. Барыкина Р.П., Чубатова Н.В. Калужница болотная // Биологическая флора Московской области / Под ред. В.Н. Павлова. М., 2000. Вып. 14. С. 87 – 100.
3. Борисова И.В., Попова Г.А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Ботан. журн. 1990. Т. 75, № 10. С. 1420 – 1426.
4. Гатицук Л.Е. Геммаксилярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. Вып. 1. С. 100 – 113.
5. Гатицук Л.Е. Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выделенных на макроморфологическом уровне // Успехи экологической морфологии и ее влияние на смежные науки. М., 1994. С.18 – 19.
6. Гатицук Л.Е. Комплементарные модели побега и их синтез // Ботан. журн. 1995. Т. 80, № 6. С.1 – 4.
7. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995.

8. Кузнецова Т.В. К истории развития представлений о плане строения побега сосудистых растений и о месте филлома в нем // Ботан. журн. 1995. Т.80, № 7. С. 1 – 11.
9. Мальцева Т.А. Особенности биоморфологии омежника водного (*Oenanthe aquatica* (L.) Poig.) // Проблемы экологии и экологического образования Уральского Федерального округа: Материалы регион. науч.-практ. конф. Челябинск, 2008. С. 244 – 248.
10. Марфенин Н.Н. Концепция модульной организации в развитии // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60, № 1. С. 6 – 17.
11. Мусина Л.С. Побегообразование и становление жизненных форм некоторых розеткообразующих трав // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81, вып. 6. С. 123 – 132.
12. Петрова С.Е. Онторморфогенез некоторых восточноевропейских представителей семейства *Umbelliferae* Moris. (*Apiaceae* Lindl.): Автореф. ... дис. канд. биол. наук. М., 2008.
13. Петухова Д.Ю. Биоморфология столонно-розеточных гидрофитов: Дис. ... канд. биол. наук. Киров, 2008.
14. Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ. Йошкар-Ола, 2006.
15. Савиных Н.П. Побегообразование и взаимоотношения жизненных форм в секции *Veronica* рода *Veronica* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84, вып. 3. С. 92 – 105.
16. Савиных Н.П. Розеточные травы в роде *Veronica* L. (*Scrophulariaceae*) и их происхождение // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103, вып. 3. С. 34 – 41.
17. Савиных Н.П. Побегообразование, морфогенез *Veronica gentianoides* Vahl. (*Scrophulariaceae*) и происхождение полурозеточных трав // Ботан. журн. 1999. Т. 84, № 6. С. 20 – 31.
18. Савиных Н.П. Биоморфология вероник России и сопредельных государств: Дис. ... д-ра биол. наук. М., 2000.
19. Савиных, Н.П. Род вероника: морфология и эволюция жизненных форм. Киров, 2006.
20. Савиных Н.П. Модульная организация растений // Онтотенетический атлас растений: Научное издание. Йошкар-Ола, 2007. Т. 5. С. 15 – 34.
21. Савиных Н.П., Мальцева Т.А. Побеговая система некоторых прибрежно-водных растений с позиций модульной организации // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: Материалы Всерос. конф. (Петрозаводск, 22 – 24 сентября 2008 г.). Ч. 1: Структурная ботаника. Эмбриология и репродуктивная биология. Петрозаводск 2008. С. 138 – 141.
22. Сарычева Е.П. Структурное и видовое разнообразие черноольховых лесов центра Европейской России: Дис. ... канд. биол. наук. М, 2000.
23. Сарычева Е.П. Описание онтогенеза трех видов из семейства *Umbelliferae*, наиболее часто встречающихся в травяном покрове черноольховых лесов Неруссо-деснянского полесья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2002. Т. 107, вып. 1. С. 63 – 70.
24. Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., 1971.
25. Современные подходы к описанию структуры растения / Под ред. Н.П. Савиных, Ю.А. Боброва. Киров, 2008.
26. Хохряков А.П. Активная, а не пассивная жизненная форма // Природа. 1994. № 6. С. 36 – 41.
27. Хохряков А.П., Мазуренко М.Т. Генеративизация как один из путей эволюции высших растений // Московское совещание по филогении высших растений. М., 1996. С. 148 – 151.

28. Шафранова Л.М. О метамерности и метамерах у растений // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41, № 3. С. 437 – 447.
29. Шафранова Л.М. Ветвление растений: процесс и результат // Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. М., 1981. С. 179 – 213.
30. Шафранова Л.М. Растение как объект гомологизации // Жизненные формы: онтогенез и архитектура. М., 1993. С. 219 – 222.
31. Шафранова Л.М., Гатиук Л.Е. Растение как пространственно-временная метамерная (модульная) система // Успехи экологической морфологии и ее влияние на смежные науки. М., 1994. С. 7.
32. Halle F. Modular growth in seed plants // Phil. Trans. R. Soc. Lond. 1986. B. 313. P. 77 – 87.
33. Prevost M.F. Architecture de quelques Apocynacees ligneuses // Mem. Soc. Bot. Fr. 1967. V. 114. P. 24 – 36.
34. Prevost M.F. Modular construction and its distribution in tropical woody plants // Tropical trees as living systems. 1978. P. 223 – 321.
35. Troll W. Die Infloreszenzen. – Jena: Fischer Verlag, 1964. Bd. 1.
36. White I. The plant as a metapopulation // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1979. № 10. P. 109 – 145.
37. White I. Plant metamerism // Perspectives on plant population ecology. Sunderland, Massachusetts. 1984. P. 5 – 47.

PLANT'S MODULES AS STRUCTURE AND CATEGORY

N.P. Savinykh, T.A. Maltseva

Vyatka State University of Humanities, Kirov

Ambivalent of term “module” as structure and category “essence and phenomenon” is shown. On this base possibility of analysis of structure’s organization and possibility of elucidation of methods of adaptation to environment’s conditions is proved on example of some hygrophelophytes.